CAMPBELL • REECE

BIOLOGÍA



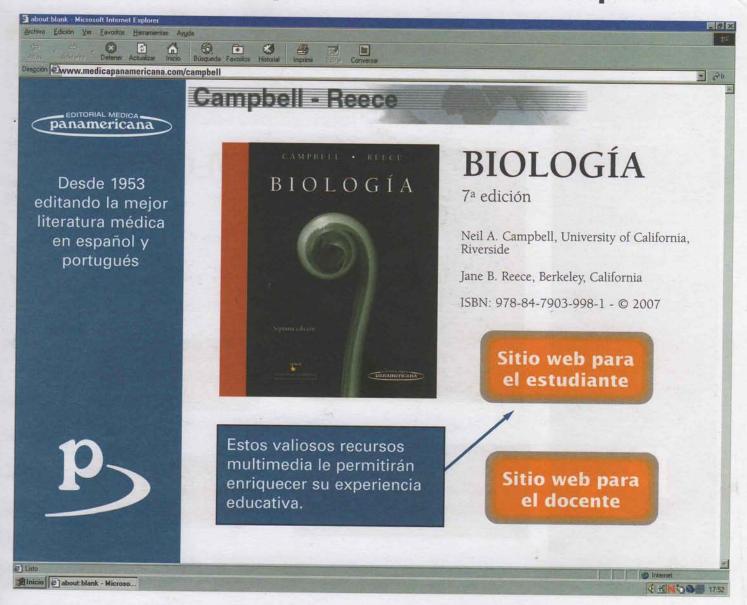
Séptima edición



Incluye sitio web complementario www.medicapanamericana.com/campbell

panamericana

www.medicapanamericana.com/campbell



Estudiantes

Guía del capítulo Preguntas de autoevaluación, actividades interactivas, investigaciones, gráficos y preguntas de revisión.

Vídeos Sorprendentes imágenes de la vida real.

Ilustraciones Fotos, diagramas, cuadros y otros recursos visuales que ayudarán a fijar los conocimientos.

Presentaciones en PowerPoint® Imágenes y conceptos clave ordenados en una secuencia lógica pensada especialmente para facilitar la comprensión de los temas.

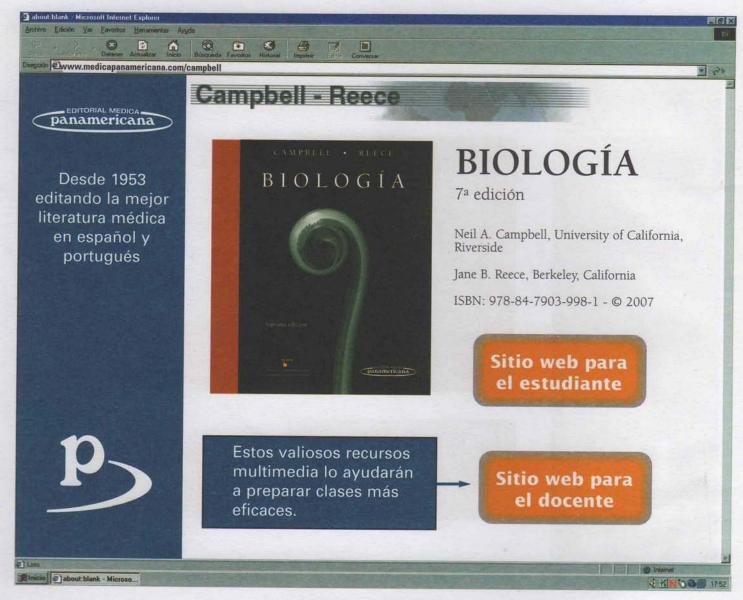
Enlaces y referencias bibliográficas seleccionados Bibliografía disponible en Internet actualizada, relevante y cuidadosamente seleccionada, organizada por capítulo, y artículos científicos que describen avances recientes en biología.

Evaluación general Una herramienta que le permite ai estudiante diseñar cuestionarios de autoevaluación sobre temas pertenecientes a varios capítulos.

Gráficos interactivos Un formidable recurso interactivo que permite manipular datos reales y aprender a realizar gráficos.

Actividades interactivas de laboratorio Este conjunto de actividades explica, mediante animaciones y preguntas interactivas, muchos temas y técnicas de laboratorio usados en un curso de biología, de modo que el estudiante relacione los procedimientos de laboratorio con los principios biológicos explicados en el libro.

www.medicapanamericana.com/campbell



Docentes

Biblioteca de imágenes Todas las ilustraciones del libro ordenadas y presentadas con y sin leyendas, y en formatos que permiten insertarlas en documentos o presentaciones.

Biblioteca de presentaciones Clases completas en PowerPoint® con conceptos clave, vídeos y animaciones; y presentaciones con las ilustraciones del libro y preguntas de elección múltiple.

Conceptos clave para el dictado de la clase Se presentan en forma concisa y ordenada las ideas clave de cada capítulo.

Biblioteca de recursos multimedia Vídeos y animaciones computarizadas que enriquecerán la experiencia educativa.

Gráficos interactivos Un formidable recurso interactivo

que permite manipular datos reales y enseñar en forma práctica a realizar gráficos.

Guía docente sobre el texto y los recursos multimedia Un apoyo de reconocido valor para los docentes, con los objetivos del aprendizaje, errores frecuentes en que incurren los alumnos, lecturas adicionales y una guía de los recursos multimedia incluidos en la página web para estudiantes.

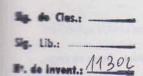
Banco de preguntas electrónico Una aplicación que permite seleccionar preguntas sobre todos los temas del libro para confeccionar exámenes personalizados.

Respuestas a las preguntas incluidas en la página web para estudiantes Todas las respuestas a las preguntas de las secciones "Investigación" y "Actividades interactivas de laboratorio".

BIOLOGÍA

BIOLOGÍA

Séptima edición



Neil A. Campbell

University of California, Riverside, Estados Unidos

Jane B. Reece

Berkeley, California, Estados Unidos

COLABORADORES Y CONSULTORES

Lisa Urry Mills College, Oakland, California

Manuel Molles University of New Mexico, Albuquerque

Carl Zimmer Escritor científico, Guilford, Connecticut

Christopher Wills University of California, San Diego

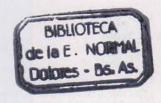
Peter Minorsky Journal of Plant Physiology y Mercy College,

Dobbs Ferry, Nueva York

Mary Jane Niles University of San Francisco, California

Antony Stretton University of Wisconsin-Madison





BUENOS AIRES - BOGOTÁ - CARACAS - MADRID - MÉXICO - SÃO PAULO e-mail: info@medicapanamericana.com

www.medicapanamericana.com

Título del original en inglés BIOLOGY. 7th ed. Copyright © 2005 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

Authorized translation from the English language edition, entitled BIOLOGY, 7th Edition by CAMPBELL, NEIL A.; REECE, JANE B.; MOLLES, MANUEL; URRY, LISA; HEYDEN, ROBIN, published by Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2005 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings. All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission from Pearson Education, Inc.

SPANISH language edition published by GESTORA DE DERECHOS AUTORALES, S.L., Copyright © 2007
Traducción autorizada del inglés, titulada BIOLOGÍA, 7ª Edición por CAMPBELL, NEIL A.; REECE, JANE B.; MOLLES, MANUEL; URRY, LISA; HEYDEN, ROBIN, publicada por Pearson Education, Inc., como Benjamin Cummings, Copyright © 2005 Pearson Education, Inc., como Benjamin Cummings
Todos los derechos reservados. Esta obra no puede reproducirse o transmitirse bajo ninguna forma ni medio, electrónico o mecánico, incluido el de fotocopia, grabación o por cualquier sistema de almacenamiento de información, sin permiso de Pearson Education, Inc.

EDICIÓN EN ESPAÑOL publicada por GESTORA DE DERECHOS AUTORALES, S.L., Copyright © 2007

© Gestora de Derechos Autorales, S.L. Madrid, España

© EDITORIAL MÉDICA PANAMERICANA, S.A. Alberto Alcocer 24, 6°, Madrid, España

Traducción de

EDITORIAL MÉDICA PANAMERICANA S.A.

efectuada por los doctores Silvia Cwi, Lorenzo Facorro, Silvia Fernández Castelo, Diana Klajn, Andrea Méndez, Judith Oxemberg, Gabriel Sánchez, Karina Tzal y Marcelo Vacarezza

Los editores han hecho todos los esfuerzos para localizar a los poseedores del copyright del material fuente utilizado. Si inadvertidamente hubieran omitido alguno, con gusto harán los arreglos necesarios en la primera oportunidad que se les presente para tal fin.

Gracias por comprar el original. Este libro es producto del esfuerzo de profesionales como usted, o de sus profesores, si usted es estudiante. Tenga en cuenta que fotocopiarlo es una falta de respeto hacia ellos y un robo de sus derechos intelectuales.

Cubierta: fotografía de un helecho nido de ave, Asplenium nidus: Linda Broadfoot. Nuestro agradecimiento especial a Dennis High del Center for Photographic Art de Carmel, California, por su asesoramiento y su ayuda durante la selección de la fotografía de la cubierta. Los créditos de las fotografías continúan después de los apéndices.



Visite nuestra página web: http://www.medicapanamericana.com

ARGENTINA

Marcelo T. de Alvear 2145 (C1122AAG) Buenos Aires, Argentina

Tel.: (54-11) 4821-5520 / 2066 / Fax (54-11) 4821-1214

e-mail: info@medicapanamericana.com

COLOMBIA

Carrera 7a A Nº 69-19 - Santa Fe de Bogotá D.C., Colombia Tel.: (57-1) 345-4508 / 314-5014 / Fax: (57-1) 314-5015 / 345-0019

e-mail: infomp@medicapanamericana.com.co

ESPAÑA

Alberto Alcocer 24, 6^a (28036) - Madrid, España Tel.: (34) 91-1317800 / Fax: (34) 91-1317805 / (34) 91-4570919 e-mail: info@medicapanamericana.es

MÉXICO

Hegel Nº 141, 2º piso Colonia Chapultepec Morales Delegación Miguel Hidalgo - C.P. 11570 -México D.F. Tel.: (52-55) 5262-9470 / Fax: (52-55) 2624-2827 e-mail: infomp@medicapanamericana.com.mx

VENEZUELA

Edificio Polar, Torre Oeste, Piso 6, Of. 6 C Plaza Venezuela, Urbanización Los Caobos, Parroquia El Recreo, Municipio Libertador, Caracas Depto. Capital, Venezuela Tel.: (58-212) 793-2857/6906/5985/1666 Fax: (58-212) 793-5885 e-mail: info@medicapanamericana.com.ve

ISBN: 978-84-7903-998-1



Todos los derechos reservados.

Este libro o cualquiera de sus partes no podrán ser reproducidos ni archivados en sistemas recuperables, ni transmitidos en ninguna forma o por ningún medio, ya sean mecánicos o electrónicos, fotocopiadoras, grabaciones o cualquier otro, sin el permiso previo de Editorial Médica Panamericana S.A.

© 2007. EDITORIAL MÉDICA PANAMERICANA S.A. Alberto Alcocer 24, 6^a (28036) - Madrid, España IMPRESO EN ESPAÑA Depósito legal: M-8.354-2007

Catalogación en publicación de la Biblioteca Nacional

Campbell, Neil A.

Biología / Neil A. Campbell, Jane B. Reece; colaboradores y consultores, Lisa Urry ... [et al.]. - 7ª ed. - Buenos Aires; Madrid: Médica Panamericana, [2007] XLII, 1392 p.: il. col.; 29 cm

XLII, 1392 p.: il. col.; 29 cm Traducción de: Biology. 7th ed.

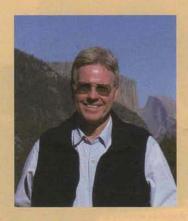
Índice

ISBN 978-84-7903-998-1

1. Biología. I. Reece, Jane B. II. Urry, Lisa. III. Título.

57

Acerca de los autores





En Neil A. Campbell se combinaban la naturaleza inquisidora de un científico investigador con el espíritu de un docente experimentado y cuidadoso. Campbell obtuvo su M.A. en Zoología en la UCLA y su Ph.D. en Biología vegetal en la University of California, Riverside, donde recibió el Distinguished Alumnus Award en 2001. El doctor Campbell publicó numerosos artículos de investigación acerca de la proliferación de ciertas plantas del desierto y la costa en suelos salados y el movimiento de las hojas de la planta sensible (Mimosa) y otras plantas. Sus treinta años de enseñanza en diversos ambientes incluyeron cursos de biología general en la Cornell University, el Pomona College y el San Bernardino Valley College, donde recibió el Premio al Profesor Sobresaliente en 1986. Más recientemente el doctor Campbell fue investigador visitante del Departamento de Botánica y Biología vegetal de la University of California, Riverside. Además de ser autor de este libro, participó como coautor junto a Jane Reece en las obras Biology: Concepts and Connections y Essential Biology. Cada año más de 600 000 estudiantes de todo el mundo utilizan los textos de biología de Campbell y Reece.

Jane B. Reece trabaja en publicaciones de biología desde 1978, año en que se incorporó al plantel editorial de Benjamin Cummings. Su educación incluye un A.B. en Biología de la Harvard University, un M.S. en Microbiología de la Rutgers University y un Ph. D. en Bacteriología de la University of California, Berkeley. En esta universidad, y después de su doctorado como becaria en genética en la Stanford University, su investigación se concentró en la recombinación genética en las bacterias. Enseñó biología en el Middlesex County College (Nueva Jersey) y en el Queensborough Community College (Nueva York). Como editora en Benjamin Cummings la doctora Reece desempeñó un importante papel en numerosos libros de texto exitosos. Además de ser coautora con Neil Campbell de este libro, de BIOLOGY: Concepts and Connections y de Essential Biology, fue coautora con W. M. Becker y M. F. Poenie de la tercera edición de The World of the Cell.

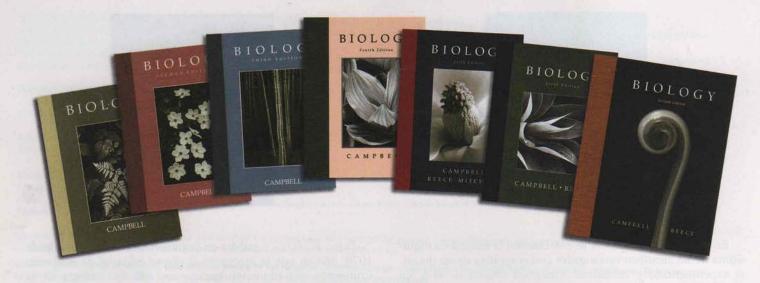
A Rochelle y Allison, con amor N. A. C.

A Paul y Daniel, con amor J. B. R.

NEIL A. CAMPBELL

murió el 21 de octubre de 2004 luego de haber finalizado la revisión de esta obra. Su pérdida fue profundamente lamentada por numerosos amigos y colegas de Benjamin Cummings y por toda la comunidad de las ciencias biológicas.

Prefacio



C harles Darwin describió la evolución como un proceso de "descendencia con modificación".

Esta frase también se adapta a la continua evolución de la obra BIOLOGÍA. Esta séptima edición es nuestra revisión más ambiciosa desde el origen del libro y representa una nueva "especie" de libro de texto con varias adaptaciones evolutivas generadas por los cambios en los cursos de biología y por el progreso sorprendente de la investigación en esta ciencia. Estas modificaciones adaptativas también son ciertas en lo que respecta a los dos valores pedagógicos centrales de cada edición de BIOLOGÍA. En primer lugar, nos hemos dedicado a diagramar cada capítulo a partir de un marco de conceptos clave que ayudarán a los estudiantes a relacionar los detalles con el tema global. En segundo término, nos hemos propuesto lograr la participación de los estudiantes en la investigación científica mediante la combinación de diversos ejemplos de investigación en biología y oportunidades para que planteen y resuelvan los interrogantes por sí mismos.

Este hicapié dual en la construcción de los conceptos y en la investigación científica surgió de nuestra experiencia de décadas de enseñanza en las aulas. Obviamente es gratificante que nuestro enfoque haya tenido tanta repercusión en los miles de docentes y los millones de estudiantes que han hecho de BIOLOGÍA el libro de texto más ampliamente utilizado en los estudios superiores. Sin embargo, este privilegio de compartir la biología con tantos estudiantes se une con la responsabilidad de continuar mejorando el libro para que sirva aun mejor a la comunidad de las ciencias biológicas. Mientras planificábamos esta nueva edición visitamos muchas universidades para escuchar la opinión de los estudiantes y los docentes acerca de sus cursos y libros de biología. Lo que hemos aprendido de esas conversaciones acerca de nuevas orientaciones en los cursos de biología y las necesidades cambiantes de los estudiantes se refleja en las numerosas mejoras que los lectores encontrarán en esta séptima edición de BIOLOGÍA.

Hemos reestructurado cada capítulo para que los conceptos clave sean aún más claros

La explosión de descubrimientos que torna tan interesante la biología moderna también amenaza con ahogar a los estudiantes bajo una avalancha de información. En las ediciones anteriores de BIOLOGÍA los detalles se presentaron en un contexto de conceptos clave, por lo general, de diez a veinte por capítulo. En esta edición hemos dado un nuevo paso evolutivo: reestructurar cada capítulo para ayudar a los estudiantes a concentrarse en menos ideas, aunque más extensas (no más de cinco a seis conceptos clave por capítulo). Una nueva sección al comienzo de cada capítulo, Panorama general, proporciona un contexto aún más amplio para los conceptos clave que siguen. Y después de la explicación de cada concepto, se presenta una evaluación con dos o tres preguntas que permite que los estudiantes comprueben si lo han entendido antes de pasar al siguiente. Las respuestas a estas preguntas se presentan en el Apéndice A, donde también se encuentran las respuestas a las preguntas de autoevaluación que figuran al final de cada capítulo.

En nuestra interacción continua con estudiantes y profesores, ellos han respondido con entusiasmo a la nueva organización y a los recursos pedagógicos del libro. En comparación con otros libros de texto, incluidas las ediciones anteriores del nuestro, los estudiantes han opinado que la estructura y el diseño de los capítulos de esta nueva edición de BIOLOGÍA son más interesantes, más accesibles y mucho más eficaces. Sin embargo, para alcanzar estos objetivos no hemos comprometido la profundidad ni el rigor científico que la comunidad de las ciencias biológicas ha esperado siempre de nosotros.

Ecosistemas



▲ Fig. 54-1. Un acuario, un ecosistema limitado por un cristal.

Los conceptos clave permiten enmarcar los detalles dentro del contexto general.

En el apartado Panorama general

se establecen las bases del resto del capítulo.

Las referencias en color a las figuras

ayudan a que los estudiantes las consulten y retomen la lectura en el mismo punto del texto.

Conceptos clave

- 54-1 La ecología de los ecosistemas destaca el flujo de energía y los ciclos químicos
- 54-2 Los factores físicos y químicos limitan la producción primaria en los ecosistemas
- 54-3 La transferencia de energia entre niveles tróficos tiene una eficiencia menor del 20%
- 54-4 Los procesos biológicos y geoquímicos movilizan los nutrientes entre las partes orgánicas e inorgánicas del ecosistema
- 54-5 La población humana está alterando los ciclos químicos de toda la biosfera

Panorama general

Ecosistemas, energía y materia

n ecosistema está formado por todos los organismos que viven en una comunidad y por todos los factores abioti-cos con los que éstos interactúan. Los ecosistemas pueden variar desde un microcosmos, como el acuario de la figura 54-1, variar tesse un microcisnos, como en acuan de la rigura 30-1, hasta un área voluminosa como un lago o un bosque. Al igual que lo que ocurre con las poblaciones y las comunidades, los ecosistemas no tienen límites netos. Las ciudades y las granjas son ejemplos de ecosistemas dominados por el ser humano. Muchos ecólogos ven a la biosfera como un ecosistema global, una composición de todos los ecosistemas locales de la Tierra.

Independientemente de su tamaño, la dinámica del ecosistema implica dos procesos que no se pueden describir en forma completa como procesos y fenómenos de población o comunidades: el flujo de energía y los ciclos químicos. La energía ingresa en la

abióticos del ecosistema. Los organismos fotosintéticos asimilan abioticos del ecosistema. Los organismos fotositueticos asimilan estos elementos en forma de compuestos inorganicos del aire, el suelo y el agua y los incorporan a moléculas orgánicas, algunas de las cuales se consumen por los animales. Los elementos vuelven en forma inorgánica al aire, al suelo y al agua por el metabolismo de las plantas y de los animales y por la acción de otros organismos, como bacterias y hongos, que descomponen deshechos orgánicos y comprisero, muertos.

como bacterias y hongos, que descomponen deshechos orgánicos y organismos muertos.

La materia y la energía se movilizan a través de los ecosistemas por transferencia de sustancias durante la fotosíntesis y por las relaciones alimentarias. Sin embargo, dado que la energía, a diferencia de la materia, no puede ser reciclada, el ecosistema debe recibir energía de forma constante de una fuente externa, en la mayoría de los casos, el sol. La energía fluye a través de los ecosistemas, mientras que la materia se recicla en ellos.

Los recursos críticos para la supervivencia y el bienestar del ser humano, desde el alimento que comemos hasta el oxígeno que respiramos, son productos de los procesos del ecosistema. En este capítulo exploraremos la dinámica del flujo de energía y de los ciclos químicos en los ecosistemas, y consideraremos algunos de los impactos de las actividades humanas sobre estos procesos.

Concepto

La ecología de los ecosistemas destaca el flujo de energía y los ciclos químicos

Los ecólogos que estudian los ecosistemas consideran al eco sistema un transformador de energía y procesador de materia. Al idad en niveles tróficos de), podemos seguir la trans-

a v hacer un mapa de los a través de la com

Cada concepto encabeza una nueva sección.



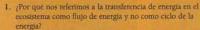
▲ Fig. 54-3. Hongos que descor nponen un árbol muerto

consumidores en el ecosistema. En un bosque, por ejemplo, los pájaros se pueden alimentar de lombrices que, a su vez, se alimentan de restos de hojas y sus procariontes y hongos asociados. Aun más importante que esta canalización de recursos desde los productores a los consumidores, es el papel que tienen los detritivoros que permiten que los elementos químicos lleguen a los ponen las sustancias orgânicas Los de

ntos químicos en fo

cos, com

Evaluación de conceptos



- ¿Cómo explica la segunda ley de la termodinamica que el abastecimiento de energia en el ecosistema debe ser constante?
- ¿De que manera los detritivoros son esenciales para

Véanse las respuestas en el Apendice A.

Concepto

Los factores físicos y químicos limitan la producción primaria en los ecosistemas

La cantidad de energia lumínica que se convierte en energia química (compuestos orgánicos) por acción de los autórrolos durante un determinado período es la producción primaria del ecosistema. Este producto de la fotosíntesis es el punto de partida de estudios del metabolismo del ecosistema y del flujo de

Balance de energia del ecosistema

La mayoría de los productores utilizan la energía lumínica para sintetizar moléculas orgánicas, que luego se degradan y generan ATP (véase cap. 10). Los consumidores adquieren sus combustibles orgánicos de segunda mano (o de tercera o cuarta mano) por medio de redes alimentarias como la de la figura 53-Por lo tanto, el grado de producción fotosintética establece el límite de gasto de energía de todo el ecosistema.

alance global de energia

ta llegan a la tierra unos 1022 jou Esta energía es sufi

Las preguntas de evaluación de conceptos formuladas al final de cada sección ayudan a los estudiantes a evaluar la comprensión de los conceptos explicados.

Nuevas figuras de "Exploración..." que explican muchos temas complejos

La biología es una ciencia visual. Por esa razón, en BIOLOGÍA siempre hemos presentado las ilustraciones al lado de los textos para coordinar ambos mensajes. En la séptima edición esta integración entre las figuras y el texto alcanza una nueva etapa evolutiva con una novedosa presentación denominada figuras de "Exploración...". Cada una de ellas es una unidad de aprendizaje que presenta simultáneamente un conjunto de ilustraciones relacionadas y un texto descriptivo. Las figuras de Exploración permiten que los estudiantes aprendan los temas complejos con

mucha mayor eficiencia, porque en esta edición los componentes textuales y visuales se han fusionado.

Las figuras de Exploración representan el núcleo del contenido del capítulo y no deben confundirse con los "recuadros" de algunos libros de texto, que presentan un contenido periférico. La biología moderna representa de por sí un estímulo suficiente para el estudiante y no creemos conveniente que su atención se aparte del hilo conceptual de un capítulo. Por esa razón, cada figura de Exploración está ubicada en el cuerpo principal del texto, allí donde mejor se adapta al desarrollo de un concepto, de la misma manera que el texto conduce a los estudiantes a todas las otras figuras de apoyo que se encuentran en los lugares apropiados de la narración.

animal.

En las figuras de **Exploración**, las ilustraciones, las fotografías y el texto están completamente integrados.



Las secciones de Investigación son más importantes que nunca en BIOLOGÍA

Uno de los objetivos de muchos docentes de biología es que los estudiantes aprendan a pensar como científicos. Tanto en la sala de conferencias como en el laboratorio, los colegas están experimentado diversos enfoques para involucrar a los estudiantes en la mestigación científica, en la cual las preguntas sobre la naturaleza en investigaciones estratégicas y análisis de los datos. Las

Figura 1-29

venenosas afecta a las tasas de predación de las serpientes reales que tanto se les parecen?

EXPERIMENTO

David Pfennig y sus colegas construyeron serpientes artificiales para probar una predicción sobre una hipótesis de mimetismo: que las serpientes reales se benefician de imitar el color amenazador de las serpientes de coral solo en las regiones donde habitan las serpientes venenosas de coral. Las X en el mapa de abajo indican las zonas de campo donde los investigadores colocaron el mismo número de serpientes reales artificiales (grupo experimental) y de serpientes artificiales marrones (grupo control). Los investigadores recuperaron las serpientes artificiales a las cuatro semanas y tabularon los datos de predación a las marcas de dientes y garras en las serpientes (véase fig. 1-28).

RESULTADOS En las zonas de campo donde había serpientes de coral, los predadores atacaron mucho menos a las serpientes reales artificiales en comparación con las serpientes artificiales marrones. El color atemorizante de las "serpientes reales" no ofreció esta protección en los sitios donde no había serpientes de coral. De hecho, en estas zonas de campo, las serpientes reales artificiales fueron más atacadas que las serpientes artificiales marrones, probablemente porque los patrones brillantes se destacan de forma especial contra el fondo.

Referencias

- Ataques a las serpientes reales artificiales %
- Ataques a las serpientes artificiales marrones %
- X Zona de campo con serpientes artificiales

En las áreas donde no había serpientes de coral la mayoría de los ataques fueron contra las serpientes reales artificiales.



En las áreas donde habia serpientes de coral la mayoria de los ataques fueron contra las serpientes artificiales marrones.

de mimetismo sin contradecir la predicción de que la imitación de las serpientes de coral es efectiva solo donde hay serpientes de coral. Los experimentos también evaluaron una hipótesis alternativa: que los predadores generalmente evitan todas las serpientes con anillos de color brillante, sean o no serpientes venenosas, que vivan en ese ambiente. Los datos contradijeron la hipótesis alternativa al mostrar que el color de los anillos no repelió a los predadores en las zonas donde no había serpientes de coral.

nuevas características de este libro determinan que esta edición de *BIOLOGÍA* sea más eficaz que nunca para ayudar a los docentes a destacar los procesos de la investigación científica.

Aprender investigación mediante ejemplos

Los problemas científicos siempre han sido uno de los temas unificadores de *BIOLOGÍA*. En cada edición se ha reseñado la historia de muchas preguntas de investigación y de los debates científicos que han generado para ayudar a los estudiantes a comprender no sólo "lo que sabemos" sino también "cómo lo sabemos" y "qué no sabemos todavía". En la séptima edición de *BIOLOGÍA* hemos reforzado este tema con ejemplos de problemas científicos mucho más importantes a lo largo de todo el libro.

El mayor énfasis en la investigación comienza en el capítulo 1, donde hemos revisado exhaustivamente la introducción a las múltiples maneras en que los científicos exploran las preguntas biológicas. Este capítulo también presenta una nueva herramienta denominada figuras de **Investigación**, que muestra ejemplos relevantes de experimentos y estudios de campo en un formato uniforme a lo largo del libro. Para complementar las figuras de Investigación se presentan las nuevas figuras de **Métodos de investigación**, que llevan a los estudiantes por el camino de las técnicas y las herramientas de la biología moderna. El lector puede hallar una lista de las figuras de Investigación y Métodos de investigación en las páginas xviii y xix. Estas nuevas herramientas pedagógicas, al igual que las figuras de Exploración, están integradas al flujo de información de los capítulos en lugar de aparecer como recuadros aislados.

Las nuevas figuras de **Investigación** y de **Métodos de investigación** ayudan a que los estudiantes aprendan a pensar como científicos.



Aprender investigación mediante la práctica

Aprender investigación mediante ejemplos tiene un impacto efímero a menos que los estudiantes tengan oportunidad de aplicar lo que han aprendido formulando sus propias preguntas y realizando sus propias investigaciones. En pequeña escala, esta séptima edición de *BIOLOGÍA* estimula a los estudiantes a practicar el pensamiento científico respondiendo a los "Problemas científicos" que se presentan en la sección de revisión que figura al final de cada capítulo.

Las tradicionales entrevistas de Campbell y Reece

La investigación científica es un proceso social catalizado por la comunicación entre personas que comparten la curiosidad por la naturaleza. Una de las muchas alegrías de ser los autores de BIOLOGÍA ha sido el privilegio de humanizar la ciencia entrevistando a algunos de los biólogos de mayor influencia en el mundo. Ocho nuevas entrevistas que funcionan como introducción a las ocho unidades del libro proporcionan a los estudiantes una aproximación al modo de pensar de los biólogos que están impulsando el progreso de la biología y uniendo la ciencia con la sociedad. Las entrevistas de esta edición se enumeran en la página xxi.

Equilibrio entre la investigación y el fundamento conceptual

Aunque en esta nueva edición de BIOLOGÍA se presenta el proceso de la ciencia con mayor profundidad que nunca antes, exis-

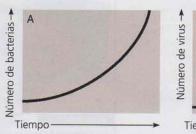
ten dos buenas razones para evitar sobrestimar el valor del contenido basado en investigaciones en cualquier libro de texto de biología.

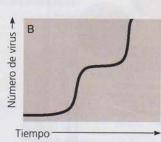
En primer lugar, los que abogamos por una mayor formación en investigación en los cursos de biología pensamos que hay que centrar la investigación en los estudiantes, no en los libros. Dado que es una experiencia principalmente pasiva, leer sobre investigación en un libro debiera ser apenas una manera de introducirse en varias experiencias activas promovidas por el material complementario, por laboratorios de investigación y por actividades creadas por los docentes para apoyar la formación en investigación centrada en el estudiante.

En segundo lugar, la manera más importante en que un libro de texto puede apoyar la investigación realizada por los alumnos es proporcionar un contexto con una clara y precisa explicación de los conceptos biológicos clave. Así como los biólogos estudian la literatura científica como base para su propia investigación, los estudiantes tendrán mucho más éxito en sus investigaciones personales si ellas surgen de una comprensión básica de la biología relevante. Por lo tanto, la séptima edición de BIOLOGÍA no sustituye el análisis cuidadoso del contenido conceptual por un conjunto de ejemplos de investigación relativamente inconexos, que requerirían que los estudiantes que se inician los integraran por sí mismos. Este método suele ser muy frustrante para el estudiante, que no logra de esta manera incorporar la actividad de investigación a la práctica diaria en el laboratorio, la elaboración del proyecto, el análisis de las clases y su participación en ámbitos de conferencias. En esta edición de BIOLOGÍA hemos integrado cuidadosamente el contenido basado en la investigación al desarrollo de la idea principal de cada capítulo, de manera que los ejemplos de la investigación refuercen el marco conceptual.

Problemas científicos

Cuando las bacterias infectan a un animal, el número de bacterias aumenta en el cuerpo de forma exponencial (gráfico A). Tras la infección por un virus virulento de animales con un ciclo lítico de reproducción, no existen evidencias de infección durante un tiempo. Luego, el número de virus aumenta de repente y, a continuación, se incrementa de forma escalonada (gráfico B). Explique la diferencia en las curvas de crecimiento.





BIOLOGÍA se utiliza para muchos cursos y apoya a los estudiantes a lo largo de toda su educación en biología

Aunque limitemos nuestro alcance a unos pocos conceptos clave por capítulo, este libro explora más territorio biológico que · el que muchos cursos introductorios podrían o deberían tratar de explorar. Sin embargo, dada la gran diversidad de programas de los cursos, hemos optado por un estudio lo suficientemente amplio y profundo como para apoyar el énfasis especial que cada docente quiera dar. Los estudiantes también parecen apreciar la amplitud y la profundidad de BIOLOGÍA; en esta época en la que los estudiantes venden muchos de sus libros otra vez a las librerias, más del 75% de los que han usado BIOLOGÍA lo han conservado después de su curso. De hecho, estamos muy satisfechos porque hemos recibido numerosas cartas y correos electrónicos de estudiantes de los años superiores y de graduados, entre ellos estudiantes de medicina, que expresan su aprecio por el valor de BIOLOGÍA en el largo plazo como un recurso general para su educación continua.

Así como reconocemos que pocos cursos abarcarán los 55 capítulos de BIOLOGÍA, también advertimos que no hay una secuencia "correcta" de temas para un curso de biología general. Aunque el índice de un libro de texto de biología debe ser lineal, la biología en si misma es más parecida a una red de conceptos relacionados sin un punto fijo de comienzo ni un camino predeterminado. Los distintos cursos pueden recorrer esta red de conceptos a partir de las moléculas y las células, la evolución y la diversidad de los organismos o las ideas de la ecología que proporcionan una visión de conjunto. Al elaborar esta obra hemos tratado de que fuera lo suficientemente versátil como para adaptarse a varios programas de estudio. Las ocho unidades del libro son prácticamente una totalidad en sí mismas y la mayor parte de los capítulos de cada unidad pueden estudiarse en una secuencia diferente. Por ejemplo, los

docentes que integran la fisiología animal y vegetal pueden mezclar capítulos de la unidad seis (Forma y función de las plantas) y de la unidad siete (Forma y función de los animales). Los docentes que comienzan su curso con la ecología y continúan con este enfoque "descendente" pueden enseñar la unidad ocho (Ecología) inmediatamente después del capítulo 1, que introduce los temas unificadores que brindan a los estudiantes un panorama general de la biología, independientemente del orden de los temas en el programa de estudios del curso.

La evolución y otros temas de BIOLOGÍA relacionan e integran los conceptos expuestos en todo el libro

En el primer capítulo se presentan once temas que proporcionan a los estudiantes puntos de referencia que les servirán a lo largo de todo el libro y distinguen el enfoque de los temas en BIOLOGÍA de un enfoque enciclopédico. En esta séptima edición hemos agregado el tema de los "sistemas biológicos" para integrar varias iniciativas de investigación basadas en conjuntos de datos de alto flujo y de rápido poder de procesamiento. Sin embargo, como en todas las ediciones anteriores, el tema central es la evolución, que unifica toda la biología al explicar tanto la unidad como la diversidad de la vida. El tema de la evolución está presente en cada capítulo de BIOLOGÍA. La evolución y los otros temas centrales del libro interactúan con los conceptos presentados en cada capítulo para ayudar a los estudiantes a construir una visión coherente de la vida que les servirá durante mucho tiempo después de que hayan olvidado los detalles estáticos de cualquier libro de biología.

Neil Campbell y Jane Reece

Agradecimientos

U no de los eminentes científicos entrevistados en esta nueva edición señaló que gran parte de la alegría de dedicarse a la biología proviene de trabajar con muchas personas talentosas. Lo mismo puede decirse respecto de la redacción de un libro de biología. Afortunadamente para nosotros, esta séptima edición de BIOLOGÍA es el producto del talento, la dedicación y el entusiasmo de un grupo grande y variado de personas. Los autores desean expresar su agradecimiento más profundo a los numerosos profesores, investigadores, estudiantes, profesionales, editores y artistas que han contribuido a esta edición.

Como autores de las ediciones anteriores y de la presente edición de este libro, somos conscientes del intimidante desafío de mantenerse al día en todas las áreas de nuestra especialidad en rápida expansión. Estamos particularmente agradecidos a los siete colaboradores y consultores enumerados en la portada, cuyos conocimientos han asegurado la actualización y revitalización del libro con ejemplos recientes. Hemos trabajado especialmente en contacto con la bióloga del desarrollo Lisa Urry, que tuvo a su cargo la importante responsabilidad de actualizar el contenido e implementar nuestro nuevo formato y las características de las unidades 1-3 y el capítulo 47. Sus profundos conocimientos y su rigurosa atención a los detalles en las áreas de la química biológica, la biología celular y molecular, la genética y la biología del desarrollo han sido invalorables. Le agradecemos su compromiso y su entusiasmo, su trabajo intenso y sin pausas, su puntualidad y su buen humor permanentes. Igualmente útil fue la colaboración del ecólogo Manuel Molles, que aportó su experiencia como científico y como docente para la revisión de la unidad 8, lo que mejoró su estructura y la presentación textual y visual de la ecología, y desempeñó un papel esencial en la reescritura del capítulo sobre ecología de la conducta, que es prácticamente nuevo. También contribuyó a lograr una perspectiva más ecológica en los capítulos 40, 42 y 44, en la unidad sobre forma y función de los animales. El escritor científico Carl Zimmer contribuyó con muchas mejoras y nuevas perspectivas en la unidad 5, la unidad sobre diversidad. El biólogo de la evolución Christopher Wills nos ayudó a superar el desafío de mejorar y actualizar la unidad 4, la unidad sobre la evolución, y el capítulo 26. El biólogo vegetal Peter Minorsky nos ayudó a actualizar la unidad 6. Y el neurobiólogo Antony Stretton nos asesoró en la revisión de los capítulos 48 y 49. Como en las ediciones anteriores, la inmunóloga Mary Jane Niles organizó e implementó la importante revisión del capítulo 43.

También agradecemos a los docentes que sugirieron modificaciones o nuevas preguntas de evaluación de conceptos. Entre ellos mencionamos (en orden alfabético) a Bruce Byers, Jean Heitz, William Hoese, Mark Lyford, Tom Owens, Randy Phillis (un agradecimiento especial), Mitch Price, Fred Sack, Richard Showman y Elspeth Walker. No es fácil formular buenas preguntas y reconocemos el tiempo y el esfuerzo que estos dedicados educadores ofrecieron para aumentar la efectividad de las preguntas de nuestro libro.

Otros que ayudaron a mejorar el enfoque pedagógico y la precisión científica de *BIOLOGÍA* fueron alrededor de 240 biólogos y profesores, citados en la lista que sigue a estos agradecimientos, que realizaron la revisión detallada de uno o más capítulos de esta edición. Agradecemos especialmente las propuestas de Lawrence Brewer, Richard Brusca, Anne Clark, Douglas Eernisse, Mark Kirk, Walter Judd, Mike Levine, Diane Marshall, Nick Money, Tom Owens, Kevin Padian, Daniel Papaj, Mitch Price, Bruce Reid y Alistair Simpson.

Agradecemos también a los muchos otros profesores de todo el mundo y estudiantes que se comunicaron directamente con los autores para hacerles llegar sus sugerencias. Además, apreciamos la retroalimentación sincera y específica que recibimos de los estudiantes y de los miembros del cuerpo docente que participaron en las discusiones grupales en Skyline College, Mills College e Indiana University. Por último, agradecemos a Eric Simon y Marty Taylor, los coautores de nuestros textos complementarios, por sus rigurosas opiniones en numerosos capítulos. Por supuesto, nos hacemos cargo con exclusividad de cualquier error que pueda haber quedado en el texto, pero la dedicación de nuestros colaboradores, consultores, revisores y corresponsales nos da una confianza especial en la precisión de esta edición.

Muchos científicos también han contribuido a darle forma a esta séptima edición analizando sus campos de investigación con nosotros, respondiendo preguntas específicas de las áreas en las que son expertos y, con frecuencia, compartiendo sus ideas acerca de la educación en biología. Neil Campbell agradece a los muchos colegas de la University of California, Riverside, que han influido en este libro, entre ellos Ring Carde, Richard Cardullo, Mark Chappell, Darleen DeMason, Norman Ellstrand, Anthony Huang, Bradley Hyman, Tracy Kahn, Elizabeth Lord, Carol Lovatt, Eugene Nothnagel, John Oross, Timothy Paine, David Reznick, Rodolfo Ruibal, Clay Sassaman, William Thomson, John Trumble, Rick Redack, Mike Adams y al fallecido John Moore (cuyos ensayos "Science as a Way of Knowing" han tenido una importantísima influencia en la evolución de BIOLOGÍA). Jane Reece agradece a los miembros de los departamentos de Biología y Química/Física del Mills College, en especial a Elisabeth Wade, así como a Fred Wilt, John Gerhart y Kris Niyogi de la University of California, Berkeley, por su asistencia a la colaboradora Lisa Urry.

Las entrevistas con científicos destacados han constituido una característica distintiva de *BIOLOGÍA* desde sus comienzos, y llevar a cabo estas entrevistas fue nuevamente uno de los grandes placeres de la revisión del texto. Como introducción y apertura de las ocho unidades de esta séptima edición, estamos orgullosos de incluir entrevistas con Lydia Makhubu, Peter Agre, Eric Lander, Kenneth Kaneshiro, Linda Graham, Natasha Raikhel, Erich Jarvis y Gene Likens.

BIOLOGÍA, séptima edición, es resultado de una intensa sinergia entre un equipo de científicos y otro de profesionales de la edición. Un diseño completamente novedoso, la revisión exhaustiva tanto

les ilustraciones como del texto, el agregado de nuevos elemennedagógicos y muchos materiales complementarios se combicon una agenda ajustada y representaron desafíos sin para el equipo de publicación.

Los miembros del equipo editorial del libro en Benjamin Campings aportaron un extraordinario talento y un intenso traban a este proyecto. Nuestra jefa de editores Beth Wilbur se ha desempeñado como una colega en la creación del libro y como una - de la educación en biología en general, y de mestro libro en particular, en la comunidad académica. Entusiasta, meativa y una fuente de apoyo sin interrupciones para nosotros y miembros del equipo, Beth es una maravillosa persona y es un placer trabajar con ella. Sin inmutarse ante las presiones, resuelve les situaciones difíciles, una cualidad esencial en un proyecto de essa complejidad.

La incomparable Deborah Gale, directora de desarrollo, gesdiariamente todo el proyecto. Deborah coprodujo la primera y la segunda edición del libro, junto con el desarrollo editorial de la segunda edición, y nos encantó que haya regresado. Asombrosamente, Deborah es capaz de combinar un estide conducción totalmente profesional y riguroso con una waluntad de profundizar en los aspectos esenciales con un sensão del humor que nos mantuvo trabajando duramente, pero

con alegría, bajo su dirección.

Las editoras supervisoras Pat Burner y Beth Winickoff tuvieron la responsabilidad de supervisar en detalle el trabajo de los colasonadores, los editores y los diseñadores gráficos. Juntas, Pat y Beth Exeron cuidadosamente cada capítulo, controlaron las ilustraciones Elicieron todo lo necesario para convertir esta edición en el mejor de texto de biología disponible; y que, a nuestro criterio, exce-☼ los más elevados estándares establecidos en las ediciones previas. Estamos inmensamente agradecidos a Pat, la incansable y talentosa directora de desarrollo de biología que ha sido nuestra colega describe muchos años, por su increíble dedicación, criterio editorial manción extraordinaria a los detalles. La excepcionalmente talen-Beth Winickoff, que se incorporó en esta séptima edición, fue la iniciadora del proceso de desarrollo y producción del libro. Beth mono novedosas perspectivas sobre el proceso, el tratamiento pedagógico y el enfoque editorial, además de editar maravillosamente seis capítulos. Esperamos trabajar nuevamente con Pat y Beth en futuras ediciones (¡después de que se recuperen de ésta,

Les responsabilidades de los directores de proyecto en esta edición representaron un desafío especial. Casi todos los capítulos fueron zassados meticulosamente, lo que exigió un compromiso editorial menso desde la planificación inicial hasta la producción. Tuvimos la fortuna de contar en nuestro equipo con algunos de los mejores directores de proyecto. En orden alfabético, ellos fueron John Burner (unidades 5-7), Alice Fugate (unidades 4 y 7), Sarah Jensen umidades 2, 3, y 7), Matt Lee (unidades 5 y 7), Suzanne Olivier midades 1 y 2), Ruth Steyn (unidades 3 y 7) y Susan Weisberg (unidades 7 y 8). Además de sus otras tareas, John Burner, Matt Lee Ruth Steyn volcaron su experiencia en las revisiones del contenido específico de los capítulos.

Apreciamos mucho la colaboración de nuestras brillantes, eficien-🛌 y amables asistentes de edición, Trinh Bui y Julia Khait. ¿Qué hubiéramos hecho sin ellas?

También deseamos agradecer a alguien que no encaja con claridad en ninguna de nuestras categorías editoriales: nuestro colega, ex editor y amigo Robin Heyden. Robin aportó a esta obra su energía, creatividad y su dedicación a la educación en biología de varias maneras, que incluyeron la planificación inicial del desarrollo de los contenidos multimedia para esta edición. También organizó la primera Conferencia Benjamin Cummings sobre Liderazgo en Biología, que nos aportó nuevas ideas creativas para la enseñanza provenientes de sobresalientes educadores.

Una vez más el libro se ha beneficiado enormemente con el trabajo de Russell Chun, nuestro productor senior de imágenes y contenido multimedia. Russell estableció un nuevo y vibrante estilo artístico para esta edición que satisfizo las exigencias del contenido y superó nuestras expectativas de excelencia estética y pedagógica. Bajo su dirección trabajaron los diseñadores gráficos que crearon todas las nuevas figuras y rediseñaron muchas de las antiguas para hacerlas más claras y atractivas. Estos hábiles y creativos ilustradores son Hilair Chism (unidades 1-3 y 7), Blakeley Kim (unidad 8), Kenneth Probst (unidades 4 y 5) y Laura Southworth (unidades 3 y 7). Carla Simmons (unidades 5 y 6) ha contribuido con su talento artístico y pedagógico a todas las ediciones de este libro. La versión final de los centenares de ilustraciones nuevas y revisadas estuvo a cargo de Russell, Phil Guzy, Steve McEntee y los diseñadores de Precision Graphics. Asimismo, el director de fotografía Travis Amos condujo un equipo de fotógrafos dedicados a la investigación para encontrar los centenares de fotos nuevas de esta edición. Ellos son Brian Donnelly, Donna Kalal, Ira Kleinberg, Robin Samper y Maureen Spuhler. La eficiente Donna Kalal también coordinó la solicitud de las fotos a partir de muchas fuentes. Agradecemos a todo el equipo de imágenes y fotografía y al talentoso diseñador del texto y de la cubierta del libro, Mark Ong, por la edición más hermosa y visualmente más eficaz de todas las publicadas. Además de crear el vistoso diseño Mark participó en la confección de cada capítulo y su sensibilidad artística reforzó todos los objetivos de esta edición.

El equipo de producción del libro tuvo la crucial responsabilidad de convertir el original y las ilustraciones en páginas listas para la impresión. Muchas gracias al director de la edición Erin Gregg, que fue el responsable de supervisar el complejo diseño y el complicado proceso de producción, que incluyó la dirección de los empleados de la editorial y los independientes. En GTS Companies (empresa que realizó la composición) queremos agradecer particularmente a Rob Hansen, Brendan Short, Morgan Floyd y Sherrill Reed, que aportaron sus conocimientos y solucionaron los complicados desafíos de la producción con buen humor, y al diseñador Kirsten Sims, que nos ayudó a mejorar la apariencia y la utilidad pedagógica de las figuras de "Exploración". Finalmente, agradecemos a Pam Augspurger, gerente de producción, cuyo trabajo posibilitó que este libro llegara a las manos de los lectores.

Linda Davis, presidenta de Benjamin Cummings Publishing, ha compartido nuestro compromiso con la excelencia y nos ha brindado un intenso apoyo en las últimas tres ediciones, por lo que nos alegra darle las gracias una vez más. También queremos agradecer al presidente de Addison Wesley/Benjamin Cummings, Jim Behnke (que fue el editor de la primera edición), por su apoyo ante nuestro nuevo proceso de desarrollo, y al director editorial Frank Ruggirello por su gran compromiso con el éxito del libro.

Tanto antes como después de la publicación tuvimos la fortuna de contar en el equipo de nuestro libro con los experimentados profesionales de comercialización de Benjamin Cummings. El gerente de marketing Josh Frost y la directora de marketing Stacy Treco nos brindaron un apoyo permanente y contribuciones de utilidad durante todo el proceso de edición. Gracias también a Jeff Hester, que se ha incorporado recientemente al equipo de comercialización. Apreciamos mucho el trabajo de la talentosa Lilian Carr y su equipo de comunicaciones y marketing, que han creado asombrosos folletos, afiches y otros materiales que ayudaron a la difusión mundial de esta nueva edición. Y gracias a Mansour Bethany por desarrollar el folleto electrónico y por su apoyo.

Revisores de la séptima edición

Thomas Adams, Michigan State University Shylaja Akkaraju, Bronx Community College of CUNY Bonnie Amos, Angelo State University Jeff Appling, Clemson University J. David Archibald, San Diego State University David Armstrong, University of Colorado at Boulder Mary Ashley, University of Illinois at Chicago Karl Aufderheide, Texas A & M University Ellen Baker, Santa Mónica College Susan Barman, Michigan State University Andrew Barton, University of Maine, Farmington David Bass, University of Central Oklahoma Bonnie Baxter, Hobart & William Smith Tim Beagley, Salt Lake Community College Margaret E. Beard, College of the Holy Cross Chris Beck, Emory University Patricia Bedinger, Colorado State University Tania Beliz, College of San Mateo Robert Blanchard, University of New Hampshire Andrew Blaustein, Oregon State University Allan Bornstein, Southeast Missouri State University Lisa Boucher, University of Nebraska-Omaha Robert Bowker, Glendale Community College (Arizona) Barbara Bowman, Mills College Sunny Boyd, University of Notre Dame Lawrence Brewer, University of Kentucky Paul Broady, University of Canterbury Carole Browne, Wake Forest University David Bruck, San José State University Rick Brusca, Arizona-Sonora Desert Museum Howard Buhse, University of Illinois at Chicago Arthur Buikema, Virginia Tech Al Burchsted, College of Staten Island Alison Campbell, University of Waikato Frank Cantelmo, St. John's University John Capeheart, University of Houston-Downtown Robert Carroll, East Carolina University David Champlin, University of Southern Maine Giovina Chinchar, Tougaloo College Anne Clark, Binghamton University Greg Clark, University of Texas, Austin Randy Cohen, California State University, Northridge Jim Colbert, Iowa State University Robert Colvin, Ohio University Elizabeth Connor, University of Massachusetts Joanne Conover, University of Connecticut Greg Crowther, University of Washington Karen Curto, University of Pittsburgh Anne Cusic, University of Alabama at Birmingham Larry Davenport, Samford University Teresa DeGolier, Bethel College Roger Del Moral, University of Washington Veronique Delesalle, Gettysburg College Daniel Dervartanian, University of Georgia

El personal de Addison Wesley/Benjamin Cummings que representa a *BIOLOGÍA* en las universidades es nuestro vínculo viviente con los estudiantes y los profesores que usan el libro. Estos representantes nos cuentan lo que a los lectores les gusta y les disgusta del libro y proporcionan un rápido servicio a los departamentos de biología. Los representantes son buenos aliados en la educación científica y queremos agradecerles su profesionalismo en la comunicación de las características de nuestro libro.

Finalmente, queremos agradecer a nuestras familias y a nuestros amigos por su estímulo y por tolerar nuestra continua obsesión por *BIOLOGÍA*.

Neil Campbell y Jane Reece

Jean DeSaix, University of North Carolina at Chapel Hill Biao Ding, Ohio State University Stanley Dodson, University of Wisconsin-Madison Mark Drapeau, University of California, Irvine Gary Dudley, University of Georgia Douglas Eernisse, California State University, Fullerton Brad Elder, University of Oklahoma Norman Ellstrand, University of California, Riverside Dennis Emery, Iowa State University John Endler, University of California, Santa Bárbara Gerald Esch, Wake Forest University Frederick B. Essig, University of South Florida Mary Eubanks, Duke University Paul Farnsworth, University of Texas, at San Antonio Kim Finer, Kent State University Frank Fish, West Chester University Steven Fisher, University of California, Santa Bárbara Lloyd Fitzpatrick, University of North Texas Bill Fixsen, Harvard University James Franzen, University of Pittsburgh Frank Frisch, Chapman University Bernard Frye, University of Texas at Arlington Chandler Fulton, Brandeis University Michael Gaines, University of Miami J. Whitfield Gibbons, University of Georgia J. Phil Gibson, Agnes Scott College Simon Gilroy, Pennsylvania State University Alan Gishlick, National Center for Science Education John Glendinning, Barnard College Sandra Gollnick, State University of New York at Buffalo Robert Goodman, University of Wisconsin-Madison Phyllis Griffard, University of Houston-Downtown Joel Hage, Radford University Jody Hall, Brown University Douglas Hallett, Northern Arizona University Sam Hammer, Boston University Laszlo Hanzely, Northern Illinois University Jeff Hardin, University of Wisconsin-Madison Carla Hass, Pennsylvania State University Chris Haufler, University of Kansas Chris Haynes, Shelton State Community College Blair Hedges, Pennsylvania State David Hein, Tulane University Michelle Henricks, University of California, Los Ángeles John D. Helmann, Cornell University Scott Herrick, Missouri Western State College David Hibbett, Clark University William Hillenius, College of Charleston Robert Hinrichsen, Indiana University of Pennsylvania A. Scott Holaday, Texas Tech University Karl Holte, Idaho State University Nancy Hopkins, Tulane University Sandra Horikami, Daytona Beach Community College Sandra Hsu, Skyline College

Cheryl Ingram-Smith, Clemson University Stephen Johnson, William Penn University Walter Judd, University of Florida Thomas Kane, University of Cincinnati Tamos Kapros, University of Missouri Jenifer Katcher, Pima Community College Norm Kenkel, University of Manitoba Mark Kirk, University of Missouri-Columbia Daniel Klionsky, University of Michigan Ned Knight, Linfield College David Kohl, University of California, Santa Bárbara David Kurijaka, Ohio University Elaine La, Brandeis University William L' Amoreaux, College of Staten Island Dominic Lannutti, El Paso Community College John Lepri, University of North Carolina at Greensboro Donald Levin, University of Texas, Austin Mike Levine, University of California, Berkeley Clark Lindgren, Grinnell College Steven Lynch, Louisiana State University at Shreveport Philip M. Meneely, Haverford College Richard Machemer (h.), St. John Fisher College Elizabeth Machunis-Masuoka, University of Virginia Linda Maier, University of Alabama in Huntsville José Maldonado, El Paso Community College Richard Malkin, University of California, Berkeley William Margolin, University of Texas Medical School Diane Marshall, University of New Mexico Linda Martin-Morris, University of Washington Lee McClenaghan, San Diego State University Kerry McDonald, University of Missouri-Columbia Neal McReynolds, Texas A&M International Lisa Mellen, Rice University Michael Meighan, University of California, Berkeley Scott Meissner, Cornell University John Merrill, Michigan State University James Mickle, North Carolina State University Alan Molumby, University of Illinois at Chicago Nicholas Money, Miami University Alex Motten, Duke University Rita Moyes, Texas A&M College Station Greg Nishiyama, College of the Canyons Jane Noble-Harvey, Delaware University Richard Norman, University of Michigan-Dearborn Steven Norris, California State, Channel Islands Steve Nowicki, Duke University Linda Ogren, University of California, Santa Cruz Jeanette Oliver, St. Louis Community College, Florissant Valley Laura J. Olsen, University of Michigan Catherine Ortega, Fort Lewis College Charissa Osborne, Butler University Thomas Owens, Cornell University Penny Padgett, University of North Carolina at Chapel Hill Kevin Padian, University of California, Berkeley Dianna Padilla, State University of New York, Stony Brook Daniel Papaj, University of Arizona Ronald Patterson, Michigan State University Debra Pearce, Northern Kentucky University Beverly Perry, Houston Community College David Pfennig, University of North Carolina at Chapel Hill Daniel Potter, University of California, Davis Andy Pratt, University of Canterbury Mitch Price, Pennsylvania State Val Raghavan, Ohio State University Talitha Rajah, Indiana University Southeast Thomas Rand, Saint Mary's University Ahnya Redman, Pennsylvania State Bruce Reid, Kean University Douglas Rhoads, University of Arkansas Carol Rivin, Oregon State University Laurel Roberts, University of Pittsburgh William Roosenburg, Ohio University

Neil Sabine, Indiana University East

Tyson Sacco, Cornell University Rowan Sage, University of Toronto K. Sathasivan, University of Texas, Austin Gary Saunders, University of New Brunswick David Schimpf, University of Minnesota Duluth Robert Schorr, Colorado State University David Schwartz, Houston Community College Christa Schwintzer, University of Maine, Orono Shukdeb Sen, Bethune-Cookman College Wendy Sera, Seton Hill University Timothy Shannon, Francis Marion University Joan Sharp, Simon Fraser University Victoria C. Sharpe, Blinn College Richard Sherwin, University of Pittsburgh James Shinkle, Trinity University Richard Showman, University of South Carolina Anne Simon, University of Maryland Alastair Simpson, Dalhousie University Roger Sloboda, Dartmouth University John Smarrelli, Le Moyne College Kelly Smith, University of North Florida Nancy Smith-Huerta, Miami Ohio University Amanda Starnes, Emory University Margery Stinson, Southwestern College James Stockand, University of Texas Health Science Center, San Antonio Antony Stretton, University of Wisconsin-Madison Mark Sturtevant, University of Michigan-Flint Judith Sumner, Assumption College Rong Sun Pu, Kean University Marshall Sundberg, Emporia State University Lucinda Swatzell, Southeast Missouri State University Janice Swenson, University of North Florida David Tauck, Santa Clara University John Taylor, University of California, Berkeley Thomas Terry, University of Connecticut Cyril Thong, Simon Fraser University Robert Thornton, University of California, Davis Stephen Timme, Pittsburg State University Leslie Towill, Arizona State University James Traniello, Boston University Constantine Tsoukas, San Diego State University Marsha Turell, Houston Community College Catherine Uekert, Northern Arizona University Gerald Van Dyke, North Carolina State University Brandi Van Roo, Framingham State College Moira Van Staaden, Bowling Green State Neal Voelz, St. Cloud State University Jyoti Wagle, Houston Community College Edward Wagner, University of California, Irvine D. Alexander Wait, Southwest Missouri State University Beth Wee, Tulane University Mau White, Ohio University Elizabeth Willott, University of Arizona Bill Wischusen, Louisiana State University Clarence Wolfe, Northern Virginia Community College Linda Yasui, Northern Illinois University Zai Ming Zhao, University of Texas, Austin

Revisores de las ediciones anteriores

Kenneth Able (State University of New York, Albany), Martin Adamson (University of British Columbia), John Alcock (Arizona State University), Richard Almon (State University of New York, Buffalo), Katherine Anderson (University of California, Berkeley), Richard J. Andren (Montgomery County Community College), Estry Ang (University of Pittsburgh at Greensburg), J. David Archibald (Yale University), Howard J. Arnott (University of Texas at Arlington), Robert Atherton (University of Wyoming), Leigh Auleb (San Francisco State University), P. Stephen Baenziger (University of Nebraska),

Katherine Baker (Millersville University), William Barklow (Framingham State College), Steven Barnhart (Santa Rosa Junior College), Ron Basmajian (Merced College), Tom Beatty (University of British Columbia), Wayne Becker (University of Wisconsin, Madison), Jane Beiswenger (University of Wyoming), Anne Bekoff (University of Colorado, Boulder), Marc Bekoff (University of Colorado, Boulder), Tania Beliz (College of San Mateo), Adrianne Bendich (Hoffman-La Roche, Inc.), Barbara Bentley (State University of New York, Stony Brook), Darwin Berg (University of California, San Diego), Werner Bergen (Michigan State University), Gerald Bergstrom (University of Wisconsin, Milwaukee), Anna W. Berkovitz (Purdue University) Dorothy Berner (Temple University), Annalisa Berta (San Diego State University), Paulette Bierzychudek (Pomona College), Charles Biggers (Memphis State University), Andrew R. Blaustein (Oregon State University), Judy Bluemer (Morton College), Robert Blystone (Trinity University), Robert Boley (University of Texas, Arlington), Eric Bonde (University of Colorado, Boulder), Richard Boohar (University of Nebraska, Omaha), Carey L. Booth (Reed College), James L. Botsford (New Mexico State University), J. Michael Bowes (Humboldt State University), Richard Bowker (Alma College), Barry Bowman (University of California, Santa Cruz), Deric Bownds (University of Wisconsin, Madison), Robert Boyd (Auburn University), Jerry Brand (University of Texas, Austin), Theodore A. Bremner (Howard University). James Brenneman (University of Evansville), Charles H. Brenner (Berkeley, California), Donald P. Briskin (University of Illinois, Urbana), Paul Broady (University of Canterbury), Danny Brower (University of Arizona), Carole Browne (Wake Forest University), Mark Browning (Purdue University), Herbert Bruneau (Oklahoma State University), Gary Brusca (Humboldt State University), Alan H. Brush (University of Connecticut, Storrs), Meg Burke (University of North Dakota), Edwin Burling (De Anza College), William Busa (Johns Hopkins University), John Bushnell (University of Colorado), Linda Butler (University of Texas, Austin), David Byres (Florida Community College, Jacksonville), Iain Campbell (University of Pittsburgh), Robert E. Cannon (University of North Carolina at Greensboro), Deborah Canington (University of California, Davis), Gregory Capelli (College of William and Mary), Richard Cardullo (University of California, Riverside), Nina Caris (Texas A & M University), Bruce Chase (University of Nebraska, Omaha), Doug Cheeseman (De Anza College), Shepley Chen (University of Illinois, Chicago), Joseph P. Chinnici (Virginia Commonwealth University), Henry Claman (University of Colorado Health Science Center), Ross C. Clark (Eastern Kentucky University), Lynwood Clemens (Michigan State University), William P. Coffman (University of Pittsburgh), J. John Cohen (University of Colorado Health Science Center), David Cone (Saint Mary's University), John Corliss (University of Maryland), James T. Costa (Western Carolina University), Stuart J. Coward (University of Georgia), Charles Creutz (University of Toledo), Bruce Criley (Illinois Wesleyan University), Norma Criley (Illinois Wesleyan University), Joe W. Crim (University of Georgia), Richard Cyr (Pennsylvania State University), W. Marshall Darley (University of Georgia), Marianne Dauwalder (University of Texas, Austin), Bonnie J. Davis (San Francisco State University), Jerry Davis (University of Wisconsin, La Crosse), Thomas Davis (University of New Hampshire), John Dearn (University of Canberra), James Dekloe (University of California, Santa Cruz), T. Delevoryas (University of Texas, Austin), Diane C. DeNagel (Northwestern University), Jean DeSaix (University of North Carolina), Michael Dini (Texas Tech University), Andrew Dobson (Princeton University), John Drees (Temple University School of Medicine), Charles Drewes (Iowa State University), Marvin Druger (Syracuse University), Susan Dunford (University of Cincinnati), Betsey Dyer (Wheaton College), Robert Eaton (University of Colorado), Robert S. Edgar (University of California, Santa Cruz), Betty J. Eidemiller (Lamar University), William D. Eldred (Boston University), Margaret T. Erskine (Lansing Community College), David Evans (University of Florida), Robert C. Evans (Rutgers University, Camden), Sharon Eversman (Montana State University), Lincoln Fairchild (Ohio State University), Peter Fajer (Florida State University), Bruce Fall (University of Minnesota), Lynn Fancher (College of DuPage), Larry Farrell (Idaho State University), Jerry F. Feldman (University of California, Santa Cruz), Eugene Fenster (Longview Community

College), Russell Fernald (University of Oregon), Milton Fingerman (Tulane University), Barbara Finney (Regis College), David Fisher (University of Hawaii, Manoa), William Fixsen (Harvard University), Abraham Hexer (Manuscript Consultant, Boulder, Colorado), Kerry Foresman (University of Montana), Norma Fowler (University of Texas, Austin), Robert G. Fowler (San José State University), David Fox (University of Tennessee, Knoxville), Carl Frankel (Pennsylvania State University, Hazleton), Bill Freedman (Dalhousie University), Otto Friesen (University of Virginia), Virginia Fry (Monterey Peninsula College), Alice Fulton (University of Iowa), Sara Fultz (Stanford University), Berdell Funke (North Dakota State University), Anne Funkhouser (University of the Pacific), Arthur W. Galston (Yale University), Carl Gans (University of Michigan), John Gapter (University of Northern Colorado), Reginald Garrett (University of Virginia), Patricia Gensel (University of North Carolina), Chris George (California Polytechnic State University, San Luis Obispo), Robert George (University of Wyoming), Frank Gilliam (Marshall University), Simon Gilroy (Pennsylvania State University), Todd Gleeson (University of Colorado), David Glenn-Lewin (Wichita State University), William Glider (University of Nebraska), Elizabeth A. Godrick (Boston University), Lynda Goff (University of California, Santa Cruz), Elliott Goldstein (Arizona State University), Paul Goldstein (University of Texas, El Paso), Anne Good (University of California, Berkeley), Judith Goodenough (University of Massachusetts, Amherst), Wayne Goodey (University of British Columbia), Ester Goudsmit (Oakland University), Linda Graham (University of Wisconsin, Madison), Robert Grammer (Belmont University), Joseph Graves (Arizona State University), A. J. F. Griffiths (University of British Columbia), William Grimes (University of Arizona), Mark Gromko (Bowling Green State University), Serine Gropper (Auburn University), Katherine L. Gross (Ohio State University), Gary Gussin (University of Iowa), Mark Guyer (National Human Genome Research Institute), Ruth Levy Guyer (Bethesda, Maryland), R. Wayne Habermehl (Montgomery County Community College), Mac Hadley (University of Arizona), Jack P. Hallman (University of Wisconsin), Leah Haino) (University of California, Riverside), Rebecca Halyard (Clayton State College), Penny Hanchey-Bauer (Colorado State University), Laszlo Hanzely (Northern Illinois University), Jeff Hardin (University of Wisconsin, Madison), Richard Harrison (Cornell University), H. D. Heath (California State University, Hayward), George Hechtel (State University of New York, Stony Brook), Jean Heitz Johnson (University of Wisconsin, Madison), Colin Henderson (University of Montana), Caroll Henry (Chicago State University, Frank Heppner (University of Rhode Island), Ira Herskowitz (University of California, San Francisco), Paul E. Hertz (Barnard College), R. James Hickey (Miami University), Ralph Hinegardner (University of California, Santa Cruz), William Hines (Foothill College). Helmut Hirsch (State University of New York, Albany), Tuanhua David Ho (Washington University), Carl Hoagstrom (Ohio Northern University), James Hoffman (University of Vermont), James Holland (Indiana State University, Bloomington), Charles Holliday (Lafayette College), Laura Hoopes (Occidental College), Nancy Hopkins (Massachusetts Institute of Technology), Kathy Hornberger (Widener University), Pius F. Horner (San Bernardino Valley College), Margaret Houk (Ripon College), Ronald R. Hoy (Cornell University), Donald Humphrey (Emory University School of Medicine), Robert J. Huskey (University of Virginia), Steven Hutcheson (University of Maryland, College Park), Bradley Hyman (University of California, Riverside), Mark Iked (San Bernardino Valley College), Alice Jacklet (State University of New York, Albany), John Jackson (North Hennepin Community College), John C. Jahoda (Bridgewater State College), Dan Johnson (East Tennessee State University), Randall Johnson (University of California, San Diego), Wayne Johnson (Ohio State University), Kenneth C. Jones (California State University, Northridge), Russell Jones (University of California, Berkeley), Alan Journet (Southeast Missouri State University), Thomas C. Kane (University of Cincinnati), E. L. Karlstrom (University of Puget Sound), George Khoury (National Cancer Institute), Robert Kitchin (University of Wyoming), Attila O. Klein (Brandeis University), Greg Kopf (University of Pennsylvania School of Medicine), Thomas Koppenheffer (Trinity University), Janis Kuby (San Francisco State

University), J. A. Lackey (State University of New York, Oswego), Lynn Lamoreux (Texas A & M University), Carmine A. Lanciani (University of Florida), Kenneth Lang (Humboldt State University), Allan Larson (Washington University), Diane K. Liven (State University of New York, Cortland, and Emory University), Charles Leavell (Fullerton College), C. S. Lee (University of Texas), Robert Leonard (University of California, Riverside), Joseph Levine (Boston College), Bill Lewis (Shoreline Community College), John Lewis (Loma Linda University), Lorraine Lica (California State University, Hayward), Harvey Liftin (Broward Community College), Harvey Lillywhite (University of Florida, Gainesville), Sam Loker (University of New Mexico), Jane Lubchenco (Oregon State University), Margaret A. Lynch (Tufts University), James MacMahon (Utah State University), Charles Mallery (University of Miami), Lynn Margulis (Boston University), Edith Marsh (Angelo State University), Karl Mattox (Miami University of Ohio), Joyce Maxwell (California State University, Northridge), Jeffrey D. May (Marshall University), Richard McCracken (Purdue University) Jacqueline McLaughlin (Pennsylvania State University, Lehigh Valley), Paul Melchior (North Hennepin Community College), Phillip Meneely (Haverford College), John Merrill (University of Washington), Brian Metscher (University of California, Irvine), Ralph Meyer (University of Cincinnati), Roger Milkman (University of Iowa), Helen Miller (Oklahoma State University), John Miller (University of California, Berkeley), Kenneth R. Miller (Brown University), John E. Minnich (University of Wisconsin, Milwaukee), Michael Misamore (Louisiana State University), Kenneth Mitchell (Tulane University School of Medicine), Russell Monson (University of Colorado, Boulder), Frank Moore (Oregon State University), Randy Moore (Wright State University), William Moore (Wayne State University), Carl Moos (Veterans Administration Hospital, Albany, New York), Michael Mote (Temple University), Deborah Mowshowitz (Columbia University), Darrel L. Murray (University of Illinois at Chicago), John Mutchmor (Iowa State University), Elliot Myerowitz (California Institute of Technology), Gavin Naylor (Iowa State University), John Neess (University of Wisconsin, Madison), Raymond Neubauer (University of Texas, Austin), Todd Newbury (University of California, Santa Cruz), Harvey Nichols (University of Colorado, Boulder), Deborah Nickerson (University of South Florida), Bette Nicotri (University of Washington), Caroline Niederman (Tomball College), Maria Nieto (California State University Hayward), Charles R. Noback (College of Physicians and Surgeons, Columbia University), Mary C. Nolan (Irvine Valley College), Peter Nonacs (University of California, Los Ángeles), David O. Norris (University of Colorado, Boulder), Cynthia Norton (University of Maine, Augusta), Steve Norton (East Carolina University), Bette H. Nybakken (Hartnell College), Brian O'Conner (University of Massachusetts, Amherst), Gerard O'Donovan (University of North Texas), Eugene Odum (University of Georgia), Patricia O'Hern (Emory University), Gary P Olivetti (University of Vermont), John Olsen (Rhodes College), Sharman O'Neill (University of California, Davis), Wan Ooi (Houston Community College), Gay Ostarello (Diablo Valley College), Barry Palevitz (University of Georgia), Peter Pappas (County College of Morris), Bulah Parker (North Carolina State University), Stanton Parmeter (Chemeketa Community College), Robert Patterson (San Francisco State University), Crellin Pauling (San Francisco State University), Kay Pauling (Foothill Community College), Daniel Pavuk (Bowling Green State University), Debra Pearce (Northern Kentucky University), Patricia Pearson (Western Kentucky University), Shelley Penrod (North Harris College), Bob Pittman (Michigan State University), James Platt (University of Denver), Martin Poenie (University of Texas, Austin), Scott Poethig (University of Pennsylvania), Jeffrey Pommerville (Texas A & M University), Warren Porter (University of Wisconsin), Donald Potts (University of California, Santa Cruz), David Pratt (University of California, Davis), Halina Presley (University of Illinois, Chicago), Rebecca Pyles (East Tennessee State University), Scott Quackenbush (Florida International University), Ralph Quatrano (Oregon State University), Deanna Raineri (University of Illinois, Champaign-Urbana), Charles Ralph (Colorado State University), Kurt Redborg

(Coe College), Brian Reeder (Morehead State University), C. Gary Reiness (Lewis & Clark College), Charles Remington (Yale University), David Reznick (University of California, Riverside), Fred Rhoades (Western Washington State University), David Reid (Blackburn College), Christopher Riegle (Irvine Valley College), Donna Ritch (Pennsylvania State University), Thomas Rodella (Merced College), Rodney Rogers (Drake University), Wayne Rosing (Middle Tennessee State University), Thomas Rost (University of California, Davis), Stephen I. Rothstein (University of California, Santa Bárbara), John Ruben (Oregon State University), Albert Ruesink (Indiana University), Don Sakaguchi (Iowa State University), Walter Sakai (Santa Mónica College), Mark F. Sanders (University of California, Davis), Ted Sargent (University of Massachusetts, Amherst), Gary Saunders (University of New Brunswick), Carl Schaefer (University of Connecticut), Lisa Shimeld (Cralton Hills College), David Schimpf (University of Minnesota, Duluth), William H. Schlesinger (Duke University), Erik P. Scully (Towson State University), Edna Seaman (Northeastern University), Elaine Shea (Loyola College, Maryland), Stephen Shedder (Virginia Polytechnic Institute and State University), James Shinkle (Trinity University), Barbara Shipes (Hampton University), Peter Shugarman (University of Southern California), Alice Shuttey (DeKalb Community College), James Sidic (Ursinus College), Daniel Simberloff (Florida State University), Susan Singer (Carleton College), John Smarrelli (Loyola University), Andrew T. Smith (Arizona State University), John Smol (Queen's University), Andrew J. Snope (Essex Community College), Mitchell Sogin (Woods Hole Marine Biological Laboratory), Susan Sovonick-Dunford (University of Cincinnati), Frederick W. Spiegel (University of Arkansas), Karen Steudel (University of Wisconsin), Barbara Stewart (Swarthmore College), Cecil Still (Rutgers University, New Brunswick), John Stolz (California Institute of Technology), Richard D. Storey (Colorado College), Stephen Strand (University of California, Los Ángeles), Eric Strauss (University of Massachusetts, Boston), Russell Stullken (Augusta College), John Sullivan (Southern Oregon State University), Gerald Summers (University of Missouri), Marshall D. Sundberg (Emporia State University), Daryl Sweeney (University of Illinois, Champaign-Urbana), Samuel S. Sweet (University of California, Santa Bárbara), Lincoln Taiz (University of California, Santa Cruz), Samuel Tarsitano (Southwest Texas State University), David Tauck (Santa Clara University), James Taylor (University of New Hampshire), Martha R. Taylor (Cornell University), Roger Thibault (Bowling Green State University), William Thomas (Colby-Sawyer College), John Thornton (Oklahoma State University), Robert Thornton (University of California, Davis), James Traniello (Boston University), Robert Tuveson (University of Illinois, Urbana), Mama G. Tyrrell (Stonehill College), Gordon Uno (University of Oklahoma), Lisa A. Urry (Mills College), James W. Valentine (University of California, Santa Bárbara), Joseph Vanable (Purdue University), Theodore Van Bruggen (University of South Dakota), Kathryn VandenBosch (Texas A & M University), Frank Visco (Orange Coast College), Laurie Vitt (University of California, Los Ángeles), Thomas J. Volk (University of Wisconsin, La Crosse), Susan D. Waaland (University of Washington), William Wade (Dartmouth Medical College), John Waggoner (Loyola Marymount University), Dan Walker (San Jose State University), Robert L. Wallace (Ripon College), Jeffrey Walters (North Carolina State University), Margaret Waterman (University of Pittsburgh), Charles Webber (Loyola University of Chicago), Peter Webster (University of Massachusetts, Amherst), Terry Webster (University of Connecticut, Storrs), Peter Wejksnora (University of Wisconsin, Milwaukee), Kentwood Wells (University of Connecticut), David J. Westenberg (University of Missouri, Rolla), Stephen Williams (Glendale Community College), Christopher Wills (University of California, San Diego), Fred Wilt (University of California, Berkeley), Robert T. Woodland (University of Massachusetts Medical School), Joseph Woodring (Louisiana State University), Patrick Woolley (East Central College), Philip Yant (University of Michigan), Hideo Yonenaka (San Francisco State University), Edward Zalisko (Blackburn College), John Zimmerman (Kansas State University), Uko Zylstra (Calvin College).

Índice de figuras

Figuras de "Exploración"

1-3	Exploración de los niveles de organización biológica
1-15	Exploración de los tres dominios de la vida 14
4-10	Exploración de algunos grupos funcionales importantes
	de los compuestos orgánicos 64
5-20	Exploración de los niveles de la estructura proteica 82
6-9	Exploración de las células animales y vegetales 100
6-31	Exploración de las uniones intercelulares en tejidos
	animales 121
7-20	Exploración de la endocitosis en las células animales 1
11-7	Exploración de los receptores de membrana 206
12-6	Exploración de la división mitótica de una célula
	animal 222
13-8	Exploración de la división meiótica de una célula
	animal 244
21-2	Exploración de los organismos modelo para los estudio
	genéticos sobre el desarrollo 412
24-4	Exploración de las barreras reproductivas 474
27-13	Exploración de los principales grupos de Bacteria 542
28-12	Exploración de la estructura y la función del ciliado
	Paramecium caudatum 557
29-5	Exploración de los rasgos derivados de las plantas
	terrestres 576
29-9	Exploración de la diversidad de las briofitas 582
29-14	Exploración de la diversidad de las plantas vasculares
	sin semillas 587
30-4	Exploración de la diversidad de las gimnospermas 59-
30-12	Exploración de la diversidad de las angiospermas 602
33-3	Exploración de la diversidad de los invertebrados 639
33-37	Exploración de la diversidad de los insectos 662
34-36	Exploración de la diversidad de los mamíferos 698
35-9	Exploración de los ejemplos de células vegetales
	diferenciadas 718
37-13	Exploración de las adaptaciones nutricionales inusuales
	en las plantas 768
38-3	Exploración de las variaciones florales 773
40-5	Exploración de la estructura y la función de los tejidos
	animales 824
41-2	Exploración de cuatro mecanismos principales de
	alimentación de los animales 845
42-4	Exploración de los sistemas circulatorios de los
	vertebrados 870
44-18	Exploración de las adaptaciones ambientales del riñón
ADDITION OF	de los vertebrados 939
46-11	Exploración de la ovogénesis humana 974
46-12	Exploración de la espermatogénesis humana 975
49-8	Exploración de la estructura del oído humano 1051

Exploración de los patrones climáticos globales 1088

50-17	Exploración de los biomas acuáticos	1094	
50-20	Exploración de los biomas terrestres	1100	
54-17	Exploración de los ciclos de los nutri-	entes	1196
55-22	Exploración de la ecología de restaura	ación	
	mundial 1226		

Figuras de "Investigación"

1-29	¿La presencia de serpientes de coral venenosas afecta
	las tasas de predación de las serpientes reales que tanto
	se les parecen? 23

4-2 ¿Podrían haberse sintetizado los compuestos orgánicos en forma abiótica en la Tierra primitiva? 59

7-6 ¿Se mueven las proteínas de membrana? 127

10-9 ¿Qué longitudes de onda son más eficaces para impulsar la fotosíntesis? 187

12-8 Durante la anafase, ¿los microtúbulos de los cinetocoros se acortan en los extremos del polo del huso o en los extremos del cinetocoro? 225

12-13 ¿Existen señales moleculares en el citoplasma que regulan el ciclo celular? 228

12-17 ¿El factor de crecimiento derivado de las plaquetas (PDGF) estimula la división de fibroblastos humanos en cultivo? 231

14-3 Cuando una planta de guisantes F₁ de flores púrpuras se autopoliniza, ¿qué color de flor aparece en la generación F₂? 253

14-8 ¿Los alelos para el color y la forma de las semillas se distribuyen en los gametos de forma dependiente (juntos) o independiente? 257

15-4 En un cruzamiento entre una mosca de la fruta hembra de tipo salvaje y un macho mutante de ojos blancos, ¿qué color de ojos tendrá la descendencia F₁ y la F₂? 277

15-5 Los genes para el color del cuerpo y el tamaño de las alas en las moscas de la fruta, ¿se localizan en el mismo o en diferentes cromosomas? 279

16-2 ¿Puede transferirse el rasgo genético de patogenicidad entre las bacterias? 294

16-4 El material genético del fago T2, ¿es DNA o proteína? 295

16-11 La replicación del DNA, ¿sigue el modelo conservador, semiconservador o de dispersión? 300

17-2 ¿Hay genes individuales que especifican diferentes enzimas en la biosíntesis de arginina? 311

18-15 ¿Una célula bacteriana puede adquirir genes de otra célula bacteriana? 347

21-5 ¿Una célula vegetal diferenciada, puede desarrollarse hasta convertirse en una planta completa? 415

21-6 ¿El núcleo de una célula animal diferenciada puede dirigir el desarrollo de un organismo? 416

- **21-21** ¿Qué capas celulares del meristema floral determinan la cantidad de órganos florales? 430
- **22-12** ¿Puede la presión de la predación seleccionar el tamaño y la edad de maduración en *P. reticulata*? 447
- **23-11** ¿La variación geográfica en las plantas *A. millefolium* tiene un componente genético? 464
- **24-7** ¿La divergencia de las poblaciones alopátricas de la mosca de la fruta puede llevar al aislamiento reproductivo? 477
- **24-10** ¿La selección sexual en los cíclidos produce el aislamiento reproductivo? 480
- **26-2** ¿Se pueden formar moléculas orgánicas en una atmósfera reductora? 513
- 31-21 ¿Tener micorrizas es beneficioso para una planta? 620
- **36-19** ¿Qué causa que la savia del floema fluya desde la fuente hasta el sumidero? 753
- **39-5** ¿Qué parte de un coleóptilo percibe la luz y cómo se transmite la señal? 792
- **39-6** ¿La distribución asimétrica de un compuesto químico promotor del desarrollo determina que un coleóptilo crezca hacia la luz? 793
- **39-7** ¿Qué origina el movimiento polar de la auxina desde el extremo del brote hasta la base? 795
- **39-13** ¿Cómo afecta la concentración de etileno a la respuesta triple en las plántulas? 799
- **39-17** ¿Qué longitudes de onda estimulan la inclinación fototrópica hacia la luz? 802
- **39-18** ¿Cómo afecta el orden de la iluminación del rojo y rojo lejano a la germinación de una semilla? 803
- **39-22** ¿Cómo afecta a la floración la interrupción del período oscuro con una breve exposición a la luz? 807
- **39-23** ¿El fitocromo es el pigmento que mide la interrupción de los períodos de oscuridad en la respuesta fotoperiódica? 807
- 39-24 ¿Hay una hormona de la floración? 808
- **44-6** ¿Qué papel desempeña el pelo en la conservación del agua en los camellos? 926
- **47-4** ¿Cuál es el efecto de la unión del espermatozoide sobre la distribución del Ca²+ en el óvulo? 990
- 47-21 ¿La fibronectina promueve la migración celular? 1002
- **47-22** ¿La cadherina es necesaria para el desarrollo de la blástula? 1003
- **47-24** ¿Cómo afecta la potencia de las dos células hijas la distribución de la medialuna gris en la primera segmentación? 1005
- **47-25** ¿El labio dorsal del blastoporo puede inducir células en otra parte del embrión del anfibio a que modifiquen su destino en el desarrollo? 1006
- **47-27** ¿Qué papel desempeña la zona de actividad polarizante (ZAP) en el patrón de formación de las extremidades en los vertebrados? 1008
- **48-25** ¿Los relojes biológicos de los mamíferos se ven influidos por las señales externas? 1031
- **49-13** ¿De qué modo detectan los insectos los diferentes sabores? *1055*
- 49-37 ¿Cuáles son los costes energéticos de la locomoción? 1074

- **50-8** ¿La alimentación de los erizos de mar y de las lapas afecta a la distribución de las algas marinas? 1086
- 51-10 ¿Están bajo control genético los diferentes cantos de las especies estrechamente relacionada de crisopas verdes? 1112
- 51-12 ¿Cómo afecta la dieta a la elección de la pareja en la hembra de *Drosophila mojavensis*? 1113
- **51-14** ¿Las avispas cavadoras usan marcas terrestres para encontrar su nido? 1115
- **52-7** ¿Cómo afecta el cuidado de la progenie a la supervivencia de los padres cernícalos? 1142
- **52-18** ¿Cuál es el grado de estabilidad de la población de alces de la Isla Royale? 1150
- **53-2** ¿Es posible que el nicho de una especie se vea influido por la competencia interespecífica? 1160
- **53-28** ¿Cómo se relaciona la riqueza con el área de especies? 1178
- **54-6** ¿Cuál es el nutriente que limita la producción de fitoplancton en la costa de Long Island? 1189
- 54-9 ¿Cuál es el nutriente limitante en la marisma salada de la bahía de Hudson, el fósforo o el nitrógeno? 1191
- **55-10** ¿Qué ocasionó el descenso drástico de la población del urogallo grande de Illinois? 1216

Figuras de "Métodos de investigación"

- 2-5 Marcadores radioactivos 35
- 5-24 Cristalografía de rayos X 86
- **6-3** Microscopia óptica 96
- **6-4** Microscopia electrónica 96
- 6-5 Fraccionamiento celular 97
- 7-4 Criofractura 126
- 10-8 Determinación de un espectro de absorción 187
- 13-3 Preparación de un cariotipo 240
- 14-2 Cruzamiento de las plantas de guisantes 252
- 14-7 Cruzamiento de prueba 256
- 15-7 Construcción de un mapa de ligamiento 281
- **20-4** Clonación de un gen humano en un plásmido bacteriano 387
- 20-5 Hibridación con una sonda de ácido nucleico 389
- 20-7 Reacción en cadena de la polimerasa (PCR) 391
- 20-8 Electroforesis en gel 393
- **20-10** Southern blot de fragmentos de DNA 395
- **20-12** Método didesoxi de terminación de cadena para la secuenciación del DNA 397
- **20-14** Ensayo de micromatrices de DNA de los niveles de expresión génica 401
- **20-19** Uso del plásmido Ti para producir plantas transgénicas 407
- **21-7** Clonación reproductiva de un mamífero por medio de trasplante nuclear 417
- **23-14** Utilización de una población virtual para estudiar los efectos de la selección 467
- **25-15** Aplicación del principio de parsimonia a un problema de sistemática molecular 502
- 37-3 Cultivo hidropónico 757
- 48-9 Registro intracelular 1016

Novedades de la séptima edición

 A continuación se enumeran algunas novedades destacadas de la séptima edición de BIOLOGÍA.

CAPÍTULO 1 Exploración de la vida

- El capítulo 1 de esta edición incluye un análisis de la biología de sistemas.
- ▶ La sección problemas científicos es más extensa y presenta un nuevo caso de estudio sobre el mimetismo en las poblaciones de serpientes.

UNIDAD UNO La química de la vida

▶ Por sugerencia de varios docentes el capítulo sobre los principios básicos de la energía y el metabolismo, que antes era el capítulo 6, se ha desplazado a la unidad dos. En esta edición se ha añadido una introducción básica sobre el ATP en el capítulo 4 y sobre las enzimas en el capítulo 5.

UNIDAD DOS La célula

► En esta edición el capítulo "Introducción al metabolismo" es el capítulo 8 de la unidad dos, en la que precede directamente a los capítulos sobre respiración celular y fotosíntesis. Además de presentar mejor las leyes de la termodinámica, el capítulo 8 amplía la introducción sobre el ATP y las enzimas desarrollada en la unidad uno.

UNIDAD TRES Genética

- ► El capítulo 19 se ha actualizado totalmente e incluye una cobertura extensa de las modificaciones de las histonas, la metilación del DNA y la herencia epigenética, un nuevo análisis de la regulación de la expresión génica por los miRNA y los siRNA, una explicación actualizada de los tipos de secuencias del DNA en el genoma humano y una nueva sección sobre la evolución del genoma.
- ▶ En el capítulo 20 el material nuevo abarca desde una descripción de la estimación actual del número de genes humanos hasta una visión más global de las interacciones génicas en un genoma dado y comparaciones de genomas de diferentes especies, todo como parte del actual esfuerzo por comprender la biología de los sistemas en su totalidad.
- ► El capítulo 21 comprende una sección ampliada sobre la evolución del desarrollo (evo-devo), que incluye una nueva comparación de los genes implicados en el desarrollo de los animales y las plantas.

UNIDAD CUATRO Mecanismos de la evolución

- Los cambios introducidos en esta unidad tienen como objetivos combatir los errores conceptuales sobre los procesos evolutivos y eliminar los razonamientos circulares que son el blanco de la argumentación en contra de la evolución.
- Nuevos ejemplos destacan las importantes investigaciones realizadas en biología evolutiva, que incluye la repercusión continua de la sistemática molecular sobre los estudios filogenéticos y el uso de poblaciones virtuales para estudiar los procesos evolutivos
- Se ha revisado el capítulo 25 para centrarlo en el proceso de investigación relacionado con la exploración de la filogenia. La mayor cobertura sobre la evolución del genoma incluye un nuevo análisis de la teoría neutral.

UNIDAD CINCO La historia evolutiva de la diversidad biológica

- ▶ El capítulo 26, que ahora se titula "El árbol de la vida: una introducción a la diversidad biológica" se concentra en situar la diversidad de la vida en el contexto de la historia de la Tierra, con hincapié en las principales ramificaciones del árbol de la vida.
- ▶ Las actualizaciones del capítulo 27 (ahora titulado "Procariontes") reflejan nuevos datos respecto de la clasificación de los procariontes y las evidencias crecientes acerca de las relaciones cooperativas entre ellos.
- ▶ Los capítulos 28 (ahora titulado "Protistas"), 29, 30 y 31 incluyen más información sobre la evolución natural, los roles ecológicos y el impacto en los seres humanos de varios grupos de protistas, plantas y hongos. Las actualizaciones incluyen las implicancias de los hallazgos filogenéticos recientes en la clasificación y el reconocimiento de un nuevo filo de hongos (Glomeromycota).
- ▶ Los capítulos 32, 33 y 34 presentan una visión coherente de la diversidad animal e incluyen una descripción general de las hipótesis acerca de la filogenia animal, una descripción ampliada de los filos de los invertebrados, más información sobre la evolución natural, una actualización de la clasificación de los vertebrados y hallazgos recientes relacionados con los orígenes del ser humano.

UNIDAD SEIS Forma y funcionamiento de las plantas

- ➤ Se presentan nuevos ejemplos que subrayan el papel de la biotecnología en la agricultura, como el desarrollo mediante ingeniería genética de "plantas inteligentes" que señalan las deficiencias de fósforo, y la aplicación potencial de "tecnología exterminadora" al problema del escape transgénico de las cosechas genéticamente modificadas.
- ► El nuevo contenido del capítulo 39 se concentra en la aplicación potencial de la biología de sistemas al estudio de las interacciones de las hormonas vegetales.

UNIDAD SIETE Forma y función de los animales

- Los nuevos ejemplos de investigación destacan la fisiología de diversos animales y relacionan las adaptaciones fisiológicas con el contexto ecológico del animal.
- ▶ El análisis de la termorregulación ha sido desplazado del capítulo 44 (ahora titulado "Osmorregulación y excreción") al capítulo 40 ("Principios básicos de la forma y la función de los animales", donde sirve como un ejemplo ampliado de la capacidad de varios animales para mantener la homeostasis.
- ▶ En las nuevas secciones sobre el cerebro de los vertebrados y los trastornos neurológicos se describen los descubrimientos recientes y las excitantes oportunidades de estas áreas dinámicas de investigación.

UNIDAD OCHO Ecología

- ► El nuevo capítulo 51 ("Ecología conductista") lleva el tema al siglo XXI, con una mayor cobertura de la teoría del juego, la elección de la pareja y la cognición animal.
- ▶ Los nuevos ejemplos de esta unidad destacan la investigación actual y sus aplicaciones, que incluyen la facilitación y la estructura de la comunidad, el estudio FACTS-1 del impacto del CO₂ sobre los bosques y nuevos enfoques en la ecología.

Entrevistas



UNIDAD UNO
La química de la vida 30
Lydia Makhubu
University of Swaziland (jubilada)



UNIDAD CINCO
La historia evolutiva de la diversidad biológica 510
Linda Graham
University of Wisconsin-Madison



UNIDAD DOS
La célula 92
Peter Agre
Johns Hopkins University School



UNIDAD SEIS
Forma y funcionamiento
de las plantas 710
Natasha Raikhel

University of California, Riverside



UNIDAD TRES
Genética 236
Eric Lander
Massachusetts Institute of Technology

of Medicine



UNIDAD SIETE
Forma y función de los
animales 818
Erich Jarvis
Duke University Medical Center



UNIDAD CUATRO
Mecanismos de la
evolución 436
Kenneth

Kaneshiro



Ecología 1078

Gene E. Likens

Institute of Ecosystems Studies

UNIDAD OCHO

University of Hawaii, Manoa

XXI

Índice resumido

1 Exploración de la vida 2

UNIDAD UNO La química de la vida 30

- 2 El contexto químico de la vida 32
- 3 Agua y adaptabilidad del ambiente 47
- 4 El carbono y la diversidad molecular de la vida 58
- 5 Estructura y función de las macromoléculas 68

UNIDAD DOS La célula 92

- 6 Un viaje por la célula 94
- 7 Estructura y función de la membrana 124
- 8 Introducción al metabolismo 141
- 9 Respiración celular: obtención de energía química 160
- 10 Fotosíntesis 181
- 11 Comunicación celular 201
- 12 El ciclo celular 218

UNIDAD TRES Genética 236

- 13 Meiosis y ciclos de vida sexual 238
- 14 Mendel y el concepto de gen 251
- 15 Bases cromosómicas de la herencia 274
- 16 Bases moleculares de la herencia 293
- 17 Del gen a la proteína 309
- 18 Genética de los virus y de las bacterias 334
- 19 Genomas eucariontes: organización, regulación y evolución 359
- 20 Tecnología del DNA y genómica 384
- 21 Bases genéticas del desarrollo 411

UNIDAD CUATRO Mecanismos de la evolución 436

- 22 Descendencia con modificación: una visión darwiniana de la vida 438
- 23 La evolución de las poblaciones 454
- 24 El origen de las especies 472
- 25 Filogenia y sistemática 491

UNIDAD CINCO La historia evolutiva de la diversidad biológica 510

- 26 El árbol de la vida: una introducción a la diversidad biológica 512
- 27 Procariontes 534
- 28 Protistas 549

- 29 Diversidad vegetal I: Cómo las plantas colonizaron la tierra 573
- 30 Diversidad vegetal II: Evolución de las plantas con semilla 591
- 31 Hongos 608
- 32 Introducción a la diversidad animal 626
- 33 Invertebrados 638
- 34 Vertebrados 671

UNIDAD SEIS Forma y funcionamiento de las plantas 710

- 35 Estructura, crecimiento y desarrollo de las plantas 712
- 36 Transporte en las plantas vasculares 738
- 37 Nutrición de las plantas 756
- 38 Reproducción y biotecnología de las angiospermas 771
- 39 Respuestas de las plantas a las señales internas y externas 788

UNIDAD SIETE Forma y función de los animales 818

- 40 Principios básicos de la forma y la función de los animales 820
- 41 Nutrición de los animales 844
- 42 Circulación e intercambio de gases 867
- 43 EL sistema inmunitario 898
- 44 Osmorregulación y excreción 922
- 45 Hormonas y sistema endocrino 943
- 46 Reproducción animal 964
- 47 Desarrollo animal 987
- 48 Sistema nervioso 1011
- 49 Mecanismos sensitivos y motores 1045

UNIDAD OCHO Ecología 1078

- 50 Introducción a la ecología y a la biosfera 1080
- 51 Ecología del comportamiento 1106
- 52 Ecología de poblaciones 1136
- 53 Ecología de la comunidad 1159
- 54 Ecosistemas 1184
- 55 Biología de la conservación y ecología de la restauración 1209

Índice

1 Exploración de la vida 2
Panorama general: la era más apasionante
de la biología 2
Concepto 1-1 Los biólogos exploran la vida
desde la escala microscópica hasta la escala global 2

Jerarquías de la organización biológica 3 Los ecosistemas en detalle 6 Las células en detalle 6

Concepto 1-2 Los sistemas biológicos son mucho más que la suma de sus partes 9

Las propiedades emergentes de los sistemas 9
El poder y las limitaciones del reduccionismo 9
Biología de sistemas 10
Regulación de los sistemas biológicos por retroalimentación 11

Concepto 1-3 Los biólogos exploran la vida a través de su gran diversidad de especies 15

Agrupación de las especies: la idea básica 12 Los tres dominios de la vida 13 Unidad en la diversidad de la vida 14

Concepto 1-4 La evolución explica la unidad y la diversidad de la vida

Selección natural 16 El árbol de la vida 17

Concepto 1-5 Los biólogos utilizan varias formas de investigación para explorar la vida 19

Ciencia del descubrimiento 19
Ciencia basada en las hipótesis 20
Estudio de un caso en la investigación científica: investigación del mimetismo en las poblaciones de serpientes 21
Limitaciones de la ciencia 24
Teorías científicas 24
Construcción de modelos científicos 24
La cultura de la ciencia 25
Ciencia, tecnología y sociedad 25



Concepto 1-6 Un conjunto de temas conecta los conceptos de la biología 26

UNIDAD UNO

La química de la vida 30

2 El contexto químico de la vida 32
Panorama general: los fundamentos químicos
de la biología 32
Concepto 2-1 La materia se compone de elementos

Concepto 2-1 La materia se compone de elementos químicos en forma pura y de combinaciones denominadas compuestos 32

Elementos y compuestos 32 Elementos esenciales para la vida 33

Concepto 2-2 Las propiedades de un elemento dependen de la estructura de sus átomos 34

Partículas subatómicas 34

Número atómico y masa atómica 34

Isótopos 35

Los niveles de energía de los electrones 36

Configuración electrónica y propiedades químicas 36

Orbitales electrónicos 38

Concepto 2-3 La formación y la función de las moléculas dependen de los enlaces químicos entre los átomos 39

Enlaces covalentes 39
Enlaces iónicos 41
Enlaces químicos débiles 42
Forma y función molecular 42

Concepto 2-4 Las reacciones químicas forman y rompen enlaces químicos 44

3 Agua y adaptabilidad del ambiente 47
Panorama general: La molécula que sustenta
la vida 47

Concepto 3-1 La polaridad de las moléculas de agua produce en enlaces de hidrógeno 47 Concepto 3-2 Cuatro propiedades emergentes del agua contribuyen a la adaptabilidad de la Tierra para la vida 48

Cohesión 48
Regulación de la temperatura 49
Aislamiento de grandes masas de agua por el hielo flotante 50
El solvente de la vida 51

Concepto 3-3 La disociación de moléculas de agua genera condiciones ácidas y básicas que afectan a los organismos vivos 53

Efectos de los cambios del pH 53 La amenaza de la precipitación ácida 55

4 El carbono y la diversidad molecular de la vida 58

Panorama general: Carbono: la columna vertebral de las moléculas biológicas 58

Concepto 4-1 La química orgánica es el estudio de los compuestos de carbono 58

Concepto 4-2 Los átomos de carbono pueden formar diversas moléculas al unirse a otros cuatro átomos 59

Formación de enlaces con carbono 59 La diversidad molecular surge de la variación del esqueleto de carbono 61

Concepto 4-3 Los grupos funcionales son las partes de las moléculas que participan en reacciones químicas 63

Los grupos funcionales más importantes en la química de la vida 63

ATP: una importante fuente de energía para los procesos celulares 66

Los elementos químicos de la vida: resumen 66

5 Estructura y función de las macromoléculas 68

Panorama general: Las moléculas de la vida 68 Concepto 5-1 La mayoría de las macromoléculas son polímeros constituidos a partir de monómeros 68

La síntesis y la descomposición de los polímeros 68 La diversidad de los polímeros 69

Concepto 5-2 Los hidratos de carbono sirven como combustible y material estructural 69

Azúcares 69 Polisacáridos 71

Concepto 5-3 Los lípidos son un grupo diverso de moléculas hidrófobas 74

Grasas 75 Fosfolípidos 76 Esteroides 77

Concepto 5-4 Las proteínas tienen muchas estructuras, que dan como resultado de un amplio espectro de funciones 77

Polipéptidos 78

Conformación y función proteica 81

Concepto 5-5 Los ácidos nucleicos almacenan y transmiten información hereditaria 86

Las funciones de los ácidos nucleicos 86
La estructura de los ácidos nucleicos 87
La doble hélice de DNA 88
El DNA y las proteínas como cinta métrica de la evolución 89
El tema de las propiedades emergentes en la química de la vida: resumen 89

UNIDAD DOS

La célula 92

6 Un viaje por la célula 94

Panorama general: La importancia de las células 94 Concepto 6-1 Para estudiar las células, los biólogos utilizan microscopios y herramientas de bioquímica 94

Microscopia 95

Aislamiento de orgánulos mediante fraccionamiento celular 97

Concepto 6-2 Las células eucariontes tienen membranas internas que compartimentan sus funciones 98

Comparación de las células procariontes y eucariontes 98

Estructura general de una célula eucarionte 99

Concepto 6-3 Las instrucciones genéticas de la célula eucarionte se albergan en el núcleo y son llevadas a cabo por los ribosomas 102

El núcleo: la genoteca de la célula 102 Los ribosomas: las fábricas de proteínas de la célula 102

Concepto 6-4 El sistema de endomembranas regula el tráfico de proteínas y desempeña funciones metabólicas dentro de la célula 104

El retículo endoplasmático: la fábrica biosintética 104

El aparato de Golgi: centro de recepción y embarque 105

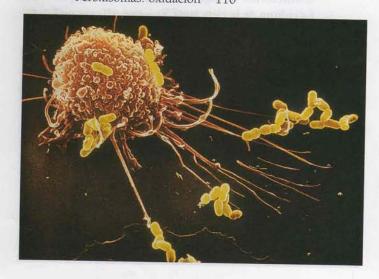
Lisosomas: compartimentos digestivos 107
Vacuolas: compartimentos de mantenimiento 108

El sistema de endomembranas: revisión 108

Concepto 6-5 Las mitocondrias y los cloroplastos transforman la energía en otra 109

Mitocondrias: transformación de la energía química 109

Cloroplastos: captación de la energía luminosa 110 Peroxisomas: oxidación 110



Concepto 6-6 El citoesqueleto es una red de fibras que organiza las estructuras y las actividades de la célula 112

Funciones del citoesqueleto: sostén, motilidad y regulación 112

Componentes del citoesqueleto 113

Concepto 6-7 Los componentes extracelulares y las conexiones entre las células contribuyen a coordinar las actividades celulares 118

Las paredes celulares de las planta 118
La matriz extracelular (MEC) de las células animales 119
Uniones intercelulares 120
La célula: una unidad viva mayor que la suma de sus partes 120

7 Estructura y función de la membrana 124

Panorama general: La vida en los límites 124

Concepto 7-1 Las membranas celulares son mosaicos fluidos de lípidos y proteínas 124

Modelos de membrana: problemas científicos 125 Fluidez de las membranas 126 Proteínas de membrana y sus funciones 127 El papel de los hidratos de carbono de las membranas en el reconocimiento intercelular 129 Síntesis y lateralidad de las membranas 129

Concepto 7-2 La estructura de la membrana determina su permeabilidad selectiva 130

La permeabilidad de la bicapa lipídica 130 Proteínas de transporte 130

Concepto 7-3 El transporte pasivo es la difusión de una sustancia a través de la membrana sin gasto de energía 130

Efectos de la ósmosis sobre el equilibrio acuoso 131 Difusión facilitada: transporte pasivo ayudado por proteínas 133

Concepto 7-4 El transporte activo utiliza energía para mover los solutos en contra de sus gradientes 134

La necesidad de energía en el transporte activo 134 Mantenimiento del potencial de membrana mediante bombas iónicas 134

Cotransporte: transporte acoplado mediante una proteína de membrana 136

Concepto 7-5 El transporte masivo a través de la membrana se produce por exocitosis y endocitosis 137

Exocitosis 137 Endocitosis 137

8 Introducción al metabolismo 141
Panorama general: La energía de la vida 141
Concepto 8-1 El metabolismo de un organismo
transforma la materia y la energía, sujeto a las leyes
de la termodinámica 141

Organización de la química de la vida en vías metabólicas 141

Formas de energía 142

Las leyes de la transformación de la energía 143

Concepto 8-2 El cambio de energía libre de una reacción nos dice si ésta ocurre de forma espontánea 145

Cambio de energía libre, ΔG 145 Energía libre, estabilidad y equilibrio 145 Energía libre y metabolismo 145

Concepto 8-3 El ATP impulsa el trabajo celular acoplando reacciones exergónicas con reacciones endergónicas 148

La estructura y la hidrólisis del ATP 148 De qué manera realiza trabajo el ATP 149 La regeneración de ATP 150

Concepto 8-4 Las enzimas aceleran las reacciones metabólicas al disminuir las barreras energéticas 150

La barrera de la energía de activación $\,\,$ 150 De qué manera las enzimas disminuyen la barrera de E_A $\,\,$ 152

Especificidad de sustrato de las enzimas 152 Catálisis en el sitio activo de la enzima 152 Efectos de las condiciones locales sobre la actividad enzimática 154

Concepto 8-5 La regulación de la actividad enzimática ayuda a controlar el metabolismo 156

Regulación alostérica de las enzimas 156 Localización específica de las enzimas dentro de la célula 157

9 Respiración celular: obtención de energía química 160

Panorama general: La vida es trabajo 160
Concepto 9-1 Las vías catabólicas producen energía mediante la oxidación de combustibles orgánicos 161

Las vías catabólicas y la producción de ATP 161 Reacciones redox: oxidación y reducción 161 Las etapas de la respiración celular: *presentación preliminar* 164

Concepto 9-2 La glucólisis genera energía química mediante la oxidación de glucosa a piruvato 165 Concepto 9-3 El ciclo del ácido cítrico completa la oxidación de moléculas orgánicas que genera energía 168

Concepto 9-4 Durante la fosforilación oxidativa la quimiosmosis acopla el transporte de electrones con la síntesis de ATP 170

La vía del transporte de electrones 170 Quimiósmosis: el mecanismo de acoplamiento de energía 171

Un balance de la producción de ATP mediante la respiración celular 173

Concepto 9-5 La fermentación permite que algunas células produzcan ATP sin emplear oxígeno 174

Tipos de fermentación 175 Fermentación y respiración celular 175 La importancia evolutiva de la glucólisis 176 **Concepto 9-6** La glucólisis y el ciclo del ácido cítrico se conectan con muchas otras vías metabólicas 176

La versatilidad del catabolismo 176 Biosíntesis (vías anabólicas) 177 Regulación de la respiración celular a través de mecanismos de retroalimentación 177

10 Fotosíntesis 181

Panorama general: El proceso que alimenta la biosfera 181

Concepto 10-1 La fotosíntesis convierte la energía lumínica en la energía química de los alimentos 182

Cloroplastos: los sitios de la fotosíntesis en las plantas 182 Rastreo de átomos a través de la fotosíntesis:

problema científico 183 Las dos etapas de la fotosíntesis: presentación preliminar 184

Concepto 10-2 Las reacciones de la fase luminosa convierten la energía solar en la energía química del ATP y del NADPH 186

La naturaleza de la luz solar 186
Pigmentos fotosintéticos: los receptores de luz 186
Excitación de la clorofila por la luz 188
Un fotosistema: un centro de reacción asociado con complejos captadores de luz 188
Flujo electrónico no cíclico 190
Flujo cíclico de electrones 191
Una comparación de la quimiosmosis en cloroplastos y mitocondrias 192

Concepto 10-3 El ciclo de Calvin utiliza el ATP y el NADPH para convertir el CO₂ en azúcar 193 Concepto 10-4 En climas áridos y calurosos han evolucionado mecanismos alternativos de fijación del carbono 195

Fotorrespiración: ¿una reliquia evolutiva? 195 Plantas C₄ 196 Plantas CAM 196 Importancia de la fotosíntesis: *resumen* 197

11 Comunicación celular 201

Panorama general: Internet celular 201 Concepto 11-1 Las señales externas se convierten en respuestas dentro de la célula 201

Evolución de la señalización celular 201 Señalización local y de larga distancia 202 Las tres etapas de la señalización celular: presentación preliminar 203

Concepto 11-2 Recepción: una molécula señal se une a una proteína receptora y la induce a cambiar de forma 204

Receptores intracelulares 205
Receptores en la membrana plasmática 205

Concepto 11-3 Transducción: las cascadas de interacciones moleculares transmiten señales desde los receptores hacia las moléculas diana en el interior de la célula 208 Vías de transducción de señales 208 Fosforilación y defosforilación proteica 209 Moléculas pequeñas e iones como segundos mensajeros 210

Concepto 11-4 Respuesta: la señalización celular conduce a la regulación de las actividades citoplasmáticas o a la transcripción 212

Respuestas citoplasmática y nuclear 212 Sintonización fina de la respuesta 213

12 El ciclo celular 218

Panorama general: Las funciones clave de la división celular 218

Concepto 12-1 La división celular produce células hijas genéticamente idénticas 219

Organización celular del material genético 219 Distribución de los cromosomas durante la división celular 219

Concepto 12-2 En el ciclo celular, la fase mitótica se alterna con la interfase 221

Fases del ciclo celular 221
El huso mitótico en detalle 221
La citocinesis en detalle 224
Fisión binaria 226
La evolución de la mitosis 227

Concepto 12-3 El ciclo celular se regula por un sistema de control molecular 228

Evidencias de señales citoplasmáticas 228 El sistema de control del ciclo celular 229 Pérdida de los controles del ciclo celular en células cancerosas 232

UNIDAD TRES

Genética 236

13 Meiosis y ciclos de la vida sexual 238

Panorama general: Similitud y variación hereditarias 238

Concepto 13-1 Los hijos adquieren genes de los padres al heredar cromosomas 238

Herencia de genes 238 Comparación entre la reproducción sexual v asexual 239

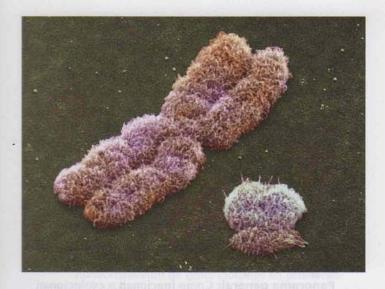
Concepto 13-2 La fecundación y la meiosis se alternan en los ciclos de la vida sexual 240

Conjuntos de cromosomas en las células humanas 240 Comportamiento de los conjuntos de cromosomas en el ciclo de vida humana 241

La variedad de los ciclos de vida sexual 242 **Concepto 13-3 La meiosis reduce el número**

de cromosomas de diploide a haploide 243
Etapas de la meiosis 243

Comparación entre mitosis y meiosis 247



Concepto 13-4 La variación genética producida en los ciclos de vida sexual contribuye a la evolución 247

Orígenes de la variación genética entre la descendencia 247 Importancia evolutiva de la variación genética en las poblaciones 248

14 Mendel y el concepto de gen 251 Panorama general: La "baraja" de los genes 251

Concepto 14-1 Mendel empleó el método científico para identificar dos leyes de la herencia 251

Enfoque experimental y cuantitativo de Mendel 252 Ley de la segregación 253

Ley de la distribución independiente 256

Concepto 14-2 Las leyes de la probabilidad rigen la herencia mendeliana 258

Reglas de multiplicación y suma aplicadas a los cruzamientos monohíbridos 258 Resolución de problemas genéticos complejos con las reglas de probabilidad 259

Concepto 14-3 Los patrones de la herencia suelen ser más complejos que lo previsto por la simple genética mendeliana 260

Extensión de la genética mendeliana a un gen individual 260

Extensión de la genética mendeliana a dos o más genes 262

Naturaleza y crianza: el impacto ambiental sobre el fenotipo 263

Integración de una visión mendeliana de la herencia y la variación 263

Concepto 14-4 Muchos rasgos humanos siguen los patrones mendelianos de la herencia 264

Análisis de pedigrí 264

Trastornos hereditarios recesivos 266

Trastornos hereditarios dominantes 267

Trastornos multifactoriales 267

Análisis y asesoramiento genético 268

15 Bases cromosómicas de la herencia 274 Panorama general: Localización de los genes en los cromosomas 274

Concepto 15-1 La herencia mendeliana tiene sus bases físicas en el comportamiento de los cromosomas 274

Evidencia experimental de Morgan: investigación científica 276

Concepto 15-2 Los genes ligados tienden a ser heredados juntos porque se localizan unos cerca de otros en el mismo cromosoma 277

Formas en que el ligamiento afecta a la herencia: investigación científica 277

Pecombinación genética y ligamiento 278

Recombinación genética y ligamiento 278 Desarrollo de mapas de ligamiento usando datos de recombinación: investigación científica 279

Concepto 15-3 Los genes ligados al sexo exhiben patrones de herencia únicos 282

Las bases cromosómicas del sexo 282 Herencia de genes ligados al sexo 283 Inactivación del cromosoma X en las hembras de los mamíferos 284

Concepto 15-4 Las alteraciones del número o de la estructura de los cromosomas causan algunos trastornos genéticos 285

Número anormal de cromosomas 285 Alteraciones de la estructura cromosómica 286 Trastornos humanos debido a alteraciones cromosómicas 287

Concepto 15-5 Algunos patrones de la herencia son excepciones de la teoría cromosómica estándar 288

Impronta genómica 288 Herencia de los genes de los orgánulos 289

16 Bases moleculares de la herencia 293 Panorama general: Instrucciones para el

funcionamiento de la vida 293

Concepto 16-1 El DNA es el material

Concepto 16-1 El DNA es el material genético 293 La búsqueda del material genético: investigación científica 293

Construcción de un modelo estructural de DNA: investigación científica 296

Concepto 16-2 Muchas proteínas actúan al unísono en la replicación y la reparación del DNA 299

El principio básico: apareamiento de bases a una cadena molde 299
Replicación del DNA: en detalle 300
Corrección de pruebas y reparación del DNA 305
Replicación de los extremos de las moléculas de DNA 306

17 Del gen a la proteína 309

Panorama general: El flujo de la información genética 309

Concepto 17-1 Los genes especifican las proteínas por medio de la transcripción y la traducción 309

Evidencias a partir del estudio de defectos metabólicos 309 Principios básicos de la transcripción y la traducción 310 El código genético 312

Concepto 17-2 La transcripción es la síntesis de RNA dirigida por el DNA: en detalle 315

Componentes moleculares de la transcripción 315 Síntesis de un transcrito deRNA 316

Concepto 17-3 Las células eucariontes modifican el RNA después de la transcripción

Alteración de los extremos del mRNA 317 Genes fraccionados, y corte y empalme del RNA 318

Concepto 17-4 La traducción es la síntesis de un polipéptido dirigida por el RNA: en detalle 320

Componentes moleculares de la traducción 320 Construcción de un polipétido 320 Terminación y orientación de la proteína funcional 324

Concepto 17-5 El RNA desempeña múltiples papeles en la célula: resumen 327

Concepto 17-6 La comparación de la expresión génica en los procariontes y los eucariontes revela diferencias fundamentales 327

Concepto 17-7 Las mutaciones puntuales pueden afectar a la estructura y la función proteica 328

Tipos de mutaciones puntuales 328 Mutágenos 329 ¿Qué es un gen? Revisión de la pregunta 330

18 Genética de los virus y de las bacterias 334

Panorama general: Sistemas modelos microbianos 334

Concepto 18-1 Los virus tienen un genoma pero solo pueden reproducirse dentro de una célula huésped 334

El descubrimiento de los virus: investigación científica 334

Estructura de los virus 335

Características generales de los ciclos reproductivos virales 336

Ciclos reproductivos de los fagos 337

Ciclos reproductivos de los virus de animales 339 Evolución de los virus 341

Concepto 18-2 Los virus, los viroides y los priones son patógenos muy importantes de animales y plantas 343

Enfermedades virales en los animales 343 Virus emergentes 344

Enfermedades virales en las plantas 344

Viroides y priones: los agentes infecciosos más simples 345

Concepto 18-3 La rapidez de la reproducción, la mutación y la recombinación genética contribuyen a la diversidad genética de las bacterias 346

El genoma bacteriano y su replicación 346 Mutación y recombinación genética como fuentes de la variación genética 346 Mecanismos de transferencia de genes y recombinación genética en las bacterias 348 Transposición de elementos genéticos 351

Concepto 18-4 Las bacterias individuales responden a los cambios ambientales por medio de la regulación de su expresión génica 352

Operones: el concepto básico 353 Operones reprimibles e inducibles: dos tipos de regulación génica negativa 353 Regulación génica positiva 355

19 Genomas eucariontes: Organización, regulación y evolución 359

Panorama general: Cómo funcionan y evolucionan los genomas eucariontes 359

Concepto 19-1 La estructura de la cromatina se basa en niveles sucesivos de empaquetamiento del DNA 359

Nucleosomas o "cuentas de un collar" 360 Niveles superiores de empaquetamiento del

Concepto 19-2 La expresión génica puede regularse en cualquier etapa, pero la etapa clave es la transcripción 362

Expresión génica diferencial 362 Regulación de la estructura de la cromatina 363 Regulación de la iniciación de la transcripción 364 Mecanismos de regulación postranscripcional 367

Concepto 19-3 El cáncer es consecuencia de cambios genéticos que afectan al control del ciclo celular 370

Tipos de genes asociados con el cáncer 370 Interferencia con las vías de señalización celular normal 371

Modelo multifásico del desarrollo del cáncer 373 Predisposición hereditaria al cáncer 374

Concepto 19-4 Los genomas eucariontes pueden tener muchas secuencias de DNA no codificante además de los genes 374

Relación entre la composición genómica y la complejidad del organismo 374 Elementos transponibles y secuencias relacionadas 375

Otros DNA repetitivos, incluido el DNA de secuencia simple 376

Genes y familias multigénicas 377

Concepto 19-5 Las duplicaciones, los reordenamientos y las mutaciones del DNA contribuyen a la evolución del genoma 378

Duplicación de los juegos de cromosomas 378 Duplicación y divergencia de los segmentos de DNA 378 Reordenamientos de partes de genes: duplicación

y combinación de exones 380

Cómo contribuyen los elementos transponibles a la evolución del genoma 380

20 Tecnología del DNA y genómica 384 Panorama general: Conocimiento y manipulación de los genomas 384

Concepto 20-1 La clonación del DNA permite la producción de múltiples copias de un gen específico o de un fragmento de DNA 385

Clonación del DNA y sus aplicaciones: presentación preliminar 385

Utilización de las enzimas de restricción para producir DNA recombinante 386

Clonación de un gen eucarionte en un plásmido bacteriano 386

Almacenamiento de genes clonados en genotecas de DNA 388

Clonación y expresión de los genes eucariontes 390 Amplificación del DNA in vitro: reacción en cadena de la polimerasa (PCR) 391

Concepto 20-2 El análisis de los fragmentos de restricción detecta diferencias en el DNA que afectan a los sitios de restricción 392

Electroforesis en gel y Southern blot 392 Diferencias en la longitud de los fragmentos de restricción como marcadores genéticos 394

Concepto 20-3 Se pueden mapear genomas completos a nivel del DNA 394

Mapeo genético (de ligamiento): ordenamiento relativo de los marcadores 396

Mapeo físico: ordenamiento de los fragmentos de DNA 396

Secuenciación del DNA 396

Concepto 20-4 Las secuencias genómicas proporcionan claves para responder a preguntas biológicas importantes 398

Identificación de los genes que codifican proteínas en las secuencias de DNA 399

Determinación de la función génica 400

Estudio de la expresión de grupos de genes que interactúan entre sí 400

Comparación de los genomas de diferentes especies 400

Futuro de la genómica 402

Concepto 20-5 Las aplicaciones prácticas de la tecnología del DNA afectan a nuestras vidas de muchas maneras 402

Aplicaciones médicas 402
Productos farmacéuticos 404
Evidencia forense 404
Saneamiento ambiental 405
Aplicaciones en la agricultura 406
Seguridad y cuestiones éticas relacionadas con la tecnología del DNA 407

21 Bases genéticas del desarrollo 411

Panorama general: De una sola célula a un organismo multicelular 411

Concepto 21-1 El desarrollo embrionario implica la división celular, la diferenciación celular y la morfogénesis 412

Concepto 21-2 Los distintos tipos celulares son resultado de la expresión génica diferenciada en células con el mismo DNA 415

Evidencia que respalda la equivalencia genómica 415 Regulación transcripcional de la expresión génica durante el desarrollo 419

Determinantes citoplasmáticos y señales intercelulares en la diferenciación celular 419

Concepto 21-3 La formación de patrones en los animales y en las plantas se debe a mecanismos genéticos y celulares similares 421

El desarrollo de *Drosophila*: una cascada de activaciones de genes 421

C. elegans: el papel de la señalización celular 425 El desarrollo de las plantas: señalización celular y regulación transcripcional 429

Concepto 21-4 Los estudios comparativos contribuyen a explicar la manera en que la evolución del desarrollo conduce a la diversidad morfológica 431 Amplia conservación de los genes del desarrollo entre los animales 431

Comparación entre el desarrollo de los animales y de las plantas 433

UNIDAD CUATRO

Mecanismos de la evolución 436

22 Descendencia con modificación: una visión darwiniana de la vida 438

Panorama general: Darwin introduce una teoría revolucionaria 438

Concepto 22-1 La revolución darwiniana desafió los puntos de vista tradicionales sobre una Tierra joven habitada por especies que cambiaban 438

Resistencia a la idea de la evolución 438 Teorías del gradualismo 440 Teoría de la evolución de Lamarck 440

Concepto 22-2 En El origen de las especies, Darwin propuso que las especies cambian mediante la selección natural 441 Investigaciones de Darwin 441 El origen de las especies 443

Concepto 22-3 La teoría de Darwin explica una amplia gama de observaciones 446



La selección natural en acción 446 Homología, biogeografía y registro fósil 448 ¿Qué es lo téorico en el punto de vista darwiniano de la vida? 451

23 La evolución de las poblaciones 454 Panorama general: La unidad más pequeña de la evolución 454

Concepto 23-1 La genética de poblaciones proporciona un fundamento para estudiar la evolución 454

La síntesis moderna 455

Acervos génicos y frecuencia de alelos 455

Teorema de Hardy-Weinberg 456

Concepto 23-2 La mutación y la recombinación sexual producen variaciones que hacen posible la evolución 459

Mutación 459

Recombinación sexual 460

Concepto 23-3 La selección natural, la deriva genética y el flujo génico pueden alterar la composición genética de una población 460

Selección natural 460

Deriva genética 460

Flujo génico 462

Concepto 23-4 La selección natural es el principal mecanismo de la evolución adaptativa 462

Variación genética 462

La selección natural en detalle 464

Preservación de la variación genética 466

Selección sexual 468

El enigma evolutivo de la reproducción sexual 468

Por qué la selección natural no puede formar organismos perfectos 469

24 El origen de las especies 472

Panorama general: Ese "misterio de los misterios" 472 Concepto 24-1 El concepto biológico de especie subraya el aislamiento reproductivo 473

El concepto biológico de especie 473 Otras definiciones de especie 476 **Concepto 24-2** La especiación puede tener lugar con separación geográfica o sin ella 476

Especiación alopátrica ("en otro país") 477

Especiación simpátrica ("en el mismo país") 478

Especiación alopátrica y simpátrica: resumen 479

Radiación adaptativa 480

Estudio de la genética de la especiación 480

El "ritmo" de la especiación 481

Concepto 24-3 Los cambios macroevolutivos pueden acumularse a través de muchos acontecimientos de especiación 482

Novedades evolutivas 482

Evolución de los genes que controlan el

desarrollo 484

La evolución no está orientada hacia un objetivo 485

25 Filogenia y sistemática 491

Panorama general: Investigación del árbol de la vida 491

Concepto 25-1 Las filogenias se basan en los ancestros comunes inferidos a partir de la evidencia fósil, morfológica y molecular 492

El registro fósil 492

Homologías morfológicas y moleculares 492

Concepto 25-2 La sistemática filogenética conecta la clasificación con la historia evolutiva 495

Nomenclatura binomial 495

Clasificación jerárquica 495

Vinculación entre clasificación y filogenia 496

Concepto 25-3 La sistemática filogenética describe la construcción de árboles filogenéticos basados en características compartidas 497

Cladística 498

Árboles filogenéticos y datación 499

Máxima parsimonia y máxima probabilidad 499

Árboles filogenéticos como hipótesis 501

Concepto 25-4 Gran parte de la historia evolutiva de un organismo está documentada en su genoma 504

Duplicación de genes y familias génicas 504

Evolución del genoma 505

Concepto 25-5 Los relojes moleculares contribuyen a trazar el tiempo evolutivo 505

Relojes moleculares 505

El árbol universal de la vida 506

UNIDAD CINCO

La historia evolutiva de la diversidad biológica 510

26 El árbol de la vida: Una introducción a la diversidad biológica 512

Panorama general: Vida cambiante en una Tierra cambiante 512



Concepto 26-1 Las condiciones primitivas en la Tierra posibilitaron el origen de la vida 513

Síntesis de compuestos orgánicos en la Tierra primitiva 513

Síntesis abiótica de polímeros 514

Protobiontes 515

El "mundo del RNA" y los comienzos de la selección natural 515

Concepto 26-2 El registro fósil es una crónica de la vida sobre la Tierra 516

Cómo se datan las rocas y los fósiles 516

El registro geológico 518

Extinciones masivas 518

Concepto 26-3 A media que los procariontes evolucionaron, explotaron y modificaron la Tierra primitiva 521

Los primeros procariontes 521

Sistemas de transporte de electrones 522

La fotosíntesis y la revolución del oxígeno 522

Concepto 26-4 Las células eucariontes se originaron a partir de la simbiosis y de intercambio genético entre los procariontes 523

Los primeros eucariontes 523

El origen endosimbiótico de las mitocondrias y los plástidos 523

Las células eucariontes como quimeras genéticas 524

Concepto 26-5 La multicelularidad evolucionó varias veces en los eucariontes 525

Los primeros eucariontes multicelulares 525

La conexión colonial 526

La "explosión cámbrica" 526

La colonización de la tierra por las plantas, los

hongos y los animales 526

Deriva continental 527

Concepto 26-6 La nueva información ha producido una revisión de nuestra comprensión del árbol de la vida 529

Sistemas taxonómicos previos 529

Reconstrucción del árbol de la vida: un trabajo en curso 529

27 Procariontes 534

Panorama general: ¡Están (casi) en casi todas partes! 534

Concepto 27-1 Las adaptaciones estructurales, funcionales y genéticas contribuyen al éxito de los procariontes 534

Estructuras de la superficie celular 534

Movilidad 536

Organización interna y genómica 537

Reproducción y adaptación 537

Concepto 27-2 Los procariontes adquirieron múltiples adaptaciones nutricionales y metabólicas durante la evolución 538

Relaciones metabólicas con el oxígeno 539

Metabolismo del nitrógeno 539

Cooperación metabólica 539

Concepto 27-3 La sistemática molecular ayuda a establecer la filogenia procarionte 540

Lecciones de sistemática molecular 540

Bacteria 541

Archaea 541

Concepto 27-4 Los procariontes desempeñan papeles esenciales en la biosfera 544

Reciclado de productos químicos 544

Relaciones simbióticas 545

Concepto 27-5 Los procariontes ejercen efectos nocivos y beneficiosos sobre los seres humanos 545

Procariontes patógenos 545

Procariontes en investigación y tecnología 546

28 Protistas 549

Panorama general: Un mundo en una gota de agua 549

Concepto 28-1 Los protistas constituyen un grupo muy variado de eucariontes 549

Endosimbiosis en la evolución de

eucariontes 550

Concepto 28-2 Las diplomónadas y los parabasálidos tienen mitocondrias modificadas 552

Diplomónadas 552

Parabasálidos 553

Concepto 28-3 Los euglenozoos tienen flagelos con una estructura interna única 553

Cinetoplástidos 553

Euglénidos 554

Concepto 28-4 Los alveolados tienen sacos por debajo de la membrana plasmática 555

Dinoflagelados 555

Apicomplexos 555

Ciliados 556

Concepto 28-5 Los estramenópilos tienen flagelos "pilosos" y lisos 558

Ovomicetos (mohos de agua y especies cercanas) 558 Diatomeas 559 Algas doradas 560 Algas pardas 560

Concepto 28-6 Los cercozoos y los radiolarios tienen seudópodos filiformes 563

Foraminíferos 563 Radiolarios 563

Concepto 28-7 Los amebozoos tienen seudópodos lobulados 564

Gimnamebas 564 Entamoebas 564 Hongos mucilaginosos 564

Concepto 28-8 Las algas rojas y las verdes son los parientes más cercanos de las plantas terrestres 567

Algas rojas 567 Algas verdes 567

29 Diversidad vegetal I: Cómo las plantas colonizaron la tierra 573

Panorama general: la Tierra se cubrió de verde 573 **Concepto 29-1** Las plantas terrestres evolucionaron a partir de las algas verdes 573

Evidencias bioquímicas y morfológicas 573 Evidencias genéticas 574 Adaptaciones que permitieron el desplazamiento a la tierra 574

Concepto 29-2 Las plantas terrestres poseen un conjunto de adaptaciones derivadas 575

Definición del reino vegetal 575 Rasgos derivados de las plantas 575 El origen y diversificación de las plantas 575

Concepto 29-3 Los ciclos de vida de los musgos y otras briofitas están dominados por la etapa de gametofitos 580

Gametofitos de las briofitas 580
Esporofitos de las briofitas 580
Importancia ecológica y económica de los musgos 583

Concepto 29-4 Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas formaron los primeros bosques 584

Orígenes y rasgos de las plantas vasculares 584 Clasificación de las plantas vasculares sin semillas 586 La importancia de las plantas vasculares sin semillas 588

30 Diversidad vegetal II: Evolución de las plantas con semilla 591

Panorama general: Alimentación del mundo 591 Concepto 30-1 Los gametofitos reducidos de las plantas con semillas están protegidos en los óvulos y en los granos de polen 591 Ventajas de los gametofitos reducidos 591
Heterosporia: la regla entre las plantas con semillas 592
Óvulos y producción de gametos femeninos 592
Polen y producción de gametos masculinos 592
La ventaja evolutiva de las semillas 593

Concepto 30-2 Las gimnospermas tienen semillas "desnudas", dispuestas típicamente en conos 593

Evolución de las gimnospermas 596 Ciclo de vida de un pino en detalle 596

Concepto 30-3 Algunas adaptaciones reproductivas de las angiospermas son las flores y los frutos 598

Características de las angiospermas 598 Evolución de las angiospermas 601 Diversidad de las angiospermas 602 Vínculos evolutivos entre las angiospermas y los animales 604

Concepto 30-4 El bienestar humano depende en gran parte de las plantas con semillas 605

Productos de las plantas con semillas 605 Amenazas a la diversidad vegetal 606

31 Hongos 608

Panorama general: Hongos gigantescos 608

Concepto 31-1 Los hongos son organismos heterótrofos que se alimentan por absorción 608

Nutrición y formas de vida de los hongos 608

Estructura del cuerpo del hongo 609

Concepto 31-2 Los hongos producen esporas mediante ciclos vitales sexuales o asexuales 610

Reproducción sexual 610 Reproducción asexual 611

Concepto 31-3 Los hongos descienden de un protista unicelular flagelado y acuático 612

El origen de los hongos 612 El desplazamiento a la tierra 612

Concepto 31-4 Existen diversos linajes de hongos 612

Quitridios 613
Zigomicetos 613
Glomeromicetos 615
Ascomicetos 616
Basidiomicetos 618

Concepto 31-5 Los hongos ejercen un fuerte impacto sobre los ecosistemas y sobre el bienestar humano 620

Descomponedores 620 Simbiontes 620 Patógenos 622 Usos prácticos de los hongos 623

32 Introducción a la diversidad animal 626
Panorama general: Bienvenido a su reino 626
Concepto 32-1 Los animales son eucariontes
heterótrofos, multicelulares, con tejidos que se
desarrollan a partir de capas embrionarias 626

Modalidad nutricional 626
Estructura y especialización celular 626
Reproducción y desarrollo 627

Concepto 32-2 La historia de los animales puede abarcar más de mil millones de años 628

Era neoproterozoica (hace 1 000 millones a 542 millones de años) 628

Era paleozoica (hace 542 a 251 millones de años) 629

Era mesozoica (hace 251 a 65,5 millones de años) 629

Era cenozoica (desde hace 65,5 millones de años atrás hasta el presente) 629

Concepto 32-3 Los animales pueden caracterizarse en función de los "planes corporales" 630

Simetría 630

Tejidos 630

Cavidades corporales 631

Desarrollo: protostomados y deuterostomados 631

Concepto 32-4 Las hipótesis avanzadas coinciden en las principales características del árbol filogenético animal 633

Puntos de coincidencia 633

Desacuerdo respecto a los bilaterios 633

Futuras pautas de la sistemática animal 636

33 Invertebrados 638

Panorama general: la vida sin esqueleto 638

Concepto 33-1 Las esponjas son sésiles, su cuerpo es poroso y tienen coanocitos 642

Concepto 33-3 Las evidarios tienen sincetales di la concepto 33-3 Las evidarios di la concepto 33-3 Las evidarios di la concepto 33-3 La con

Concepto 33-2 Los cnidarios tienen simetría radial, cavidad gastrovascular y cnidocitos 643

Hidrozoos 644 Escifozoos 644 Cubozoos 645 Antozoos 645

Concepto 33-3 La mayoría de los animales tienen simetría bilateral 646

Platelmintos 646 Rotíferos 648

Lofoforados: ectoproctos, forónidos y

braquiópodos 649 Nemertinos 649

Concepto 33-4 Los moluscos tienen un pie muscular, una masa visceral y un manto 650

Quitones 651 Gasterópodos 651 Bivalvos 652 Cefalópodos 652

Concepto 33-5 Los anélidos son gusanos segmentados 653

Oligoquetos 653 Poliquetos 655 Sanguijuelas 655

Concepto 33-6 Los nematodos son seudocelomados no segmentados cubiertos por una cutícula rígida 655

Concepto 33-7 Los artrópodos son celomados segmentados que poseen un exoesqueleto y apéndices articulados 656

Características generales de los artrópodos 656 Queliceriformes 658 Miriápodos 658 Insectos 660 Crustáceos 664

Concepto 33-8 Los equinodermos y los cordados son deuterostomados 665

Equinodermos 665 Cordados 667

34 Vertebrados 671

Panorama general: Quinientos millones de años de espinas dorsales 671

Concepto 34-1 Los cordados poseen una notocorda y un cordón nervioso dorsal hueco 671

Caracteres derivados de los cordados 673 Tunicados 673

Anfioxos 674

Evolución temprana de los cordados 674

Concepto 34-2 Los craneados son cordados que tienen cabeza 675

Caracteres derivados de los craneados 676 El origen de los craneados 676 Mixinos 676

Concepto 34-3 Los vertebrados son craneados que tienen columna vertebral 678

Caracteres derivados de los vertebrados 678 Lampreas 678 Fósiles de vertebrados primitivos 678

Orígenes de los huesos y los dientes 679

Concepto 34-4 Los gnatostomados son vertebrados mandibulados 679

Caracteres derivados de los gnatostomados 679 Gnatostomados fósiles 680 Condrictios (tiburones, rayas y especies cercanas) 680 Peces de aletas radiadas y peces de aletas lobuladas 682

Concepto 34-5 Los tetrápodos son gnatostomados que tienen cuatro extremidades 684

Caracteres derivados de los tetrápodos 684 El origen de los tetrápodos 684 Anfibios 685

Concepto 34-6 Los amniotas son tetrápodos que ponen huevos adaptados al medio terrestre 687

Caracteres derivados de los amniotas 688 Amniotas primitivos 688 Reptiles 688 Aves 691

Concepto 34-7 Los mamíferos son amniotas que tienen pelo y producen leche 694

Caracteres derivados de los mamíferos 694 Evolución temprana de los mamíferos 694 Monotremas 695 Marsupiales 695

Euterios (mamíferos placentarios) 697

Concepto 34-8 Los seres humanos son hominoides bípedos con un cerebro de gran tamaño 701

Caracteres derivados de los seres humanos 701
Los homínidos más primitivos 702
Australopitecos 703
Bipedestación 704
Uso de herramientas 704
Homo primitivo 704
Neanderthales 705
Homo sapiens 705

UNIDAD SEIS

Forma y funcionamiento de las plantas 710

35 Estructura, crecimiento y desarrollo de las plantas 712

Panorama general: No existen dos plantas iguales 712

Concepto 35-1 El cuerpo de la planta posee una jerarquía de órganos, tejidos y células 712

Los tres órganos básicos de la planta son las raíces, los tallos y las hojas 713

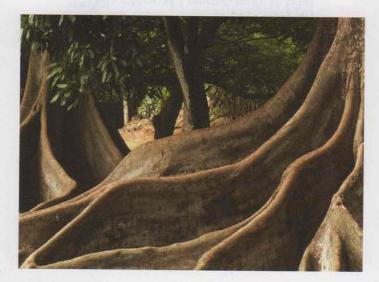
Los tres sistemas de tejidos: dérmico, vascular y fundamental 717

Tipos comunes de células vegetales 717

Concepto 35-2 Los meristemas generan células que dan origen a nuevos órganos 720

Concepto 35-3 El crecimiento primario aumenta la longitud de las raíces y de los brotes 721

Crecimiento primario de las raíces 721 Crecimiento primario de los brotes 723



Concepto 35-4 El crecimiento secundario aumenta el grosor de los tallos y de las raíces en las plantas leñosas 725

Cambium vascular y tejido vascular secundario 725 Cambium de corcho y producción del peridermo 727

Concepto 35-5 El cuerpo de la planta se forma por crecimiento, morfogénesis y diferenciación 728

Biología molecular: una revolución en el estudio de las plantas 728

Crecimiento: división celular y expansión celular 729 Morfogénesis y formación de patrones 730 Expresión génica y control de la diferenciación celular 732

Localización y destino del desarrollo de una célula 732

Modificaciones en el desarrollo: cambios de fase 733 Control genético de la floración 733

36 Transporte en las plantas vasculares 738

Panorama general: Vías para la supervivencia 738 Concepto 36-1 El transporte de sustancias en las plantas a diferentes distancias es impulsado por procesos físicos 738

Permeabilidad selectiva de membranas: revisión 738 El papel fundamental de las bombas de protones 739

Efectos de las diferencias en el potencial de agua 740

Tres compartimientos principales de las células vegetales con vacuolas 743

Funciones del simplasto y del apoplasto en el transporte 743

El flujo de masa en el transporte a larga distancia 743

Concepto 36-2 Las raíces absorben agua y minerales del suelo 744

El papel de los pelos radiculares, las micorrizas y las células corticales 744

La endodermis: un centinela selectivo 744

Concepto 36-3 El agua y los minerales ascienden desde la raíz hasta los tallos a través del xilema 746

Factores que afectan al ascenso de la savia del xilema 746

La savia del xilema asciende por flujo de masa: revisión 748

Concepto 36-4 Los estomas ayudan a regular la tasa de transpiración 749

Efectos de la transpiración sobre la marchitación y la temperatura de las hojas 749

Estomas: principales vías para la pérdida de agua 750

Adaptaciones de las xerófitas que reducen la transpiración 751

Concepto 36-5 Los nutrientes orgánicos se translocan a través del floema 751

Movimiento de los hidratos de carbono desde las fuentes hasta los sumideros 751 Flujo por presión: mecanismo de translocación en las angiospermas 753

37 Nutrición de las plantas 756
Panorama general: Red nutricional 756
Concepto 37-1 Las plantas necesitan determinados elementos químicos para completar su ciclo vital 756

Macronutrientes y micronutrientes 757 Síntomas de deficiencia mineral 758

Concepto 37-2 La calidad del suelo es un factor importante para la distribución y el crecimiento de las plantas 759

Textura y composición de los suelos 759 Conservación del suelo y agricultura sustentable 760 ncepto 37-3 El nitrógeno es el mineral que ejerce

Concepto 37-3 El nitrógeno es el mineral que ejerce con mayor efecto sobre el crecimiento de las plantas 763

Bacterias del suelo y disponibilidad de nitrógeno 763 Mejoramiento del rendimiento proteico de los cultivos 764

Concepto 37-4 Las adaptaciones nutricionales de las plantas a menudo conllevan relaciones con otros organismos 764

El papel de las bacterias en la fijación simbiótica de nitrógeno 764 Micorrizas y nutrición vegetal 766 Plantas epifitas, parásitas y carnívoras 767

38 Reproducción y biotecnología de las angiospermas 771

Panorama general: Sembrar o no sembrar 771 Concepto 38-1 La polinización permite que los gametos se encuentren dentro la flor 771

Estructura de la flor 772 Desarrollo del gametofito y polinización 774 Mecanismos que impiden la autofecundación 775

Concepto 38-2 Después de la fecundación, los óvulos se desarrollan hasta convertirse en semillas y los ovarios en frutos 776

Fecundación doble 776
Del óvulo a la semilla 777
Del ovario al fruto 778
Germinación de la semilla 779

Concepto 38-3 Muchas plantas con flores se clonan a sí mismas por reproducción asexual 781

Mecanismos de reproducción asexual 781 Propagación vegetativa y agricultura 781

Concepto 38-4 La biotecnología vegetal está transformando la agricultura 783

Selección artificial 783

Reducción del hambre y la desnutrición mundial 784 El debate sobre la biotecnología vegetal 784

39 Respuestas de las plantas a las señales internas y externas 788

Panorama general: los estímulos y la vida sedantaria 788

Concepto 39-1 La vía de transducción de señales conecta la recepción de las señales con la respuesta 788

Recepción 789 Transducción 789 Respuesta 790

Concepto 39-2 Las hormonas vegetales ayudan a coordinar el crecimiento, el desarrollo y las respuestas a los estímulos 791

El descubrimiento de las hormonas vegetales 791 Estudio de las hormonas vegetales 793 Biología de los sistemas e interacciones hormonales 801

Concepto 39-3 Las respuestas a la luz son fundamentales para la vida de las plantas 802

Fotorreceptores de luz azul 802
Fitocromos como fotorreceptores 803
Relojes biológicos y ritmos circadianos 804
El efecto de la luz sobre el reloj biológico 805
Fotoperiodicidad y respuestas a las estaciones 806

Concepto 39-4 Las plantas responden a una gran variedad de estímulos además de la luz 808

Gravedad 808
Estímulos mecánicos 809
Estrés ambiental 810

Concepto 39-5 Las plantas se defienden de los herbívoros y de los patógenos 812

Defensas contra los herbívoros 812 Defensas contra los patógenos 812

UNIDAD SIETE

Forma y función de los animales 818

animalés 818

40 Principios básicos de la forma

y la función de los animales 820
Panorama general: formas diversas, desafíos
comunes 820

Concepto 40-1 Las leyes físicas y las condiciones ambientales restringen la forma y el tamaño de los animales 820

Leyes físicas y forma de los animales 821 Intercambio con el ambiente 821



Concepto 40-2 La forma y la función de los animales se correlacionan en todos los niveles de organización 823

Estructura y función tisular 823 Órganos y sistemas 823

Concepto 40-3 Los animales utilizan la energía química de los alimentos para mantener la forma y la función 828

Bioenergética 828 Influencias sobre la tasa metabólica 829 Presupuestos energéticos 830

Concepto 40-4 Muchos animales regulan su medio interno dentro de límites relativamente estrechos 831

Regulación y conformismo 832 Mecanismos de homeostasis 832

Concepto 40-5 La termorregulación contribuye a la homeostasis y afecta a la anatomía, a la fisiología y al comportamiento 833

Ectotermos y endotermos 833

Mecanismos de intercambio de calor 834

Equilibrio entre la pérdida y la ganancia de calor 834

Mecanismos de retroalimentación en la termorregulación 838

Adaptación a los cambios de temperatura 839

Sopor y conservación de la energía 840

41 Nutrición de los animales 844

Panorama general: La necesidad de alimentarse 844

Concepto 41-1 Los mecanismos homeostáticos administran la energía del animal 844

Regulación de la glucosa como un ejemplo de homeostasis 846

Desequilibrio calórico 846

Concepto 41-2 La dieta del animal debe aportarle esqueletos de carbono y nutrientes esenciales 849

Aminoácidos esenciales 849 Ácidos grasos esenciales 850 Vitaminas 850 Minerales 851

Concepto 41-3 Las principales etapas del procesamiento de los alimentos son la ingestión, la digestión, la absorción y la eliminación 853

Compartimentos digestivos 853

Concepto 41-4 Cada órgano del sistema digestivo de los mamíferos tiene funciones especializadas para el procesamiento de los alimentos 855

La cavidad oral, la faringe y el esófago 856 El estómago 857 El intestino delgado 858 El intestino grueso 861

Concepto 41-5 Las adaptaciones evolutivas del aparato digestivo de los vertebrados a menudo se relacionan con la dieta 862

Algunas adaptaciones dentarias 862 Adaptaciones gástricas e intestinales 862 Adaptaciones simbióticas 862

42 Circulación e intercambio de gases 867

Panorama general: Intercambio con el ambiente 867

Concepto 42-1 Los sistemas circulatorios reflejan la filogenia 867

Circulación de los invertebrados 868 Estudio de la circulación de los vertebrados 869

Concepto 42-2 La circulación doble de los mamíferos depende de la anatomía y del ciclo de bombeo del corazón 871

Circulación de los mamíferos 871 El corazón de los mamíferos en detalle 872 Mantenimiento del ritmo cardíaco 873

Concepto 42-3 Los principios físicos rigen la circulación sanguínea 874

Estructura y función de los vasos sanguíneos 874 Velocidad del flujo sanguíneo 874 Presión arterial 875 Función de los capilares 876 Retorno de líquido por el sistema linfático 878

Concepto 42-4 La sangre es un tejido conectivo con células suspendidas en el plasma 879

Composición y función de la sangre 879 Enfermedad cardiovascular 882

Concepto 42-5 El intercambio de gases se produce a través de superficies respiratorias especializadas 883

Branquias en los animales acuáticos 884 Sistemas traqueales en los insectos 885 Pulmones 886

Concepto 42-6 La respiración ventila los pulmones 888

Respiración de los anfibios 888
Respiración de los mamíferos 888
Respiración de las aves 889
Control de la respiración en los seres
humanos 890

Concepto 42-7 Los pigmentos respiratorios captan y transportan gases 891

El papel de los gradientes de presión parcial 891 Pigmentos respiratorios 892 Animales atletas 894

43 El sistema inmunitario 898

Panorama general: Reconocimiento, identificación y respuesta 898

Concepto 43-1 La inmunidad innata proporciona amplias defensas contra las infecciones 898

Defensas externas 899

Defensas celulares y químicas internas 899

Mecanismos inmunitarios de los invertebrados 902

Concepto 43-2 En la inmunidad adquirida, los linfocitos proporcionan defensas específicas contra la infección 903

Reconocimiento del antígeno por los linfocitos 903 Desarrollo de los linfocitos 905

Concepto 43-3 La inmunidad humoral y la inmunidad mediada por células defienden al organismo de diferentes tipos de amenazas 908

Las células T *helper*: una respuesta a casi todos los antígenos 909

Las células T citotóxicas: una respuesta a las células infectadas y a las células cancerosas 909
Las células B: una respuesta a los patógenos extracelulares 910

Inmunización activa y pasiva 914

Concepto 43-4 La capacidad del sistema inmunitario para distinguir lo propio de lo extraño no limita el trasplante de tejidos 914

Grupos sanguíneos y transfusiones 915 Trasplantes de órganos y tejidos 916

Concepto 43-5 Las respuestas inmunitarias exageradas, autodirigidas o disminuidas pueden ocasionar enfermedades 916

Alergias 916 Enfermedades autoinmunitarias 917 Enfermedades por inmunodeficiencia 917

44 Osmorregulación y excreción 922
Panorama general: Un acto de equilibrio 922
Concepto 44-1 La osmorregulación equilibra
la captación y la pérdida de agua y solutos 922

Ósmosis 922

Desafíos osmóticos 923 Epitelios de transporte 926 **Concepto 44-2** Los desechos nitrogenados de un animal reflejan su filogenia y su hábitat 927

Formas de desechos nitrogenados 927 Influencia de la evolución y el ambiente sobre los desechos nitrogenados 928

Concepto 44-3 Los distintos sistemas excretores son variaciones de una base tubular 928

Procesos excretores 928 Sistemas de excreción 929

Concepto 44-4 Las nefronas y los vasos sanguíneos asociados son las unidades funcionales del riñón de los mamíferos 931

Estructura y función de la nefrona y de las estructuras asociadas 931

Del filtrado sanguíneo a la orina: en detalle 932

Concepto 44-5 La capacidad del riñón de los mamíferos para conservar agua es una adaptación fundamental para la vida terrestre 934

Gradiente de solutos y conservación del agua 934 Regulación de la función renal 936

Concepto 44-6 En diferentes ambientes evolucionaron distintas adaptaciones del riñón de los vertebrados 938

45 Hormonas y sistema endocrino 943

Panorama general: Los reguladores de larga distancia del organismo 943

Concepto 45-1 El sistema endocrino y el sistema nervioso actúan de forma individual y en conjunto para regular la fisiología de un animal 943

Superposición entre la regulación endocrina y nerviosa 944

Vías de control y circuitos de retroalimentación 944 Concepto 45-2 Las hormonas y otras señales

químicas se unen a receptores celulares diana e inician vías que culminan en respuestas celulares específicas 944

Receptores de hormonas hidrosolubles presentes en la superficie celular 945

Receptores intracelulares de hormonas

liposolubles 946

Señalización paracrina mediante reguladores locales 947

Concepto 45-3 El hipotálamo y la hipófisis integran muchas funciones del sistema endocrino de los vertebrados 948

Relación entre el hipotálamo y la hipófisis 948 Hormonas de la hipófisis posterior 951 Hormonas de la hipófisis anterior 951

Concepto 45-4 Las hormonas no hipofisarias ayudan a regular el metabolismo, la homeostasis, el desarrollo y la conducta 952

Hormonas tiroideas 953 Hormona paratiroidea y calcitonina: control de la calcemia 954 Insulina y glucagón: control de la glucemia 955 Hormonas suprarrenales: respuesta al estrés 956 Hormonas sexuales gonadales 958 Melatonina y biorritmos 958

Concepto 45-5 Los sistemas reguladores de los invertebrados también implican interacciones entre los sistemas nervioso y endocrino 959

46 Reproducción animal 964

Panorama general: Duplicación para la reproducción sexual 964

Concepto 46-1 En el reino animal hay reproducción asexual y sexual

Mecanismos de reproducción asexual 964 Ciclos y patrones reproductivos 965

Concepto 46-2 La fecundación depende de mecanismos que contribuyen a que los espermatozoides se encuentren con los óvulos de la misma especie 967

Confirmación de la supervivencia de la descendencia 967

Producción y transporte de los gametos 968

Concepto 46-3 Los órganos reproductores producen y transportan los gametos enfoque sobre los seres humanos 969

Anatomía del aparato reproductor femenino 969 Anatomía de aparato reproductor masculino 971 Respuesta sexual humana 972

Concepto 46-4 En los seres humanos y otros mamíferos existe una interrelación compleja de hormonas que regula la gametogénesis 973

Ciclo reproductor femenino 973 Control hormonal del sistema reproductor masculino 977

Concepto 46-5 En los seres humanos y en otros animales placentarios, el embrión crece dentro del útero materno hasta el momento de nacer 978

Concepción, desarrollo embrionario y nacimiento 978

Tolerancia inmunitaria de la madre respecto al embrión y al feto 981

Anticoncepción y aborto 982

Técnicas modernas de reproducción asistida 983

47 Desarrollo animal 987

Panorama general: Un plan de constitución corporal para los animales 987

Concepto 47-1 Después de la fecundación se produce el desarrollo embrionario a través de la segmentación, la gastrulación y la organogénesis 988

Fecundación 988 Segmentación 991 Gastrulación 994 Organogénesis 996 Adaptaciones del desarrollo de los amniotas 998 Desarrollo de los mamíferos 999

Concepto 47-2 La morfogénesis en los animales conlleva cambios específicos en la forma, la posición y la adhesión celular 1001

Citoesqueleto, motilidad celular y extensión convergente 1001

Papeles de la matriz extracelular y de las moléculas de adhesión celular 1002

Concepto 47-3 El destino de las células en vías de desarrollo depende de su historia y de señales inductoras 1003

Mapa de destino 1003
Establecimiento de asimetrías celulares 1004
Determinación del destino celular y patrón de formación dependiente de señales inductoras 1005

48 Sistema nervioso 1011

Panorama general: Centro de mando y control 1011

Concepto 48-1 El sistema nervioso se compone de circuitos de neuronas y células de sostén 1012

Organización de los sistemas nerviosos 1012 Procesamiento de la información 1013 Estructura de las neuronas 1013 Células de sostén (glía) 1014

Concepto 48-2 Las bombas y los canales iónicos mantienen el potencial de reposo de una neurona 1015

Potencial de reposo 1016 Canales iónicos regulados 1017

Concepto 48-3 Los potenciales de acción son las señales conducidas por los axones 1017

Producción de potenciales de acción 1018 Conducción de los potenciales de acción 1020

Concepto 48-4 Las neuronas se comunican con otras células en las sinapsis 1021

Transmisión sináptica directa 1022 Transmisión sináptica indirecta 1023 Neurotransmisores 1024

Concepto 48-5 El sistema nervioso de los vertebrados tiene una especialización regional 1025

Sistema nervioso periférico 1026
Desarrollo embrionario del cerebro 1028
Tronco encefálico 1029
Cerebelo 1030
Diencéfalo 1030
Cerebro 1030

Concepto 48-6 La corteza cerebral controla el movimiento voluntario y las funciones cognitivas 1031

Procesamiento de la información en la corteza cerebral 1032 Lateralización de la función cortical 1032 Lenguaje y habla 1033
Emociones 1034
Memoria y aprendizaje 1034
Conciencia 1035

Concepto 48-7 Las lesiones y las enfermedades del sistema nervioso central son el objetivo de muchas investigaciones 1037

Desarrollo de células nerviosas 1037 Células madre neurales 1038 Enfermedades y trastornos del sistema nervioso 1039

49 Mecanismos sensitivos y motores 1045

Panorama general: Sentir y actuar 1045
Concepto 49-1 Los receptores sensitivos
transducen la energía del estímulo y transmiten
señales al sistema nervioso central 1046

Funciones de los receptores sensitivos 1046 Tipos de receptores sensitivos 1048

Concepto 49-2 Los mecanorreceptores que intervienen en la audición y en el equilibrio detectan las partículas que se depositan o el líquido en movimiento 1050

Formas de sentir la gravedad y el sonido en los invertebrados 1050 Audición y equilibrio en los mamíferos 1050 Audición y equilibrio en otros vertebrados

Concepto 49-3 Los sentidos del gusto y del olfato están estrechamente relacionados en la mayoría de los animales 1054

El gusto en los seres humanos 1055 El olfato en los seres humanos 1056

Concepto 49-4 La visión se basa en mecanismos similares en todo el reino animal 1057

Visión en los invertebrados 1057 El sistema visual de los vertebrados 1058

Concepto 49-5 Los esqueletos de los animales desempeñan funciones de sostén, protección y movimiento 1063

Tipos de esqueletos 1063 Soporte físico en la tierra 1064

Concepto 49-6 Los músculos mueven partes del esqueleto al contraerse 1066

Músculo esquelético de los vertebrados 1066 Otros tipos de músculos 1072

Concepto 49-7 La locomoción requiere energía para superar la fricción y la gravedad 1073

Natación 1073
Locomoción sobre la tierra 1073
Vuelo 1074
Comparación de los costes de la locomoción 1074

UNIDAD OCHO

Ecología 1078

50 Introducción a la ecología y a la biosfera 1080

Panorama general: Campo de aplicación de la ecología 1080

Concepto 50-1 La ecología es el estudio de las interacciones entre los organismos y el ambiente 1080

Ecología y biología evolutiva 1081 Los organismos y el ambiente 1081 Subcampos de la ecología 1082 Ecología y aspectos ambientales 1083

Concepto 50-2 Las interacciones entre los organismos y el ambiente limitan la distribución de las especies 1083

Dispersión y distribución 1084 Conducta y selección del hábitat 1085 Factores bióticos 1085 Factores abióticos 1086 Clima 1087

Concepto 50-3 Los factores bióticos y abióticos inciden sobre la estructura y la dinámica de los biomas acuáticos 1092

Concepto 50-4 El clima determina en gran medida la distribución y la estructura de los biomas terrestres 1098

Clima y biomas terrestres 1098 Características generales de los biomas terrestres 1098

51 Ecología del comportamiento 1106 Panorama general: Estudio del comportamiento 1106

Concepto 51-1 Los ecólogos del comportamiento distinguen entre las causas próximas y finales de la conducta 1106



¿Qué es el comportamiento? 1107 Preguntas próximas y finales 1107
Etología 1107
Concepto 51-2 Muchos comportamientos tienen un
fuerte componente genético 1109
Movimientos dirigidos 1110
Señales y comunicación de los animales 1111
Influencias genéticas sobre el apareamiento y el
comportamiento paterno 1112
Concepto 51-3 El ambiente interactúa con la
composición genética de los animales e influye en el
desarrollo de su comportamiento 1113
Influencia de la dieta sobre la conducta de elección
de la pareja 1113 Ambiente social y comportamiento agresivo 1114
Ambiente social y comportamiento agresivo 1114 Aprendizaje 1114
Concepto 51-4 Los rasgos comportamentales pueden
evolucionar por selección natural 1118
Variación del comportamiento en poblaciones
naturales 1118
Evidencias experimentales a favor de la evolución del
comportamiento 1120
Concepto 51-5 La selección natural favorece el
comportamiento que aumenta el éxito reproductivo y la supervivencia 1121
Conducta de forrajeo 1122
Conducta de apareamiento y elección de
la pareja 1123
Aplicación de la teoría del juego 1127
Concepto 51-6 El concepto de aptitud inclusiva
puede explicar la mayor parte del comportamiento
social altruista 1128
Altruismo 1128
Aprendicio social 1131
Aprendizaje social 1131 Evolución y cultura humana 1132
Evolucion y cultura numana 1132
Ecología de poblaciones 1136
Panorama general: Poblaciones fluctuantes de la
Tierra 1136
Concepto 52-1 Los procesos biológicos dinámicos
influyen en la densidad poblacional, la dispersión y la
demografía 1136

Densidad y dispersión 1137 Demografía 1139

Concepto 52-2 Los rasgos que caracterizan la historia de vida son producto de la selección natural 1141

Diversidad de historias de vida 1141 "Compensaciones" e historias de vida 1142

Concepto 52-3 El modelo exponencial describe el crecimiento de la población en un ambiente ideal e ilimitado 1143

Tasa de incremento per cápita 1143 Crecimiento exponencial 1144

Concepto 52-4 El modelo de crecimiento logístico abarca el concepto de capacidad de carga 1145

Modelo de crecimiento logístico 1145 Modelo logístico y poblaciones reales 1146 Modelo logístico e historias de vida 1147

Concepto 52-5 Las poblaciones se regulan por una interacción compleja de influencias bióticas y abióticas 1148

Cambio y densidad de la población 1148 Regulación de la población dependiente de la densidad 1148 Dinámica poblacional 1150 Ciclos de población 1151

Concepto 52-6 El crecimiento de la población humana se ha enlentecido después de siglos de incremento exponencial 1152

Población humana mundial 1152 Capacidad de carga global 1155

53 Ecología de la comunidad 1159

Panorama general: ¿Qué es una comunidad? 1159 Concepto 53-1 Algunas interacciones de una comunidad son la competencia, la depredación, el herbivorismo, la simbiosis y la enfermedad 1159

Competencia 1160 Depredación 1161 Herbivorismo 1163 Parasitismo 1163 Enfermedad 1163 Mutualismo 1163 Comensalismo 1164

Interacciones interespecíficas y adaptación 1164

Concepto 53-2 Las especies dominantes y las especies clave ejercen fuertes controles sobre la estructura de la comunidad 1165

Diversidad de especies 1165 Estructura trófica 1165 Especies con un gran impacto 1168 Control ascendente y descendente 1170

Concepto 53-3 Las perturbaciones influyen en la diversidad y en la composición de las especies 1171

¿Qué es una perturbación? 1172 Perturbación humana 1173 Sucesión ecológica 1173

Concepto 53-4 Los factores biogeográficos afectan a la biodiversidad de la comunidad 1175

Gradiente ecuatorial-polar 1176 Efectos del área 1176 Modelo de equilibrio insular 1177

Concepto 53-5 Los enfoques contrapuestos de la estructura de la comunidad son objeto de debate continuo 1178

Hipótesis integrada e individualista 1178 Modelo de remache y de redundancia 1179

54 Ecosistemas 1184

Panorama general: Ecosistemas, energía

y materia 1184

Concepto 54-1 La ecología de los ecosistemas

destaca el flujo de energía y los ciclos químicos 1184

Ecosistemas y leyes físicas 1185 Relaciones tróficas 1185

Descomposición 1185

Concepto 54-2 Los factores físicos y químicos limitan la producción primaria en los ecosistemas 1186

Balance de energía del ecosistema 1186

Producción primaria en ecosistemas marinos y de agua dulce 1188

Producción primaria en ecosistemas terrestres y pantanosos 1190

Concepto 54-3 La transferencia de energía entre niveles tróficos tiene una eficiencia menor del 20% 1191

Eficiencia de producción 1191 Hipótesis del mundo verde 1193

Concepto 54-4 Los procesos biológicos y geoquímicos movilizan los nutrientes entre las partes orgánicas e inorgánicas del ecosistema 1195

Modelo general de un ciclo químico 1195

Ciclos biogeoquímicos 1195

Tasas de descomposición y de reciclaje de

nutrientes 1198

Vegetación y ciclos de los nutrientes: el bosque experimental de Hubbard Brook 1198

Concepto 54-5 La población humana está alterando los ciclos químicos de toda la biosfera 1200

Enriquecimiento de nutrientes 1200

Precipitación ácida 1201

Tóxicos ambientales 1202

Dióxido de carbono atmosférico 1203

Disminución del ozono atmosférico 1205

55 Biología de la conservación y ecología de la restauración 1209

Panorama general: La crisis de la

biodiversidad 1209

Concepto 55-1 Las actividades humanas amenazan

la biodiversidad de la Tierra 1209

Los tres niveles de biodiversidad 1210 Biodiversidad y bienestar humano 1211 Las cuatro amenazas principales de la biodiversidad 1212

Concepto 55-2 La conservación de la población se centra en el tamaño de ella, la diversidad genética y el hábitat crítico 1215

Enfoque de población pequeña 1215 Enfoque de población en declinación 1218 Ponderación de demandas conflictivas 1219

Concepto 55-3 La conservación regional y del paisaje pretende sostener biotas completas 1220

Estructura y biodiversidad del paisaje 1220 Establecimiento de áreas protegidas 1222

Concepto 55-4 La ecología de la restauración intenta convertir los ecosistemas degradados a un estado más natural 1224

Biorremediación 1225

Incremento biológico 1225

Exploración de la restauración 1225

Concepto 55-5 El desarrollo sostenible pretende mejorar la condición humana conservando la biodiversidad 1228

Iniciativa por una biosfera sostenible 1228 Caso de estudio: desarrollo sostenible en Costa Rica 1228 Biofilia y el futuro de la biosfera 1229

APÉNDICE A Respuestas

APÉNDICE B El sistema métrico

APÉNDICE C Comparación entre el microscopio óptico y el microscopio electrónico

APÉNDICE D Clasificación de la vida

CRÉDITOS

GLOSARIO

ÍNDICE ANALÍTICO

the property of the first of the following stands and denote question of the stands and the stands of the stands o

The state of the s

The formation of properties of a people consumer deficient of the field of the second of the field of the second o

apparate;

Los biólogos exploran la vida desde la escala microscopica basta la escala global

Alderstein, Mr. 10. ATARES SAMPA ATARES A colores to all the colores of the color

ical crist and a secondary of contract to the blocking of the block of



Exploración de la vida



▲ Fig. 1-1. La biología es la ciencia que se centra en el estudio de la vida.

Conceptos clave

- 1-1 Los biólogos exploran la vida desde la escala microscópica hasta la escala global
- 1-2 Los sistemas biológicos son mucho más que la suma de sus partes
- 1-3 Los biólogos exploran la vida a través de su gran diversidad de especies
- 1-4 La evolución explica la unidad y la diversidad de la vida
- 1-5 Los biólogos utilizan varias formas de investigación para explorar la vida
- 1-6 Un conjunto de temas conecta los conceptos de la biología

Panorama general

La era más apasionante de la biología

ienvenidos a la biología, el estudio científico de la vida. Están participando del estudio de la biología en su era más apasionante. La comunidad más grande y mejor equipada de científicos de la historia está comenzando a resolver rompecabezas biológicos que antes parecían insolubles. Estamos cada vez más cerca de comprender cómo se desarrolla una sola célula microscópica para formar una planta o un animal complejo; cómo transforman las plantas la energía solar en la energía química de los alimentos; cómo trabaja la mente humana; cómo se relacionan las diversas formas de la vida en las comunidades biológicas, como por ejemplo los bosques y los arrecifes de coral; y cómo la gran diversidad de la vida sobre la Tierra ha evolucionado a partir de los primeros microorganismos. Cuanto más aprendemos acerca de la vida, más fascinante resulta; la respuesta a una pregunta conduce a más preguntas que en el futuro cautivarán a las mentes curiosas durante muchas décadas. Más que cualquier otra cosa, la biología es una indagación, una búsqueda continua para descubrir la naturaleza de la vida.

La biología moderna es tan importante como inspiradora. Los avances en la investigación de genética y biología molecular están transformando la medicina y la agricultura. La biología molecular está brindando nuevas herramientas para campos tan diversos como la antropología y la criminología. Las neurociencias y la biología evolutiva están dando una nueva forma a la psicología y a la sociología. Los nuevos modelos de la ecología contribuyen a que las sociedades evalúen aspectos ambientales, como, por ejemplo, las causas y las consecuencias biológicas del calentamiento global. Éstos son apenas unos pocos ejemplos del modo en que la biología participa en la trama de nuestra cultura más que nunca antes. Jamás existió una época mejor para explorar la vida.

El fenómeno que denominamos vida no puede definirse de forma simple, con una sola frase. Sin embargo, cualquier niño percibe que un perro, un insecto o una planta, como la vernación circinada del helecho que ilustra la tapa de este libro (fig. 1-1), están vivos, mientras que una roca no lo está. Reconocemos la vida por lo que hacen los seres vivos. La figura 1-2 destaca algunas propiedades y procesos que se asocian con la vida.

Cuando nos disponemos a explorar la vida, nos ayuda tener delante una visión panorámica del extenso campo de estudio. Este capítulo nos introduce en el amplio panorama de la biología, destaca la diversidad de la vida, describe los temas, como la evolución, que unifican toda la biología y examina los métodos de indagación que los biólogos utilizan para explorar la vida.

Concepto 1 -

Los biólogos exploran la vida desde la escala microscópica hasta la escala global

El estudio de la vida se extiende desde la escala microscópica de las moléculas y las células que constituyen los organismos hasta la escala global del planeta vivo en su totalidad. Podemos dividir esta enorme categoría en diferentes niveles de organización biológica.



(a) Orden. Esta vista cercana de una flor de girasol ilustra la estructura muy organizada que caracteriza a la vida.



(b) Adaptación evolutiva. El aspecto de este hipocampo pigmeo es un camuflaje del animal en su ambiente. Estas adaptaciones evolucionan durante varias generaciones gracias al éxito reproductivo de los individuos con rasgos heredables que están mejor adaptados a su ambiente.



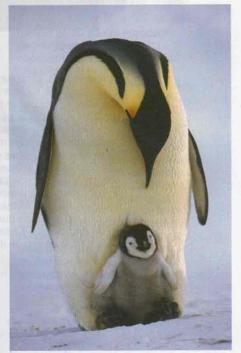
(c) Respuesta al medio ambiente. Esta planta carnívora (Venus atrapamoscas) cierra su trampa rápidamente en respuesta al estímulo ambiental de una libélula que se posa sobre ella.



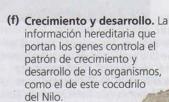
Regulación. La regulación del fujo sanguíneo a través de los vasos sanguíneos de las orejas de esta liebre americana mantiene una temperatura corporal constante ajustando el intercambio de calor con el aire circundante.



(e) Procesamiento de energía. Este picaflor obtiene su energía a partir del néctar de las flores. El picaflor utilizará la energía química almacenada en los alimentos para impulsar su vuelo y otros trabajos.



(g) Reproducción. Los organismos (objetos vivientes) se reproducen por sus propios medios. En esta fotografía se ve a un pingüino emperador que protege a su cría.



▲ Fig. 1-2. Algunas propiedades de la vida.

Jerarquías de la organización biológica

Imaginemos que nos acercamos paulatinamente desde el estado para observar cada vez más cerca y con mayor detalle la en la Tierra. Nuestro destino es un bosque de Ontario, cada donde utilizaremos microscopios y otros instrumentos

para examinar una hoja de arce hasta aproximarnos al nivel molecular. La **figura 1-3** (en las dos páginas siguientes) narra este viaje hacia el interior de la vida donde los números dentro de los círculos representan los diferentes niveles de organización biológica que ilustran las fotografías.

Exploración de los niveles de organización biológica

1 La biosfera. Cuando nos acercamos suficiente a la Tierra para distinguir sus continentes y océanos comenzamos a ver signos de la vida; el mosaico verde de los bosques del planeta, por ejemplo. Ésta es nuestra primera visión de la biosfera, que comprende todos los ambientes de la Tierra que están habitados por los seres vivos. La biosfera incluye la mayor parte de las regiones terrestres; la mayor parte del agua, como los océanos, los lagos y los ríos; y la atmósfera hasta una altura de varios kilómetros

Ecosistemas. Cuando nos acercamos a la superficie de la Tierra, en un aterrizaje imaginario en Ontario, Canadá podemos comenzar a distinguir un bosque con abundancia de árboles deciduos (árboles que pierden sus hojas en el otoño y que crecen nuevamente en la primavera). Este bosque deciduo es un ejemplo de ecosistema. Un ecosistema comprende todos los seres vivos en un área particular, junto con todos los componentes inertes del medio ambiente con los que la vida interactúa, como el suelo, el agua, los gases de la atmósfera y la luz. Todos los ecosistemas de la Tierra combinados constituyen la biosfera.

3 Comunidades. El conjunto de organismos que habitan un ecosistema particular se denomina comunidad biológica. La comunidad en nuestro ecosistema del bosque comprende muchas clases de árboles y otras plantas, una diversidad de animales, setas y hongos, y una enorme cantidad de diversos microorganismos como las bacterias, que son formas vivientes tan pequeñas que no pueden verse sin un microscopio. Cada una de estas formas de vida se denomina especie.

4 Poblaciones.
Una población comprende a todos los individuos de las especies que viven dentro de los límites de un

área específica. Por ejemplo, nuestro bosque de Ontario incluye una población de arces azucareros y de osos negros americanos. Podemos ahora refinar nuestra definición de comunidad como un conjunto de poblaciones que habitan en un área

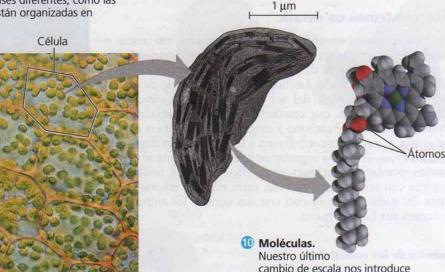
(5) Organismos. Los seres vivos individuales se denominan organismos. Cada uno de los arces y otras plantas del bosque, es un organismo, y también lo es cada animal del bosque, como las ranas, las ardillas, los osos y los insectos. En el suelo habitan otros microorganismos, como las bacterias.

Células. La célula es la unidad fundamental de la estructura y de la función de los seres vivos. Algunos organismos, como las amebas y la mayor parte de las bacterias, son unicelulares. Otros organismos, como las plantas y los animales, son multicelulares. En lugar de una sola célula que realiza todas las funciones de la vida, un organismo multicelular tiene una división del trabajo entre células especializadas. El cuerpo humano consta de billones de células microscópicas de varias clases diferentes, como las células musculares y las células nerviosas, que están organizadas en diferentes tejidos especializados. Por ejemplo,

50 μm

el tejido muscular está formado por fascículos de células musculares. Y obsérvense otra vez las células del interior de una hoja. Cada una de las células que se ven tiene solamente 25 µm (micrómetros) de diámetro. Se requerirían más de 700 de estas células para alcanzar el tamaño de una moneda pequeña. Cada una de estas células tan pequeñas contiene numerosas estructuras verdes, denominadas cloroplastos, que son los responsables de la fotosíntesis.

Orgánulos. Los cloroplastos son ejemplos de orgánulos, que son los diferentes componentes funcionales que constituyen las células. En esta figura una herramienta muy poderosa denominada microscopio electrónico da un enfoque nítido de un cloroplasto.



10 μm

Teiidos. Nuestro próximo cambio de escala para ver los tejidos de una hoja requiere un microscopio. La hoja de la izquierda ha sido cortada en un ángulo. El tejido en forma de panal de abejas en el interior de la hoja (parte superior de la fotografía) es la zona principal de localización de la fotosíntesis, el proceso que transforma la energía de la luz en energía química de los hidratos de carbono y otros alimentos. Vemos el corte de la hoja en una perspectiva que también nos permite ver un tejido con aspecto de rompecabezas denominado epidermis, la "piel" de la superficie de la hoja (mitad inferior de la fotografía). Los poros a través de la epidermis permiten al gas dióxido de carbono, una materia prima para la producción de hidratos de carbono, alcanzar el tejido fotosintético en el interior de la hoja. En esta escala podemos ver también que cada tejido tiene una estructura celular. De hecho, cada clase de tejido es un grupo de células similares.

cambio de escala nos introduce dentro de un cloroplasto para observar la vida a nivel molecular. Una molécula es una estructura química que consta de dos o más unidades químicas denominadas átomos, que están representados como esferas en este gráfico de ordenador de una molécula de clorofila. La clorofila es la mólecula pigmentaria que hace que sea verde una hoja de arce. Una de las más importantes moléculas de la Tierra, la clorofila, absorbe la luz del sol durante la primera etapa de la fotosíntesis. En cada cloroplasto, millones de moléculas de clorofila y otras moléculas se organizan en el equipo que transforma la energía luminosa en la energía química de los alimentos.

6 Órganos y sistemas orgánicos. La jerarquía estructural de la vida continúa desplegándose a medida que exploramos la arquitectura de los organismos más complejos. Una hoja de arce es un ejemplo de órgano, una parte del cuerpo que consta de dos o más tejidos (que veremos en el próximo cambio de escala). Los tallos y las raíces son los otros órganos principales de una planta. Ejemplos de órganos humanos son el cerebro, el corazón y el riñón. Los órganos del hombre y de otros animales complejos están organizados en sistemas o aparatos, cada uno de los cuales comprende un equipo de órganos que colaboran en una función específica. Por ejemplo, el aparato digestivo del hombre incluye órganos como la lengua, el estómago y los intestinos.

En la figura 1-3 nos acercamos cada vez más al color verde que vimos al principio en nuestra visión extraterrestre de la biosfera, recorriendo un camino descendente hasta llegar al nivel molecular de la clorofila. Siguiendo este panorama general de las jerarquías estructurales de la vida examinaremos con mayor detalle dos niveles biológicos ubicados en los extremos opuestos de la escala de tamaños: los ecosistemas y las células.

Los ecosistemas en detalle

La vida no existe en el vacío. Cada organismo interactúa continuamente con su entorno, que incluye otros organismos y seres inertes. Las raíces de un árbol, por ejemplo, absorben agua y minerales del suelo. Las hojas captan el dióxido de carbono del aire. La energía del sol absorbida por la clorofila impulsa la fotosíntesis, que convierte el agua y el dióxido de carbono en hidratos de carbono y oxígeno. El árbol libera oxígeno al aire, y sus raíces contribuyen a formar el suelo destruyendo las rocas. Tanto los organismos como el ambiente se ven afectados por la interacciones entre ellos. El árbol también interactúa con otras formas de vida, entre ellas los microorganismos del suelo que se asocian con sus raíces y los animales que comen sus hojas y frutos.

Dinámica de los ecosistemas

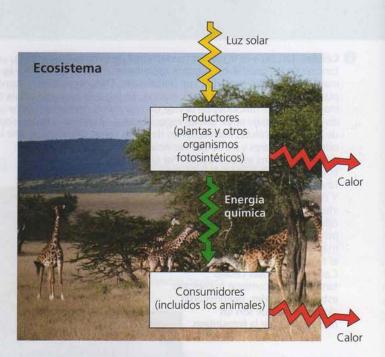
La dinámica de cualquier ecosistema comprende dos procesos principales. Uno de ellos es el ciclo de los nutrientes. Por ejemplo, los minerales que las plantas adquieren volverán con el tiempo al suelo por medio de los microorganismos que descomponen los restos de las hojas, las raíces muertas y otros desechos orgánicos. El segundo proceso importante en un ecosistema es el flujo de la energía desde la luz solar hasta los productores y consumidores. Los **productores** son plantas y otros organismos fotosintéticos que transforman la energía de la luz en energía química. Los **consumidores** son organismos, como los animales, que se alimentan de los productores y de otros consumidores.

Transformación de energía

El movimiento, el crecimiento, la reproducción y otras actividades de la vida exigen que los organismos realicen un trabajo. Y el trabajo depende de una fuente de energía. El intercambio de energía entre un organismo y su entorno, muchas veces implica la transformación de una forma de energía en otra. Por ejemplo, cuando una hoja produce hidratos de carbono, transforma la energía solar en energía química de las moléculas de hidratos de carbono. Cuando las células musculares de un animal utilizan los hidratos de carbono como combustible para impulsar los movimientos, transforman la energía química en energía cinética, la energía del movimiento. Y en todas estas transformaciones energéticas parte de la energía disponible se transforma en energía térmica, que los organismos que trabajan disipan en su entorno como calor. En oposición a los nutrientes orgánicos, que se reciclan dentro de un ecosistema, la energía fluye a través de un ecosistema, generalmente, entrando como luz y saliendo como calor (fig. 1-4).

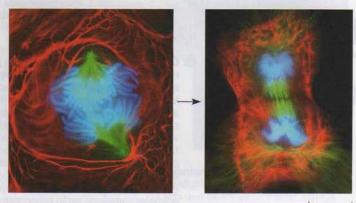
Las células en detalle

En las jerarquías estructurales de la vida, la célula tiene un lugar especial como nivel inferior de organización que puede lle-



▲ Fig. 1-4. Esquema básico del flujo de energía a través de un ecosistema.

var a cabo todas las actividades requeridas para la vida. Por ejemplo, la capacidad de las células para dividirse y formar nuevas células es la base de toda la reproducción y del crecimiento y la reparación de los organismos multicelulares (fig. 1-5). Cada movimiento y pensamiento se basa en las actividades de las células musculares y nerviosas. Incluso un proceso global como el reciclado del carbono, un elemento químico esencial para la vida, es el producto acumulativo de las actividades celulares, entre ellas, la fotosíntesis que se produce en los cloroplastos de las células de las hojas. La comprensión de cómo trabajan las células es un tema importante de investigación en la biología moderna.



25 μm

▲ Fig. 1-5. Una célula pulmonar de una sanguijuela se divide en dos células más pequeñas que crecerán y se dividirán otra vez.

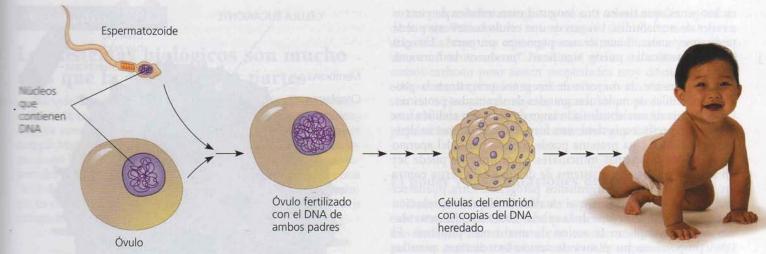


Fig. 1-6. El DNA heredado dirige el desarrollo de un organismo.

Descendencia con rasgos heredados de ambos padres

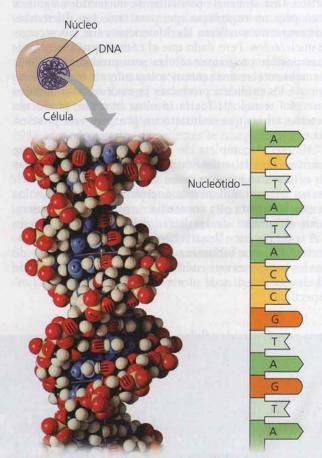
La información hereditaria de la célula

Observen otra vez la célula en división de la figura 1-5. Dentro de las células pueden verse estructuras denominadas cromosomas, que se tiñen con un colorante azul brillante. Los cromosomas están formados en parte por una sustancia denominada ácido desoxirribonucleico, o abreviado, DNA. El DNA es la sustancia de los genes, las unidades de la berencia que transmiten la información de los padres a su descendencia. Los grupos sanguíneos (A, B, AB o 0), por ejemplo, son resultado de ciertos genes heredados de los padres.

Cada cromosoma tiene una molécula de DNA muy larga, con centos o miles de genes ordenados a lo largo de su extensión. El DNA de los cromosomas se replica cuando la célula se prepara dividirse; por esa razón, cada una de las dos células hijas nereda un conjunto completo de genes.

Todos nosotros comenzamos la vida como una sola célula provista de DNA heredado de nuestros padres. La replicación de este DNA transmite esos genes a nuestros billones de células. En cada célula, los genes que se distribuyen a lo largo de molécula del DNA codifican la información para producir las demás moléculas de la célula. De esta manera, el DNA dirige el desarrollo y el mantenimiento de todo el organismo (fig.

La estructura molecular del DNA explica su naturaleza rica en información. Cada molécula de DNA consta de dos largas cadenas distribuidas en lo que se denomina doble hélice. Cada eslabón de una cadena es uno de cuatro compuestos químicos estructurales denominados nucleótidos (fig. 1-7). La forma en que el DNA codifica la información de una célula es análoga a la manera en la que ordenamos las letras del alfabeto en secuencias precisas con significados específicos. La palabra rata, por ejemplo, evoca la imagen de un roedor; las palabras tara y atar, que contienen las mismas letras, tienen un significado muy diferente. Las bibliotecas están llenas de libros que contienen información codificada en secuencias variables de solo 26 letras. Podemos concebir a los nucleótidos como el alfabeto de la herencia. El ordenamiento secuencial específico de estas cuatro letras químicas codifica la información precisa



(a) Doble hélice del DNA. Este modelo muestra los átomos de un segmento del DNA. Constituida por dos largas cadenas de bloques estructurales denominados nucleótidos, la molécula de DNA tiene la forma tridimensional de una doble hélice.

(b) Cadena simple de DNA. Estas formas geométricas y letras son símbolos sencillos de los nucleótidos en una pequeña sección de una cadena de una molécula del DNA. La información genética está codificada en secuencias específicas de los cuatro tipos de nucleótidos (sus nombres están abreviados aquí como A, T, C y G).

▲ Fig. 1-7. DNA: el material genético.

en los genes, que tienen una longitud característica de cientos o miles de nucleótidos. Un gen de una célula bacteriana puede traducirse como: "sintetice un pigmento púrpura". Un gen humano particular puede significar: "produzca la hormona insulina".

Generalmente, la mayoría de los genes programan la producción celular de moléculas grandes denominadas proteínas. La secuencia de nucleótidos a lo largo de cada gen codifica una proteína específica que tiene una forma y función únicas dentro de la célula. Una proteína puede ser una parte del aparato contráctil de las células musculares. Otra proteína puede ser un anticuerpo, parte del sistema de defensa del cuerpo contra los virus y otros microorganismos patógenos. Otra puede ser una enzima, una proteína que cataliza (acelera) una reacción química específica dentro de la célula. Casi todas las actividades celulares implican la acción de una o más proteínas. El DNA proporciona los planes de acción hereditarios, pero las proteínas son las herramientas que realmente construyen y mantienen la célula.

Todas las formas de vida utilizan en esencia el mismo código genético. Una secuencia particular de nucleótidos significa lo mismo para un organismo que para otro. Las diferencias entre los organismos reflejan las diferencias entre sus secuencias de nucleótidos. Pero dado que el código genético es universal, es posible programar células para producir proteínas que normalmente se encuentran solamente en otro organismo. Uno de los primeros productos farmacéuticos obtenidos mediante esta tecnología fue la insulina humana, producida por bacterias en las que se insertó un gen para esta proteína humana.

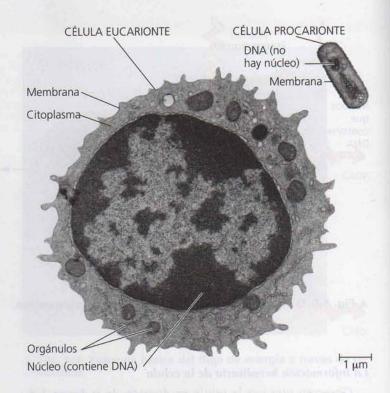
La "biblioteca" completa de instrucciones genéticas que un organismo hereda se denomina genoma. Los cromosomas de cada célula humana poseen un genoma que tiene aproximadamente tres mil millones de nucleótidos. Si los símbolos de una sola letra para esta secuencia de nucleótidos se escribieran en el tamaño de las letras que usted está leyendo ahora, el texto genético llenaría cerca de 600 libros del tamaño de éste. En esta biblioteca genómica de secuencias de nucleótidos hay genes que codifican la producción de más de 75 000 clases diferentes de proteínas, cada una con una función específica.

Dos tipos principales de células

Todas las células comparten ciertas características. Por ejemplo, todas las células están delimitadas por una membrana que regula el paso de materiales entre la célula y sus alrededores. Y todas las células utilizan el DNA como información genética.

Podemos distinguir dos formas principales de células: las células procariontes y las células eucariontes. Las células de los dos grupos de microorganismos llamados Bacteria y Arquea son procariontes. Todas las otras formas de vida, incluidas las plantas y los animales, están compuestas por células eucariontes.

Una célula eucarionte está subdividida por membranas internas en varios orgánulos delimitados por membranas, incluidos los cloroplastos de la figura 1-3. En la mayoría de las células eucariontes, el orgánulo de mayor tamaño es el núcleo, que contiene el DNA de la célula (como moléculas cromosómicas). Los otros orgánulos se localizan en el citoplasma, la totalidad de la región que se encuentra entre el núcleo y la membrana externa de la célula.



▲ Fig. 1-8. Contraste entre las células eucariontes y procariontes en tamaño y complejidad.

Las células procariontes son mucho más simples y, por lo general, más pequeñas que las células eucariontes (fig. 1-8). En una célula procarionte, el DNA no está separado del resto de la célula en un núcleo delimitado por una membrana. Las células procariontes también carecen de otros tipos de orgánulos englobados por membranas que caracterizan a las células eucariontes.

La diferencia entre procariontes y eucariontes es un ejemplo de la diversidad biológica que exploraremos en el Concepto 1-3. Pero, previamente, comentaremos las jerarquías del orden biológico, esta vez en el contexto de un movimiento de investigación denominado biología de los sistemas.

Evaluación de conceptos

- 1. Para cada nivel biológico de la figura 1-3 escriba una frase que incluya el nivel "inferior" siguiente. Por ejemplo: "Una comunidad consta de *poblaciones* de varias especies que habitan en un área específica".
- 2. ¿Cuáles son las relaciones entre estos tres términos de genética: DNA, genes y cromosomas?
- 3. Explique porqué, a nivel celular, las plantas tienen más cosas en común con los animales que con las bacterias.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 1-2

Los sistemas biológicos son mucho más que la suma de sus partes

El todo es más grande que la suma de sus partes." Este conocido refrán expresa el importante concepto de que una combinación de componentes puede formar una organización de mayor complejidad denominada sistema. Ejemplos de sistemas biológicos son las células, los organismos y los ecosistemas. Para comprender cómo trabajan estos sistemas no es suficiente tener una lista de sus partes", aunque sea completa. El futuro de la biología es comprender el comportamiento de sistemas completos e integrados.

Las propiedades emergentes de los sistemas

Observe otra vez los niveles de la vida en la figura 1-3. Con cada paso hacia arriba en estas jerarquías del orden biológico, emergen nuevas propiedades que no estaban presentes en el nivel inmediatamente inferior. Estas propiedades emergentes se deben al ordenamiento y a las interacciones entre las partes a medida que la complejidad aumenta. Por ejemplo, una mezcla en un tubo de ensayo de clorofila y todas las demás moléculas que se encuentran en un cloroplasto no es capaz de realizar la fotosíntesis. El proceso de la fotosíntesis surge debido a la manera muy específica en que la clorofila y las demás moléculas están distribuidas en el cloroplasto. Para mencionar otro ejemplo, si una lesión grave de la cabeza destruye la intrincada arquitectura del cerebro humano, la mente puede dejar de funcionar adecuadamente a pesar de que todavia estén presentes todas las partes del cerebro. Nuestros pensamientos y recuerdos son propiedades emergentes de una compleja red de células nerviosas. A un nivel aún más elevado de organización biológica -a nivel del ecosistema- el recidado de nutrientes como el carbono depende de una red de diversos organismos que interactúan entre sí y con el suelo y el aire.

Las propiedades emergentes no son sobrenaturales ni únicas de la vida. Podemos ver la importancia del ordenamiento en la diferencia entre una caja con partes de una bicicleta y una bicicleta en funcionamiento. Aunque el grafito y los diamantes son ambos carbono puro tienen propiedades muy diferentes según como estén distribuidos sus átomos de carbono. En comparación con estos ejemplos de objetos inertes, las propiedades emergentes de la vida son particularmente difíciles de estudiar por la complejidad inigualable de los sistemas biológicos.

El poder y las limitaciones del reduccionismo

Dado que las propiedades de la vida emergen de la organización compleja, los científicos que intentan comprender los sistemas biológicos se enfrentan con un dilema. Por una parte, no podemos explicar totalmente un nivel de organización más elevado, descomponiéndolo para analizar sus componentes por separado. Un animal diseccionado ya no funciona; una célula reducida a sus ingredientes químicos ya no es una célula. La ruptura de un sistema vivo interfiere con la comprensión del significado de sus procesos. Por otra parte, algo tan complejo como un organismo o una célula no puede analizarse sin separar las partes que los componen.

El reduccionismo – reducir los sistemas complejos a sus componentes más simples que son más fáciles de manejar para su estudio – es una estrategia poderosa en biología. Por ejemplo, al estudiar la estructura molecular del DNA que se había extraído de las células, James Watson y Francis Crick descubrieron, en 1953, el modo en que esta molécula se comportaba como la base química de la herencia.

En 2001, casi medio siglo después del famoso trabajo de Watson y Crick, un equipo internacional de científicos publicó un "esquema grosero" de la secuencia de las tres mil millones de letras químicas del genoma humano (fig. 1-9) (los investigadores también han secuenciado los genomas de muchas otras especies). La prensa y los líderes del mundo aclamaron el Proyecto Genoma Humano como el logro científico más grande alcanzado hasta ahora. Aunque a diferencia de algunos puntos culminantes del pasado, como el paseo por la luna de los astronautas del

Fig. 1-9. La biologia moderna como ciencia de la información. Los dispositivos de secuenciación automática del DNA y una gran capacidad informática aceleraron el Proyecto Genoma Humano. Este equipamiento pertenece a uno de los laboratorios situados en Cambridge, Reino Unido, que colaboraron en este proyecto internacional.



Apolo, la secuenciación del genoma humano es mucho más un comienzo que un clímax. Como la búsqueda continúa, los científicos están aprendiendo las funciones de miles de genes y de sus productos proteicos. Y en la actualidad, la investigación se está enfocando para ver cómo están coordinadas las actividades de esta miríada de moléculas para el desarrollo y el mantenimiento de las células y de los organismos. En el extremo más avanzado de esta investigación se encuentra el enfoque denominado biología de sistemas.

Biología de sistemas

La biología está cambiando de rumbo, tomando una nueva y apasionante dirección, ya que muchos investigadores comienzan a complementar el reduccionismo con nuevas estrategias para comprender las propiedades emergentes de la vida: de qué manera están integrados todos los componentes de los sistemas biológicos como las células desde el punto de vista funcional. Esta perspectiva cambiante es análoga a desplazarse desde la vista en una esquina a una vista aérea, desde donde puede verse cómo ciertas variables, como la hora del día, los proyectos de construcción, los accidentes y el funcionamiento inadecuado de las señales de tráfico afectan a la dinámica del tráfico a través de la ciudad.

El objetivo final de la biología de sistemas es proponer un modelo del comportamiento dinámico de los sistemas biológicos en su totalidad. Los modelos apropiados permitarán a los biólogos predecir el impacto que un cambio de una o más variables tendrá sobre otros componentes y el sistema completo. ¿De qué manera, por ejemplo, un leve incremento de la concentración de calcio de una célula muscular afectará a las actividades de docenas de proteínas que regulan la contracción muscular? ¿En qué forma un medicamento que disminuye la presión arterial afectará a la función de otros órganos del cuerpo humano o causará efectos secundarios dañinos? ¿Cómo impactará el incremento del suministro de agua en una cosecha sobre los procesos clave de las

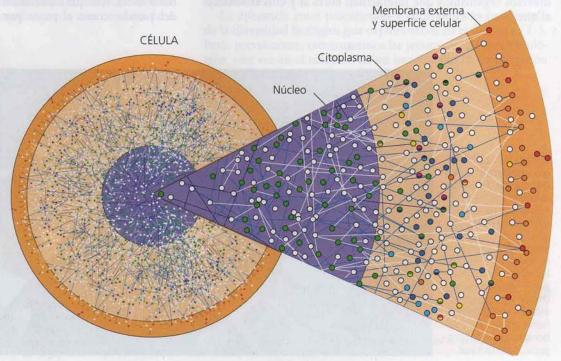
plantas, como la utilización de ciertos minerales del suelo y el almacenamiento de proteínas esenciales para la nutrición humana? ¿Cómo alterará a los ecosistemas y a toda la biosfera un incremento gradual del dióxido de carbono atmosférico? El objetivo de la biología de sistemas es conocer las respuestas a estas grandes preguntas.

La biología de sistemas es relevante para el estudio de la vida en todos los niveles. Los científicos que investigaron los ecosistemas fueron los pioneros del enfoque de los sistemas en la década de 1960, con elaborados modelos que diagramaban la red de interacciones entre las especies y los componentes no vivientes en los pantanos salinos y otros ecosistemas. Aun antes, los biólogos estudiaron la fisiología (funcionamiento) de los seres humanos y de otros organismos integrando datos acerca del modo en que múltiples órganos coordinaban procesos como la concentración de glucosa en la sangre. Estos modelos de ecosistemas y organismos ya han sido útiles para predecir las respuestas de estos sistemas a las variables cambiantes.

La biología de sistemas está avanzando en el estudio de la vida en los niveles celulares y moleculares, impulsada parcialmente por el aluvión de datos de la secuenciación de genomas y el catálogo creciente de funciones proteicas conocidas. En 2003, por ejemplo, un equipo de investigación numeroso publicó una red de interacciones proteicas dentro de la célula de la mosca de la fruta, un organismo muy común en la investigación. El modelo se basa en una extensa base de datos de miles de proteínas y de sus interacciones conocidas con otras proteínas. Por ejemplo, la proteína A puede unirse y alterar la actividad de las proteínas B, C y D, que, a su vez, interactúan también con otras proteínas. En la **figura 1-10** se observa un mapa de estas relaciones de las proteínas con otras proteínas de la célula.

Los fundamentos de la estrategia de los sistemas son suficientemente sencillos. En primer término se requiere un inventario de la mayor parte de componentes que sea posible, como, por ejemplo, todos los genes y proteínas conocidas de una célula (reduccionismo). Luego es necesario investigar cómo se compor-

Fig. 1-10. Biología de sistemas: mapa de las interacciones entre las proteínas en una célula. Este diagrama es un mapa de aproximadamente 3 500 proteínas (puntos) y su red de interacciones (líneas que conectan las proteínas) en una célula de la mosca de la fruta. Los biólogos de sistemas desarrollan estos modelos a partir de una enorme base de datos de información acerca de las moléculas y de sus interacciones en la célula. El principal objetivo de este enfoque es utilizar estos modelos para predecir cómo un cambio, por ejemplo, el aumento en la actividad de una proteína determinada, puede propagarse a través del circuito molecular de la célula para causar otros cambios. Una de las aplicaciones será una predicción más segura de los efectos colaterales de varios medicamentos.



ta cada parte en relación con las otras en el sistema mientras trabaja, todas las interacciones proteína-proteína, en nuestro ejemplo de la célula de la mosca de la fruta. Por último, con la ayuda de ordenadores y programas innovadores, es posible reunir todos los datos de muchos equipos de investigación en el tipo de red de sistemas que se observa en la figura 1-10.

Pese a que la idea básica de la biología de sistemas es simple, no lo es en la práctica, como cabría esperar por la complejidad de los sistemas biológicos. Existen tres desarrollos de investigación clave para hacer factibles los objetivos de la biología de sis-

temas:

▶ Tecnología de alto flujo. La biología de sistemas depende de métodos que puedan analizar los materiales biológicos muy răpidamente y producir enormes volúmenes de datos. Esos métodos de recolección de millones de datos ("megadatos") se denominan "de alto flujo". Las máquinas automáticas de secuenciación del DNA que hicieron posible el Proyecto Genoma Humano son ejemplos de aparatos de alto flujo (fig. 1-9).

▶ Bioinformática. Las voluminosas bases de datos que resultan de los sistemas de alto flujo serían caóticas sin el poder de la informática, programas y modelos matemáticos para procesar e integrar toda esta información biológica. El nuevo campo de la bioinformática está extrayendo información biológica de utilidad del enorme conjunto de bases de datos, en continua expansión, como las secuencias de DNA y las listas de interacciones proteicas. Internet está alimentando a la biología de sistemas mediante la diseminación de los datos digitales que nutren a la bioinformática.

▶ Equipos interdisciplinarios de investigación. En 2003 se formó en la Harvard Medical School un departamento de biología de sistemas, el primer departamento nuevo en dos décadas. El Massachusetts Institute of Technology (MIT) está trabajando en la organización de más de 80 miembros de sus equipos docentes provenientes de muchos departamentos para un nuevo programa de biología computacional y de sistemas. Éstos y otros comienzos de equipos de biología de sistemas están mezclando el aporte de diversos especialistas, entre ellos, ingenieros, médicos científicos, químicos, físicos, matemáticos, científicos de computación, y por supuesto, biólogos de una gran variedad de campos.

Un gran número de destacados científicos están promoviendo la biología de sistemas con gran fervor pero, hasta ahora, el entusiasmo excede los logros. Sin embargo, a medida que la biología de sistemas adquiere impulso es cierto que tiene un impacto creciente en las preguntas que se hacen los biólogos y en las investigaciones que diseñan. Después de todo, los científicos aspiran llegar a comprender, más allá del reduccionismo, cómo funcionan los sistemas biológicos mucho antes de que las nuevas tecnologías hagan posible la moderna biología de sistemas. De hecho, hace unas décadas, los biólogos ya habían identificado algunos de los mecanismos clave que regulan el comportamiento de sistemas complejos como las células, los organismos y los ecosistemas.

Regulación de los sistemas biológicos por retroalimentación

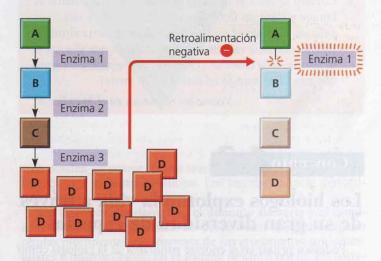
Algo parecido a la ley de la oferta y la demanda se aplica a la dinámica de los sistemas biológicos. Por ejemplo, cuando las

células musculares requieren mayor energía durante el ejercicio, aumentan el consumo de moléculas de hidratos de carbono que les proporcionan el combustible. Por el contrario, cuando las personas descansan, un conjunto diferente de reacciones químicas transforma el exceso de hidratos de carbono en sustancias que almacenan el combustible.

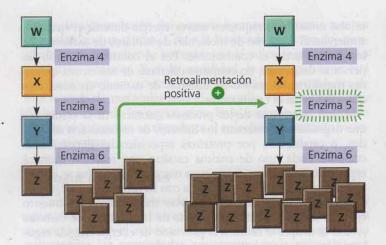
Como la mayoría de los procesos químicos de la célula, los que degradan o almacenan los hidratos de carbono son acelerados, o catalizados, por proteínas especializadas denominadas enzimas. Cada tipo de enzima cataliza una reacción química específica. En muchos casos, estas reacciones químicas se conectan en vías metabólicas, cada etapa con su propia enzima. ¿Cómo coordina la célula sus diversas vías metabólicas? En nuestro ejemplo específico del metabolismo de los hidratos de carbono ¿cómo se adapta la célula a la provisión de energía exigida regulando las vías metabólicas opuestas de consumo y almacenamiento de hidratos de carbono? La clave es la capacidad de muchos procesos biológicos de autorregularse mediante un mecanismo denominado retroalimentación.

En la regulación por retroalimentación, la salida, o producto, de un proceso regula precisamente ese proceso. En la vida la forma más común de regulación es la retroalimentación negativa, en la cual la acumulación del producto final de un proceso disminuye este proceso (fig. 1-11). Por ejemplo, la degradación de los hidratos de carbono en la célula genera energía química en forma de una sustancia denominada ATP. Un exceso de acumulación de ATP "retroalimenta" e inhibe una enzima cerca del comienzo de la vía metabólica.

Aunque menos comunes que la retroalimentación negativa, también hay muchos procesos biológicos regulados por retroalimentación positiva, en la cual el producto final acelera su producción. Un ejemplo es la coagulación de la sangre en respuesta a una lesión. Cuando se daña un vaso sanguíneo, estructuras de la sangre denominadas plaquetas comienzan a agregarse en dicho sitio. La retroalimentación positiva se produce cuando los compuestos químicos liberados por las plaquetas atraen a más plaquetas. La pila de plaquetas inicia entonces un proceso complejo que sella la herida con un coá-



▲ Fig. 1-11. Retroalimentación negativa. Esta vía química de tres pasos transforma la sustancia A en la sustancia D. Una enzima específica cataliza cada reacción química. La acumulación del producto final (D) inhibe la primera enzima de la secuencia y, de esa manera, ralentiza la producción de más D.



▲ Fig. 1-12. Retroalimentación positiva. En la retroalimentación positiva un producto estimula a una enzima en la secuencia de la reacción y aumenta la velocidad de producción del producto. En los sistemas vivos, la retroalimentación positiva es menos común que la retroalimentación negativa.

gulo. La **figura 1-12** muestra un modelo sencillo de retroalimentación positiva.

La retroalimentación es un mecanismo regulador común a la vida en todos sus niveles, desde el nivel molecular hasta la biosfera. Dicha regulación es un ejemplo de la integración que hace que los sistemas vivientes sean mucho más que la suma de sus partes.

Evaluación de conceptos

- Aplique el concepto de las propiedades emergentes para explicar la relación de una frase con el alfabeto de letras mediante el cual se ha construido esa frase.
- ¿Cómo complementa a la bioinformática la tecnología de alto flujo de datos?
- 3. Cuando se vacía el inodoro, el agua comienza a llenar el tanque y eleva un flotador que está adherido a una palanca. Cuando el nivel de agua alcanza cierta altura, la palanca cierra la válvula de agua e impide que el agua se desborde de la cisterna. ¿Qué tipo de mecanismo regulador está funcionando en este sistema inerte?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 1-3

Los biólogos exploran la vida a través de su gran diversidad de especies

Podemos pensar en el enorme panorama de la biología como si tuviera dos dimensiones. La dimensión "vertical", que analizaremos en los dos primeros conceptos de este capítulo, es la escala de tamaño que recorre todo el camino desde las moléculas hacia la biosfera. Pero la biología tiene también una dimensión "horizontal" que se extiende a lo largo de una gran



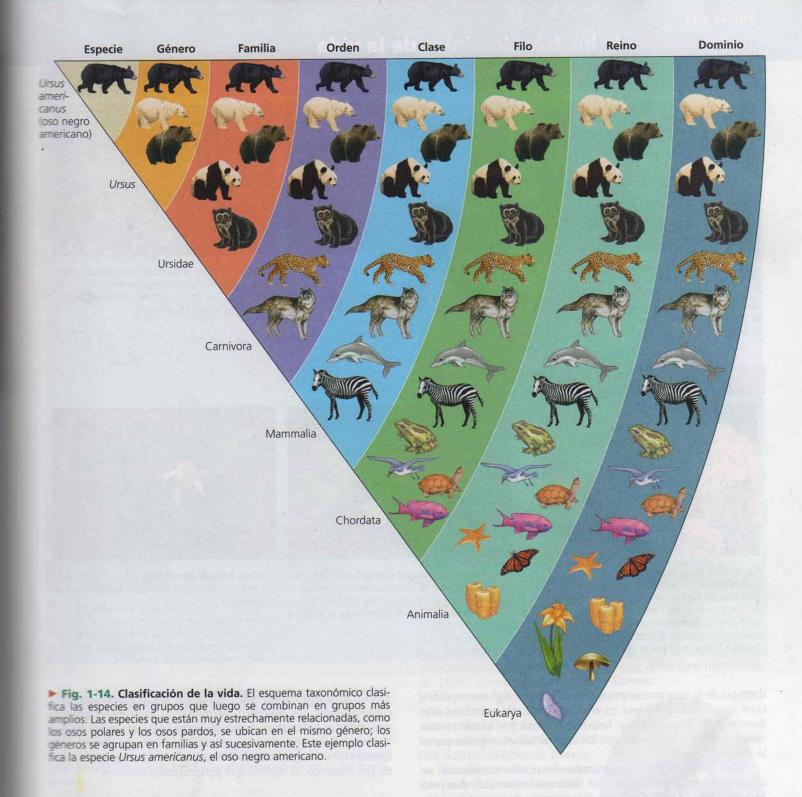
▲ Fig. 1-13. Cajones de diversidad. Ésta es simplemente una pequeña muestra de las decenas de especies de la colección de polillas y mariposas del Museo Nacional de Historia Natural de Washington, D.C.

diversidad de especies, ahora y durante toda la larga historia de la vida.

La diversidad es un sello distintivo de la vida. Los biólogos han identificado y nombrado hasta ahora cerca de 1,8 millón de especies. Esta enorme diversidad de la vida incluye alrededor de 5 200 especies conocidas de procariontes, 100 000 hongos, 290 000 plantas, 52 000 vertebrados (animales con columna vertebral) y 1 000 000 de insectos (más de la mitad de todas las formas conocidas de vida). Los investigadores identifican miles de especies adicionales cada año. La estimación del número total de especies se encuentra en un intervalo que abarca desde unos 10 hasta 200 millones. Cualquiera que sea el número real, la enorme variedad de la vida torna muy amplio el panorama de la biología (fig. 1-13).

Agrupación de las especies: la idea básica

Parece existir una tendencia humana a agrupar elementos diferentes según sus semejanzas. Por ejemplo, quizás usted organice su colección de música de acuerdo con los cantantes. Y puede ser entonces que agrupe a los diferentes artistas en categorías más amplias, como música de baile, música para fiestas, música para hacer ejercicio y música para el momento de estudio. De la misma manera, agrupar las especies que son similares es natural para nosotros. Podemos hablar de ardillas y mariposas, pese a que reconocemos que muchas especies diferentes pertenecen a cada grupo. Podemos incluso ordenar los grupos en categorías más amplias, como los roedores (que incluyen las ardillas) y los insectos (que incluyen las mariposas). La taxonomía, la rama de la biología que nombra y clasifica a las especies, formaliza este orden de las especies en una serie de grupos de amplitud creciente (fig. 1-14). Usted aprenderá algo más acerca de este esquema taxonómico en el capítulo 25. Por ahora, nos centraremos en los reinos y los dominios, las unidades más amplias de la clasificación.



Los tres dominios de la vida

Hasta la última década, la mayor parte de los biólogos adopban un esquema taxonómico que dividía la diversidad de la
ida en cinco reinos, entre ellos, los reinos vegetal y animal. Pero
métodos nuevos, como la comparación de las secuencias de DNA
de diferentes especies, han conducido a una continua revaluación del número y los límites entre los reinos. Diferentes investigadores han propuesto desde seis reinos hasta docenas de reinos.
Pero, a pesar de que el debate continúa en el nivel del reino, en
a actualidad existe un mayor consenso de que los reinos de la

vida pueden agruparse en tres niveles aun superiores de la clasificación que se llaman dominios. Los tres dominios se denominan Bacteria, Archaea y Eukarya.

Los primeros dos dominios, el dominio Bacteria y el dominio Archaea, se componen de procariontes (organismos con células procariontes). La mayoría de los procariontes son unicelulares y microscópicos. En el sistema de cinco reinos, las bacterias y arqueas están combinadas en un único reino, denominado Monera, porque comparten la forma procarionte de la estructura celular. Pero hay evidencias actuales que sostienen el punto de vista de que las bacterias y arqueas representan dos ramas muy

Exploración de los tres dominios de la vida

DOMINIO BACTERIA



Las **bacterias (Bacteria)** son los procariontes más diversos y ampliamente distribuidos y actualmente se dividen entre múltiples reinos. Cada una de las estructuras en forma de bastón de esta fotografía corresponde a una célula bacteriana.

DOMINIO EUKARYA



Los **protistas** (múltiples reinos) 100 µm son eucariontes unicelulares y algunos parientes multicelulares relativamente simples. En esta figura se observa una variedad de protistas habitantes de agua estancada. Los científicos están discutiendo en la actualidad cómo dividir a los protistas en reinos que representan mejor la evolución y la diversidad.



El **reino vegetal (Plantae)** está formado por eucariontes multicelulares que realizan la fotosíntesis, es decir, la transformación de la energía luminosa en alimento.

DOMINIO ARCHAEA



Muchos de los procariontes conocidos como **arqueas**(Archaea) viven en ambientes extremos de la Tierra, como lagos salados y fuentes termales. El dominio Archaea se compone de múltiples reinos. La fotografía muestra una colonia compuesta por muchas células.



El reino de los hongos (Fungi) está definido parcialmente por la forma nutricional de sus miembros, como esta seta, que absorbe sus nutrientes después de descomponer el material orgánico.



El **reino animal (Animalia)** está formado por eucariontes multicelulares que ingieren a otros organismos.

distintas de la vida procarionte, que difieren en algunos aspectos clave que usted aprenderá en el capítulo 27. Hay también evidencias moleculares de que las arqueas están por lo menos tan estrechamente relacionadas con los organismos eucariontes como lo están con bacteria.

Todos los eucariontes (organismos con células eucariontes) se agrupan en la actualidad en los distintos reinos del dominio Eukarya (fig. 1-15). En la era del esquema de cinco reinos, la mayoría de los eucariontes unicelulares, incluidos los microorganismos conocidos como protozoos, fueron ubicados en un único reino, el reino Protista. Muchos biólogos extendieron los límites del reino Protista para incluir algunas formas multicelulares, como las algas marinas, que están estrechamente relacionadas con ciertos protistas unicelulares. La tendencia taxonómica reciente ha sido dividir los protistas en varios reinos. Además de estos reinos de los protistas, el dominio Eukarya comprende tres reinos de eucariontes multicelulares: los reinos Plantae, Fungi y Animalia. Estos tres reinos se diferencian en parte por su forma de nutrición. Las plantas producen sus propios hidratos de carbono y otros ali-

mentos mediante fotosíntesis. Los hongos son, generalmente, descomponedores que absorben los nutrientes al degradar organismos muertos y desechos orgánicos, como los restos de las hojas y las heces de los animales. Los animales obtienen su alimento por ingestión, es decir, comiendo y digiriendo otros organismos. Este es, por supuesto, el reino al que pertenecemos nosotros.

Unidad en la diversidad de la vida

Siendo la vida tan diversa, hay también evidencias de una considerable unidad, especialmente a los niveles molecular y celular. Un ejemplo es el lenguaje genético universal del DNA, que es común a organismos tan diferentes como bacterias y animales. Y entre los eucariontes, la unidad es evidente en muchas características de la estructura celular (fig. 1-16).

¿Cómo podemos explicar la doble naturaleza de la vida en la unidad y la diversidad? El proceso de la evolución, que se introduce en el próximo concepto, destaca tanto las semejanzas como las diferencias de la vida sobre la Tierra.

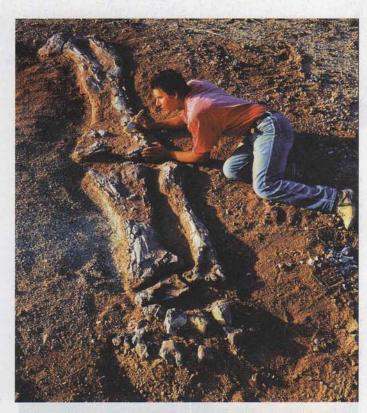


de la vida: la arquitectura de los cilios en los eucariontes. Los son extensiones de las células que tienen funciones de locomoción. Los presentan eucariontes tan diversos como el unicelular Pero incluso organismos tan difeentes comparten una arquitectura común para sus cilios, que tienen an elaborado sistema de túbulos que se observa en los cortes transiersales.

Evaluación de conceptos

- Cual es la analogía de una dirección de correo con el sistema taxonómico jerárquico de la biología?
- Cual es la diferencia clave que distingue a los organismos del dominio Eukarya de los otros dos dominios?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



▲ Fig. 1-17. Desenterrando el pasado. El paleontólogo Paul Sereno excava cuidadosamente los huesos de la pata de un fósil de dinosaurio en Níger, África.

Concepto

La evolución explica la unidad y la diversidad de la vida

La historia de la vida, documentada por los fósiles y otras evidencias, es una saga de las modificaciones de la Tierra durante miles de millones de años, habitada por un conjunto en evolución de formas vivientes (fig. 1-17). Este punto de vista evolutivo de la vida se definió con nitidez en noviembre de 1859, cuando Charles Robert Darwin

publicó uno de los más importantes y controvertidos libros de toda la literatura. Titulado Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, el libro de Darwin fue inmediatamente un bestseller y rápidamente determinó que el "darwinismo" se convirtiera casi en un sinónimo del concepto de evolución (fig. 1-18).

El origen de las especies articuló dos puntos principales. En primer lugar, Darwin presentó evidencias que sostenían su punto de vista de que las especies contemporáneas ancestros. (Comentaremos con origen de las especies.



▲ Fig. 1-18. Charles Darwin en surgían de una sucesión de 1859, el año en que publicó El

15



▲ Fig. 1-19. Unidad y diversidad en la familia de orquídeas. Estas tres orquídeas del bosque lluvioso tropical son variaciones de un tema floral común. Por ejemplo, cada una de estas flores tiene un pétalo en forma de labio que contribuye a atraer a los insectos polinizadores y proporciona una plataforma de aterrizaje para los mismos.

detalle las evidencias de la evolución en el capítulo 22.) Darwin denominó esta historia evolutiva de las especies "descendencia con modificación". Esta frase está llena de sentido, ya que captaba la dualidad de la unidad y la diversidad de la vida-unidad en el parentesco entre las especies que descendían de ancestros comunes, y diversidad en las modificaciones que evolucionaron a medida que las especies se ramificaban de sus ancestros comunes (fig. 1-19). El segundo aspecto importante de Darwin fue proponer un mecanismo para la descendencia con modificación. A este mecanismo evolutivo lo llamó selección natural.

Selección natural

Darwin sintetizó su teoría de la selección natural a partir de observaciones que, en sí mismas, no eran nuevas ni profundas. Otros investigadores tuvieron las piezas de este rompecabezas, pero Darwin vio cómo se adaptaron la una a la otra. Dedujo que había selección natural al conectar dos características fácilmente observables de la vida:

OBSERVACIÓN: variación individual. Los individuos de una población de cualquier especie se diferencian en muchos rasgos heredables.

OBSERVACIÓN: sobreproducción y competición. Una población de cualquier especie tiene el potencial de producir mucha más descendencia de la que sobrevirá para producir descendencia propia. Con más individuos de los que el ambiente puede soportar, la competición es inevitable.

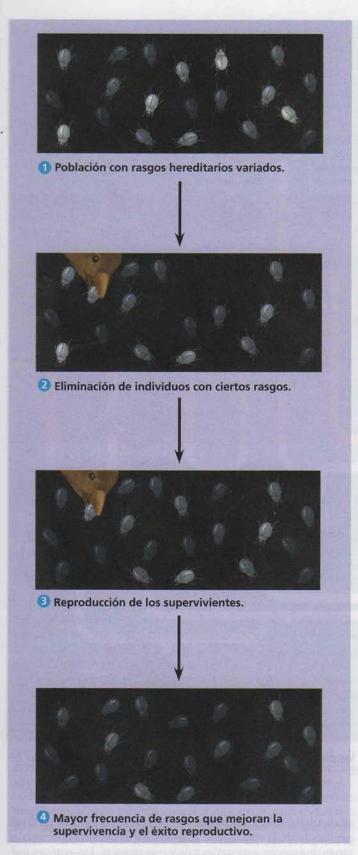
DEDUCCIÓN: éxito reproductivo desigual. A partir de los hechos observables de variación heredable y sobreproducción de la descendencia, Darwin dedujo que los individuos son desiguales en su probabilidad de supervivencia y reproducción. Los individuos con rasgos heredables más adecuados al medio local producirán en general una cantidad desproporcionadamente mayor de descendientes sanos y fértiles.

DEDUCCIÓN: evolución adaptativa. Este éxito reproductivo desigual puede adaptar a una población a su ambiente. A través de sucesivas generaciones, los rasgos heredables que facilitan la supervivencia y el éxito reproductivo tienden a incrementar su frecuencia entre los individuos de una población. La población evoluciona.

Darwin llamó "selección natural" a este mecanismo de adaptación evolutiva porque el ambiente natural "selecciona" la propagación de ciertos rasgos. La **figura 1-20** resume la teoría de Darwin de la selección natural. El ejemplo de la **figura 1-21** ilustra la capacidad de la selección natural de "editar" las variaciones heredables de una población. Vemos los productos de la selección natural en las adaptaciones sofisticadas de los organismos a las circunstancias especiales de su forma de vida y su medio **(fig. 1-22)**.



▲ Fig. 1-20. Resumen de la selección natural.



▲ Fig. 1-21. Selección natural. Esta población imaginaria de escarabajos colonizó un lugar donde el suelo se había ennegrecido por un incendio reciente de arbustos. Al principio la población se modificó extensamente en el color heredado de los individuos, de gris muy claro a color carbón. Para las aves hambrientas que atacan los escarabajos, es más fácil divisar los escarabajos que son de color más claro.

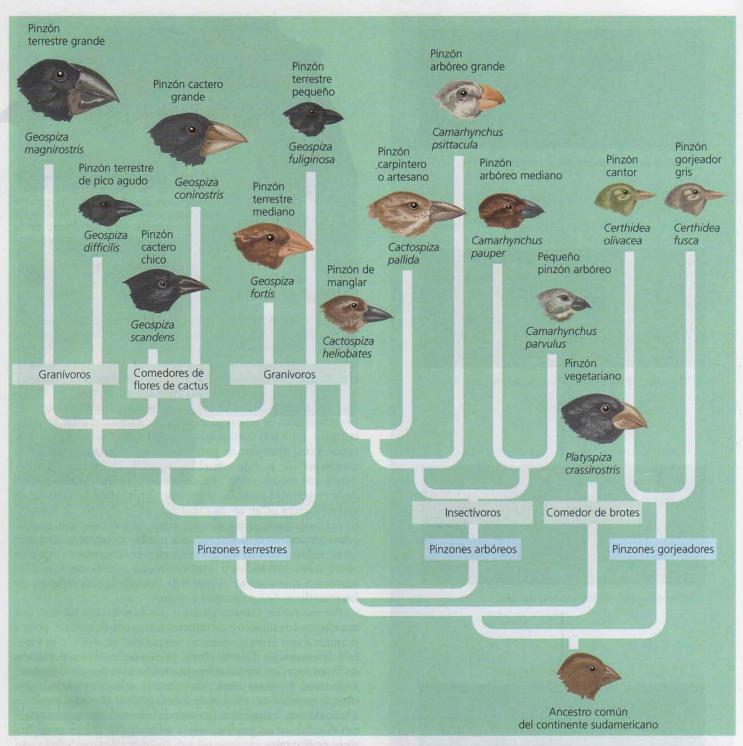


El árbol de la vida

Obsérvese nuevamente la arquitectura esquelética de las alas del murciélago de la figura 1-22. Estas extremidades anteriores, aunque adaptadas para el vuelo, tienen realmente los mismos huesos, articulaciones, nervios y vasos sanguíneos que se encuentran en otras extremidades tan diversas, como el brazo humano, la pata delantera del caballo y la aleta de una ballena. En efecto, las extremidades anteriores de todos los mamíferos son variaciones anatómicas de una arquitectura común, así como las flores de la figura 1-19 son variaciones sobre el tema "orquídea" subyacente. Estos ejemplos de parentesco conectan la "unidad en la diversidad" de la vida con el concepto de Darwin de "descendencia con modificación". En este caso, la unidad de la anatomía de la extremidad anterior de los mamíferos refleja la herencia de esta estructura de un ancestro común -el "prototipo" de mamífero del cual descienden todos los otros mamíferos-, que modificaron sus extremidades anteriores por la selección natural que actuó sobre millones de generaciones en diferentes contextos ambientales. Los fósiles y otras evidencias corroboran la unidad anatómica que sostiene el punto de vista de la descendencia de los mamíferos de un ancestro común.

Por esa razón, Darwin propuso que la selección natural, por sus efectos acumulativos en intervalos amplios de tiempo, podría permitir a una especie ancestral "escindirse" en dos o más especies descendentes. Esto ocurriría, por ejemplo, si una población se fragmenta en varias subpoblaciones aisladas en diferentes ambientes. En estas áreas diferentes de selección natural, una especie podría diversificarse de forma gradual en varias especies, a medida que las poblaciones aisladas geográficamente se adaptan durante varias generaciones a un conjunto diferente de factores ambientales.

El "árbol familiar" de 14 pinzones de la **figura 1-23**, en la página siguiente, ilustra un famoso ejemplo de diversificación adaptativa de nuevas especies a partir de un ancestro común. Darwin recogió especímenes de estos pájaros durante su visita en 1835 a las remotas islas Galápagos, situadas a 900 kilómetros de la costa del Pacífico en Sudamérica. Estas islas volcánicas, relativamente jóvenes, son el sitio de residencia de muchas especies de plantas y animales que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo, pese a que los organismos de las Galápagos están claramente relacionados con las especies del continente sudamericano. Después de que el vulcanismo originara las islas Galápagos hace varios millones de años, los pinzones probablemente se diversificaron en las diferentes islas a partir de una especie ancestral de



▲ Fig. 1-23. Descendencia con modificación: radiación adaptativa de los pinzones de las islas Galápagos. Obsérvese la especialización de los picos, adaptados a las variadas fuentes de alimentos en las diferentes islas.

pinzón que por casualidad alcanzó el archipiélago desde el continente. Años después de que Darwin efectuara su recolección de pinzones de las Galápagos, los investigadores comenzaron a clasificar las relaciones entre las especies de pinzones, en primer lugar a partir de datos anatómicos y geográficos, y recientemente, con la ayuda de las comparaciones de las secuencias del DNA.

Los diagramas de los biólogos de las relaciones evolutivas, generalmente, tienen aspecto de árboles, y por buenas razones. Así como un individuo tiene una genealogía que puede diagramarse

en su árbol familiar, cada especie es una pequeña rama de un árbol ramificado de la vida que se extiende hacia atrás en el tiempo, a través de especies ancestrales más y más remotas. Las especies que son muy semejantes, como los pinzones de las Galápagos, comparten un ancestro común en un punto de ramificación relativamente reciente en el árbol de la vida. Pero mediante un ancestro que vivió mucho más atrás en el tiempo, los pinzones se relacionan con los gorriones, los halcones, los pingúinos y todas las demás aves. Y las aves, los mamíferos y otros vertebrados (anima-

les con columna vertebral) comparten un ancestro común aun más antiguo. Encontramos evidencias de relaciones aun más amplias en semejanzas como la maquinaria similar de todos los cilios de los eucariontes (fig. 1-16). Los rastros de la vida se encuentran suficientemente alejados y existen solo fósiles de los procariontes primitivos que habitaron la Tierra hace más de 3,5 mil millones de años. Podemos reconocer sus vestigios en nuestras propias células; en el código genético universal, por ejemplo. Toda la vida está conectada por medio de su larga historia evolutiva.

Evaluación de conceptos

- Explique por qué "editar" es mejor que "crear" como metáfora para explicar el modo en que la selección natural actúa en una variación hereditaria de una población.
- 2. Los tres dominios que se mencionaron en el concepto 1-3 pueden representarse en el árbol de la vida como las tres ramas principales. En la rama de los eucariontes, tres de las subdivisiones son los reinos Plantae, Fungi y Animalia. Existen evidencias que sostienen que los hongos y los animales están más relacionados entre sí que cualquiera de estos reinos con las plantas. Dibuje un patrón simple de ramificaciones que simbolice las relaciones entre estos tres reinos eucariontes.

Véanse las respuestas en el Apendice A.

Concepto 1-5

Los biólogos utilizan varias formas de investigación para explorar la vida

La palabra ciencia proviene de un verbo latino que significa "conocer". La ciencia es una forma de conocimiento. Se desarrolla a partir de nuestra curiosidad sobre nosotros mismos, sobre otras formas de vida, sobre el mundo y el universo. Esforzarse por entender parece ser una de nuestras necesidades fundamentales.

En el corazón de la ciencia se encuentra la investigación, una búsqueda de información y explicación, con frecuencia centrada en preguntas específicas. La investigación impulsó a Darwin a buscar respuestas en la naturaleza sobre cómo se adaptaron las especies a sus ambientes. Y la investigación está impulsando el análisis del genoma que nos está ayudando a comprender la unidad y la diversidad biológica a nivel molecular. De hecho, una mente inquisitiva es el motor que impulsa el progreso de la biología.

No existe ninguna formula para que la investigación científica tenga éxito, ningún método científico único con un reglamento o libro de instrucciones que los investigadores deban seguir rígidamente. Como en toda búsqueda, la ciencia incluye elementos de desafío, aventura y sorpresa, junto con un planeamiento cuidadoso, razonamiento, creatividad, cooperación, competición, paciencia y persistencia para superar los obstáculos. Estos diversos elementos de la investigación hacen que la ciencia esté mucho menos estructurada de lo que la mayoría de la gente supone. Es decir, es posible extraer ciertas características que ayudan a distinguir la ciencia de otras formas de describir y explicar la naturaleza.

La biología mezcla dos procesos esenciales de la investigación científica: la ciencia del descubrimiento y la ciencia basada en hipótesis. La ciencia del descubrimiento consiste, en su mayor parte, en la descripción de la naturaleza. La ciencia basada en hipótesis intenta, en general, la explicación de la naturaleza. La mayoría de las preguntas científicas combinan estos dos enfoques de la investigación.

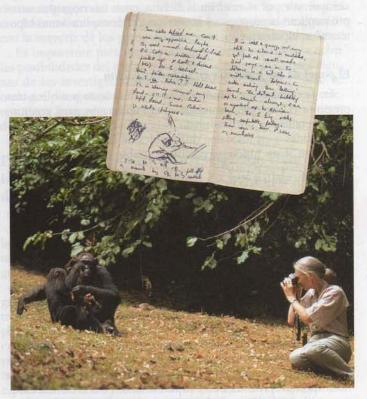
Ciencia del descubrimiento

A veces llamada ciencia descriptiva, la ciencia del descubrimiento describe las estructuras y los procesos de la naturaleza con la mayor exactitud posible por medio de la observación cuidadosa y el análisis de los datos. Por ejemplo, la ciencia del descubrimiento construyó de forma gradual nuestra comprensión de la estructura celular, y es la ciencia del descubrimiento la que expande nuestras bases de datos de los genomas de diversas especies.

Tipos de datos

La observación es el uso de los sentidos para recopilar información, tanto directa como indirectamente, con la ayuda de herramientas como los microscopios, que potencian nuestros sentidos. Las informaciones registradas se denominan datos. Dicho de otro modo, los datos son los elementos de información en los cuales se basa la investigación científica.

Para mucha gente, el término datos significa números. Pero algunos datos son cualitativos, con frecuencia en forma de descripciones registradas, más que medidas numéricas. Por ejemplo, Jane Goodall pasó décadas registrando sus observaciones sobre la conducta de los chimpancés durante una investigación de campo en la selva de Gambia (fig. 1-24); también documentó



▲ Fig. 1-24. Jane Goodall recoge datos cualitativos sobre la conducta de los chimpancés. Goodall registró sus observaciones en cuadernos de campo, generalmente, incluyendo esquemas de la conducta del animal.

sus observaciones con fotografías y películas. Junto con estos datos cualitativos, Goodall también enriqueció el campo de la conducta animal con volúmenes de datos *cuantitativos*, que, por lo general, se registran como medidas. Si consulta cualquiera de las revistas científicas de la biblioteca de su universidad, seguro que encontrará muchos ejemplos de datos cuantitativos organizados en tablas y gráficos.

Inducción en la ciencia del descubrimiento

La ciencia del descubrimiento permite extraer conclusiones importantes basadas en un tipo de lógica denominada inducción o razonamiento inductivo. Mediante la inducción derivamos generalizaciones basadas en un gran número de observaciones específicas. "El sol siempre sale por el este" es un ejemplo. Y también lo es: "Todos los organismos están formados por células". Esta generalización, que forma parte de la denominada teoría celular, se basa en que, durante dos siglos, los biólogos han descubierto células en múltiples especímenes biológicos que observaron con el microscopio. Las observaciones cuidadosas y el análisis de los datos de la ciencia del descubrimiento, junto con las generalizaciones inductivas que a veces producen, son fundamentales para nuestra comprensión de la naturaleza.

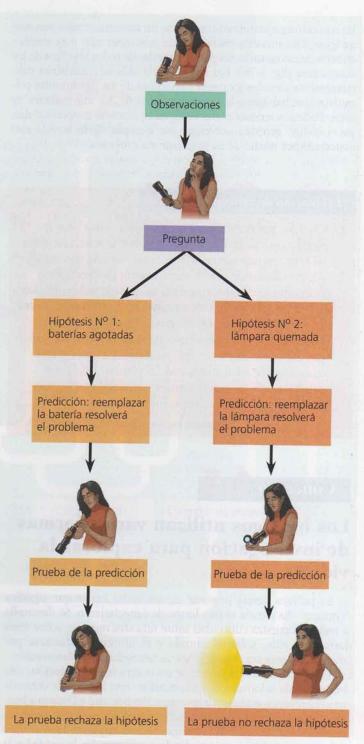
Ciencia basada en las hipótesis

Las observaciones y las inducciones de la ciencia del descubrimiento estimulan a mentes inquisitivas a buscar las causas y las explicaciones naturales de estas observaciones. ¿Qué originó la diversificación de los pinzones en las islas Galápagos? ¿Cuál es la causa de que las raíces de una planta con semillas crezcan hacia abajo y las hojas que contienen los brotes crezcan hacia arriba? ¿Cuál es la explicación de la generalización de que el sol siempre sale por el este? En la ciencia, estos interrogantes siempre implican la propuesta y la verificación de explicaciones hipotéticas, o hipótesis.

El papel de las hipótesis en la investigación

En la ciencia, una **hipótesis** es una respuesta posible a una pregunta claramente formulada, una explicación para verificar. Es, generalmente, un postulado elaborado, basado en experiencias pasadas y en los datos disponibles de la ciencia del descubrimiento. Una hipótesis científica establece predicciones que pueden ponerse a prueba registrando observaciones adicionales o mediante el diseño de experimentos.

Todos nosotros utilizamos hipótesis para resolver los problemas de cada día. Por ejemplo, la linterna no funciona durante una salida nocturna en el campamento. Eso es una observación. La pregunta es obvia: ¿por qué no funciona la linterna? Dos hipótesis razonables basadas en experiencias pasadas son: 1) las baterías de la linterna están agotadas o 2) la bombilla de la linterna está fundida. Cada una de estas hipótesis alternativas genera predicciones que pueden comprobarse mediante experimentos. Por ejemplo, la hipótesis de las baterías agotadas predice que cambiando las baterías se resolverá el problema. La figura 1-25 esquematiza esta investigación de campo. Por supuesto, nosotros raramente dividimos nuestros procesos de pensamiento de esta manera cuando tenemos que resolver un problema utilizando una hipótesis, predicciones y experimentos. Pero la ciencia basada en hipótesis tiene claramente sus orígenes en la tendencia humana a figurarse los objetos desarmando y cambiando sus componentes.



▲ Fig. 1-25. Un ejemplo de campo de una investigación basada en una hipótesis.

Deducción: la lógica de la ciencia basada en las hipótesis "Si... entonces"

Un tipo de lógica denominada deducción está incorporada a la ciencia basada en hipótesis. La deducción se opone a la inducción que, como dijimos, es un razonamiento a partir de un conjunto de observaciones específicas para alcanzar una conclusión general. En el razonamiento deductivo la lógica fluye en la dirección opuesta, de lo general a lo particular. A partir de premisas generales extrapolamos los resultados específicos

deberíamos esperar si las premisas fueran ciertas. Si todos los reganismos están formados por células (premisa 1), y los seres manos son organismos (premisa 2), los seres humanos están constituidos por células (predicción deductiva sobre un caso específico).

En la ciencia basada en las hipótesis la deducción generalmente toma la forma de predicción sobre qué resultados deberímentes esperar de los experimentos o las observaciones si una potesis particular (premisa) es correcta. Entonces comprobamos la hipótesis al realizar el experimento para ver si los resultados son o no son los predichos. Esta comprobación deductiva adquiere la forma de la lógica "Si ... entonces". En el caso del cemplo de la linterna: si la hipótesis de las baterías agotadas es correcta, y usted las cambia por baterías nuevas, entonces la linterna debería funcionar.

Les hipótesis de la investigación científica en detalle

El ejemplo de la linterna ilustra dos importantes cualidades de la hipótesis científicas. En primer lugar, una hipótesis debe ser probable; debe existir una manera de ponerla a prueba y vericar su validez. En segundo lugar, una hipótesis debe ser refutade debe existir alguna observación o experimento que pueda evelar si una idea como ésta efectivamente no es verdadera. La potesis de que las baterías agotadas son la única causa del desperfecto de la linterna podría refutarse reemplazando las viejas por otras nuevas. Pero trate de imaginarse una prueba refutar la hipótesis de que hay fantasmas en el campamento que se están divirtiendo con la linterna. ¿Si se recupera el funcionamiento de la linterna cambiando la bombilla, se refuta la potesis de los fantasmas? No mientras los fantasmas juguetones continúen con sus travesuras.

La investigación de la linterna ilustra otro punto clave sobre la cencia basada en hipótesis. Lo ideal es formular dos o más hipótesis alternativas y diseñar experimentos para refutar estas posibles explicaciones. Además de las dos explicaciones estudiadas en la figura 1-25, una de las muchas hipótesis adicionales es que abas, las baterías y la lámpara, no funcionen correctamente. Cuál es el resultado que esta hipótesis predice en los experimentos de la figura 1-25? ¿Qué experimento adicional diseñaría usted para probar esta hipótesis de un desperfecto múltiple?

Podemos profundizar aún más en el escenario de la linterna para aprender otra lección importante de la ciencia basada en las hipótesis. Aunque la hipótesis de la bombilla fundida continúe sendo la explicación más probable, observe que la prueba que sostiene esta hipótesis no lo hace porque confirma que es correc-👊 sino porque no la elimina mediante una refutación. Quizás la bombilla simplemente estaba floja y la nueva bombilla fue colocada correctamente. Podríamos intentar refutar la hipótesis de la bombilla fundida intentando otro experimento: extrayendo la bombilla y colocándola nuevamente con cuidado. Pero, a pesar de una gran cantidad de pruebas experimentales, ninguna puede comprobar una hipótesis sin dejar una sombra de duda porque es imposible agotar las pruebas de todas las hipótesis alternativas. Una hipótesis adquiere credibilidad porque sobrevive a muchos intentos de refutarla, mientras que, al mismo tiempo, estas pruebas experimentales van eliminando (refutando) las hipótesis alternativas.

El mito del método científico

Los pasos del ejemplo de la linterna de la figura 1-25 muestran un proceso idealizado de investigación denominado méto-

do científico. Podemos reconocer los elementos de este proceso en la mayoría de los artículos publicados por los científicos, pero raramente en esa forma tan estructurada. Muy pocas investigaciones científicas siguen rígidamente la secuencia de pasos definidas en el "manual" del método científico. Por ejemplo, un científico puede comenzar a diseñar un experimento, para luego modificarlo de modo retrospectivo al comprobar que se requieren más observaciones. En otros casos el rompecabezas de observaciones simplemente no responde a preguntas definidas con claridad hasta que otros proyectos de investigación sitúen estas observaciones en un nuevo contexto. Por ejemplo, Darwin recogió los especímenes de pinzones de las Galápagos, pero después de varios años, cuando la idea de la selección natural comenzó a consolidarse, los biólogos empezaron a hacerse preguntas clave acerca de la historia de estas aves.

Además, los científicos a veces reorganizan su investigación cuando se dan cuenta de que han estado "trepando al árbol equivocado" al formular preguntas erróneas. Por ejemplo, al comienzo del siglo xx, muchas investigaciones sobre la esquizo-frenia y el trastorno maníaco depresivo (ahora llamado trastorno bipolar) se desviaron del camino correcto porque se centraron demasiado en el modo en que las experiencias de la vida causaban estas enfermedades graves. Las investigaciones sobre las causas y los potenciales tratamientos se volvieron más productivos cuando se diseñaron preguntas correctas al estudiar cómo contribuían ciertos desequilibrios químicos cerebrales a la enfermedad mental. Para ser justos, debemos reconocer que esas desviaciones y giros en la investigación científica se hacen más evidentes con el paso del tiempo, con la ventaja que da la perspectiva histórica.

Existe aún otra razón por la cual una ciencia correcta no requiere satisfacer exactamente ningún método determinado de investigación: la ciencia del descubrimiento ha contribuido muchísimo a nuestra comprensión de la naturaleza, sin cumplir con la mayoría de los pasos del denominado método científico.

Es importante para ustedes adquirir cierta experiencia sobre las posibilidades del método científico –utilizándolo para algunas de las investigaciones de laboratorio en vuestro curso de biología, por ejemplo—. Pero también es importante evitar estereotipar a la ciencia como si siguiera de forma rígida este método.

Estudio de un caso en la investigación científica: investigación del mimetismo en las poblaciones de serpientes

Ahora que hemos destacado las características principales de la ciencia del descubrimiento y de la ciencia basada en las hipótesis, estamos en condiciones de reconocer estas formas de preguntar en un caso de estudio de la actual investigación científica.

La historia comienza con un conjunto de observaciones y generalizaciones de la ciencia del descubrimiento. Muchos animales venenosos tienen color brillante, muchas veces con un patrón característico que sobresale del fondo. Esto se denomina color de advertencia, porque aparentemente señala las "especies peligrosas" a los posibles predadores. Pero también existe el mimetismo, los imitadores. Estos impostores se parecen a las especies venenosas, pero son realmente inofensivos. Un ejemplo es la mosca de la flor, un insecto que no pica, pero tiene un aspecto similar al de una abeja que efectivamente pica (**fig. 1-26** en la página siguiente).



▲ Fig. 1-26. Una abeja (que pica) y la mosca de la flor (que no pica) se parecen por mimetismo.

¿Cuál es la función de este mimetismo? ¿Qué ventaja les confiere a los imitadores? En 1862, el científico británico Henry Bates propuso la hipótesis razonable de que los imitadores (como las moscas de la flor) se benefician cuando los predadores los confunden con las especies peligrosas. En otras palabras, el engaño puede ser una adaptación evolutiva que reduce el riesgo del simulador de ser devorado. Pese a lo intuitiva que puede resultar esta hipótesis, ha sido relativamente difícil de probar, en especial con experimentos de campo. Pero en el año 2001, los biólogos David y Karin Pfennig, junto con William Harcombe, quien todavía no se había graduado en la Universidad de Carolina del Norte, diseñaron un conjunto simple pero inteligente de experimentos de campo para probar la hipótesis del mimetismo batesiano.

El equipo investigó un caso de mimetismo entre las serpientes que viven en Carolina del Norte y Carolina del Sur. Una serpiente venenosa denominada serpiente de coral del este tiene un color de advertencia: gruesos anillos alternantes, de color rojo, amarillo y negro. Los predadores raramente atacan a estas serpientes. Es improbable que los predadores hayan aprendido esta conducta de evitación, ya que el primer ataque de una serpiente de coral, a menudo, es mortal. La selección natural debe haber aumentado la frecuencia de predadores que han heredado un reconocimiento instintivo y un comportamiento de evitación ante el color de advertencia de la serpiente de coral.

Una serpiente no venenosa denominada serpiente escarlata real (o falsa coral) mimetiza el color de los anillos de la serpiente de coral. Ambas serpientes viven en Carolina, aunque el área geográfica de la serpiente real se extiende más al norte y al oeste, en regiones donde no se encuentran serpientes de coral (fig. 1-27).

La distribución geográfica de las serpientes de Carolina hizo posible verificar la predicción clave de la hipótesis del mimetismo. El mimetismo debería contribuir a proteger a las serpientes reales de los predadores, pero solo en las regiones donde también viven las serpientes de coral. La hipótesis del mimetismo predice que los predadores en las áreas donde no habitan serpientes de coral atacarán con mayor frecuencia a las serpientes reales que lo que hacen los predadores que viven en regiones donde las serpientes de coral están presentes.

Experimentos de campo con serpientes artificiales

Para verificar la hipótesis del mimetismo, Harcombe construyó cientos de serpientes artificiales con alambres recubiertos con una sustancia similar a la arcilla que se denomina plasticina. Fabricó dos versiones de serpientes falsas: un grupo experimental, con el patrón de anillos rojos, negros y amarillos de las serpientes reales, y un grupo control, de serpientes artificiales de color marrón, como comparación.



▲ Fig. 1-27. Distribución geográfica de las serpientes de coral y las serpientes reales en Carolina. La serpiente escarlata real o falsa coral (Lampropeltis triangulum) imita el color amenazador de la serpiente de coral venenosa del este (Micrurus fulvius). Aunque estas dos especies cohabitan en muchas regiones de Carolina del Norte y Carolina del Sur, el área geográfica de la serpiente real se extiende más al norte y al oeste del área de la serpiente de coral.

Los investigadores colocaron igual cantidad de los dos tipos de serpientes artificiales en zonas de campo distribuidas en Carolina del Norte y Carolina del Sur, incluida la región donde no se encuentran serpientes de coral (fig. 1-27). Después de cuatro semanas, los científicos recolectaron las serpientes falsas y registraron cuántas habían sido atacadas observando las marcas de mordeduras o garras. Los predadores más comunes fueron zorros, coyotes y mapaches, pero los osos negros también atacaron algunas de las serpientes artificiales (fig. 1-28).

Los datos se ajustaron a la predicción de la hipótesis del mimetismo. En comparación con las serpientes artificiales marrones, las serpientes anilladas fueron atacadas menos solo en las zonas de campo dentro del área geográfica de las serpientes de coral venenosas. La **figura 1-29** resume los experimentos de campo. Esta figura también introduce un formato de ilustración que utilizaremos a lo largo del libro para caracterizar otros ejemplos de indagación biológica.

Diseño de experimentos controlados

El experimento sobre el mimetismo de las serpientes es un ejemplo de la manera en que los científicos diseñan experimentos para estudiar el efecto de una variable eliminando los efectos de cualquier otra variable no deseada, como el número de predadores en este caso. El diseño se denomina experimento con-



(a) Serpiente real artificial



(b) Serpiente marrón artificial que fue atacada

▲ Fig. 1-28. Serpientes artificiales utilizadas en experimentos de campo para probar la hipótesis de mimetismo. En (b) puede observarse una mordedura de oso en la serpiente artificial de color marrón.

Figura 1-29

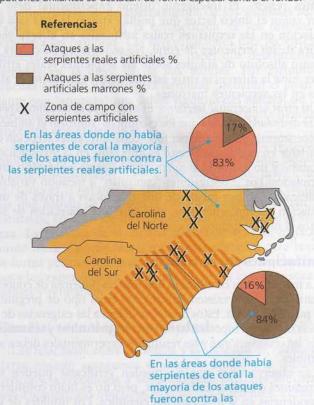
Investigación: ¿la presencia de serpientes de coral venenosas afecta a las tasas de predación de las serpientes reales que tanto se les parecen?

EXPERIMENTO

David Pfennig y sus colegas construyeron serpientes artificiales para probar una predicción sobre una hipótesis de mimetismo: que las serpientes reales se benefician de imitar el color amenazador de las serpientes de coral solo en las regiones donde habitan las serpientes venenosas de coral. Las X en el mapa de abajo indican las zonas de campo donde los investigadores colocaron el mismo número de serpientes reales artificiales (grupo experimental) y de serpientes artificiales marrones (grupo control). Los investigadores recuperaron las serpientes artificiales a las cuatro semanas y tabularon los datos de predación a las marcas de dientes y garras en las serpientes (véase fig. 1-28).

RESULTADOS

En las zonas de campo donde había serpientes de coral, los predadores atacaron mucho menos a las serpientes reales artificiales en comparación con las serpientes artificiales marrones. El color atemorizante de las "serpientes reales" no ofreció esta protección en los sitios donde no había serpientes de coral. De hecho, en estas zonas de campo, las serpientes reales artificiales fueron más atacadas que las serpientes artificiales marrones, probablemente porque los patrones brillantes se destacan de forma especial contra el fondo.



de mimetismo sin contradecir la predicción de que la imitación de las serpientes de coral es efectiva solo donde hay serpientes de coral. Los experimentos también evaluaron una hipótesis alternativa: que los predadores generalmente evitan todas las serpientes con anillos de color brillante, sean o no serpientes venenosas, que vivan en ese ambiente. Los datos contradijeron la hipótesis alternativa al mostrar que el color de los anillos no repelió a los predadores en las zonas donde no había serpientes de coral.

marrones

serpientes artificiales

trolado, en el que un grupo experimental (en este caso, las serpientes reales artificiales) se comparan con un grupo de control (las serpientes artificiales marrones). Idealmente, los grupos experimentales y de control difieren solamente en el factor para cuyo estudio se ha diseñado el experimento; en nuestro ejemplo, el efecto del color de las serpientes en el comportamiento de los

. predadores.

¿Qué pasa si los investigadores fallan en el control de sus experimentos? Sin las falsas serpientes de color marrón como grupo de control, el número de ataques a las serpientes reales artificiales en diferentes regiones geográficas no nos diría nada sobre el efecto de color de las serpientes sobre el comportamiento de los predadores en las diferentes zonas de campo. Quizás, por ejemplo, menos predadores atacaron a las serpientes reales artificiales en los sitios de campo del sur y del este solamente porque allí vivían menos predadores. O, tal vez, las temperaturas más elevadas de estas regiones determinan que los predadores tuvieran menos hambre. Las serpientes artificiales marrones permiten a los científicos excluir ciertas variables, como la densidad de los predadores y la temperatura, porque estos factores tendrán los mismos efectos en el grupo experimental y en el grupo de control. Sin embargo, los predadores en las zonas de campo del sur y del este atacaron a más serpientes artificiales marrones que "serpientes reales". El inteligente diseño experimental dejó el color como el único factor que podía explicar la baja tasa de predación en las serpientes reales artificiales en el área geográfica de las serpientes de coral. No se tuvieron en cuenta el número absoluto de ataques sobre las serpientes reales artificiales, sino la diferencia entre este número y el número de ataques en las serpientes marrones.

Un error conceptual frecuente es creer que el término experimento controlado significa que los científicos controlan el ambiente experimental para mantener todo constante, con excepción de la variable en estudio. Pero esto es imposible en la investigación de campo y no es real ni siquiera en medios de laboratorio muy controlados. Los investigadores "controlan" a menudo variables no deseadas, no por medio de una eliminación a través de una regulación del ambiente, sino mediante una cancelación de sus

efectos al utilizar grupos de control.

Limitaciones de la ciencia

La investigación científica es una manera poderosa de conocer la naturaleza, pero existen limitaciones en el tipo de preguntas que puede contestar. Estos límites se deben a las exigencias de la ciencia de que las hipótesis tienen que ser evaluables y refutables, y que las observaciones y los resultados experimentales deben ser

repetibles.

Las observaciones que no pueden verificarse pueden ser interesantes o incluso entretenidas, pero no es lícito considerar las evidencias en la investigación científica. Los titulares de un anuncio de un supermercado le harían creer a usted que los seres humanos ocasionalmente nacen con la cabeza de un perro y que algunos de sus compañeros de curso son extraterrestres. Los datos de testigos no confirmados y las fotos manipuladas por ordenador son entretenidos pero no convincentes. En la ciencia, la evidencia de las observaciones y los experimentos es convincente solo si la sostiene el criterio de repetibilidad. Los científicos que investigaron el mimetismo de las serpientes en Carolina del Norte y Carolina del Sur obtuvieron datos similares cuando repitieron sus experimentos con diferentes especies de serpientes de coral y serpientes reales en Arizona. Y usted

también debería obtener resultados similares si se decidiera a repetir estos experimentos.

Por último, las limitaciones de la ciencia se imponen por su naturalismo —búsqueda de causas naturales para fenómenos naturales—. La ciencia no puede sostener ni refutar hipótesis de que ángeles, fantasmas o espíritus, tanto benévolos como malignos, causan tormentas, arcoíris, enfermedades y curaciones. Estas explicaciones sobrenaturales están simplemente fuera de los límites de la ciencia.

Teorias científicas

"¡Eso es solo una teoría!" Nuestro uso cotidiano del término teoría muchas veces implica una especulación no puesta a prueba. Pero, en ciencia, el término teoría tiene un significado muy diferente. ¿Qué es una teoría científica y en qué se diferencia de una hipótesis o de una mera especulación?

En primer lugar, una **teoría** científica tiene un ámbito mucho más amplio que una hipótesis. *Esto* es una hipótesis: "Parecerse por mimetismo a las serpientes venenosas es una adaptación que protege a las serpientes no venenosas de los predadores". Pero esto es una teoría: "Las adaptaciones evolutivas se producen por selección natural". La teoría de Darwin de la selección natural se aplica a una diversidad enorme de adaptaciones, entre ellas, el mimetismo.

En segundo lugar, una teoría es suficientemente general para abarcar muchas nuevas hipótesis específicas que pueden ponerse a prueba. Por ejemplo, Peter y Rosemary Grant, de la Universidad de Princeton, estuvieron motivados por la teoría de la selección natural para evaluar la hipótesis específica de que los picos de los pinzones de las Galápagos evolucionaron como respuesta a los cambios en los tipos de alimentos disponibles.

Y tercero, en comparación con cualquier hipótesis, una teoría está generalmente basada en un conjunto de evidencias mucho más importante. Las teorías que son ampliamente aceptadas por la ciencia (como la teoría de la selección natural) explican una gran diversidad de observaciones y son avaladas por una gran cantidad de evidencias. De hecho, el cuestionamiento de las teorías generales continúa mediante la puesta a prueba de las hipótesis específicas, refutables, que las teorías engendran.

Pese al conjunto de evidencias que sostienen a una teoría ampliamente aceptada, los científicos a veces deben modificar o incluso rechazar las teorías cuando nuevos métodos de investigación producen resultados que no son compatibles. Por ejemplo, la teoría de los cinco reinos de diversidad biológica comenzó a desgastarse cuando nuevos métodos de comparación de las células y las moléculas hicieron posible poner a prueba algunas de las relaciones hipotéticas entre los organismos que se basaban en esta teoría. Si hay alguna "verdad" en la ciencia, ésta es siempre condicional, basada en el predominio de las evidencias disponibles.

Construcción de modelos científicos

Usted podrá trabajar con varios modelos en su curso de biología de este año. Quizás quiera construir un modelo de la división celular, utilizando limpiapipas u otros objetos como cromosomas. O tal vez quiera usar modelos matemáticos para predecir el crecimiento de una población bacteriana. Los científicos con frecuencia construyen modelos como representaciones menos abstractas de ideas, como teorías o fenómenos naturales

Fig. 1-30. Modelo del patrón de flujo sanguíneo a través de las cuatro cámaras del corazón humano.

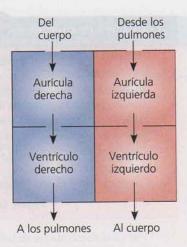


Fig. 1-31. La ciencia como un proceso social. En el laboratorio de la Universidad de Nueva York, la bióloga Gloria Coruzzi enseña a una de sus alumnas los métodos de biología molecular.



como procesos biológicos. Los modelos científicos pueden adquirir varias formas como, por ejemplo, diagramas, gráficos, objetos tridimensionales, programas de ordenador o ecuaciones matemáticas.

La elección de un tipo de modelo depende de cómo se empleará para ayudar a explicar y comunicar cómo es el objeto, la idea o el proceso que representa. Algunos modelos se conciben de forma que sean lo más similar posible a la vida. Otros modelos son más útiles si son esquemas simbólicos. Por ejemplo, el simple diagrama de la figura 1-30 realiza un trabajo eficiente como modelo del flujo sanguíneo a través de las cámaras del corazón humano, sin parecerse en nada a un corazón real. Un modelo de corazón diseñado para ayudar a aprender a un médico a realizar cirugía cardíaca tendrá un aspecto muy diferente. Cualquiera que sea su diseño, lo que se debe poner a prueba en un modelo es cómo se ajusta a los datos disponibles, a las nuevas observaciones, con qué certeza predice los resultados de los nuevos experimentos y con qué eficacia clarifica y comunica la idea o el proceso que representa.

La cultura de la ciencia

Las películas y los dibujos animados muchas veces retratan a los científicos como individuos solitarios que trabajan en laboratorios aislados. En realidad, la ciencia es una actividad social intensa. La mayoría de los científicos trabajan en equipos que, por lo general, incluyen tanto a licenciados como a estudiantes que todavía no se han licenciado (fig. 1-31). Para tener éxito en la ciencia se debe ser un buen comunicador. Los resultados de una investigación no tienen ningún impacto hasta que se comparten con una comunidad de pares por medio de seminarios, publicaciones y sitios de internet.

Tanto la cooperación como la competición caracterizan la cultura científica. Los científicos que trabajan en el mismo campo de investigación, muchas veces prueban las propuestas de otro con el ánimo de confirmar las observaciones o repetir los experimentos. Cuando varios científicos coinciden en la misma investigación, ésta tiene tanta excitación como una carrera. Los científicos disfrutan del desafío de "llegar el primero" a la meta de un descubrimiento importante o de un experimento clave.

La comunidad biológica es una parte de la sociedad que está implicada de forma significativa en el ambiente cultural

de la época. Por ejemplo, cambiar las actitudes acerca de la elección de las profesiones ha aumentado la proporción de mujeres que se dedican a la biología, que a su vez ha afectado al hincapié en determinados campos de investigación. Hace unas décadas, por ejemplo, los biólogos que estudiaban el comportamiento de apareamiento de los animales se centraban, sobre todo, en la competición de los machos por acceder a las hembras. Las investigaciones más recientes, sin embargo, destacan el importante papel que desempeñan las hembras en la elección de sus parejas. Por ejemplo, en muchas especies de aves, las hembras prefieren el color brillante que "anuncia" una salud vigorosa del macho, un comportamiento que mejora las probabilidades de la hembra de tener una descendencia sana.

Algunos filósofos argumentan que los científicos están tan influidos por los valores culturales y políticos que hacen que la ciencia actualmente no sea más objetiva que otras maneras de "conocer la naturaleza". En el otro extremo están las personas que hablan de las teorías científicas como si fueran leyes naturales, en lugar de interpretaciones humanas de la naturaleza. La realidad de la ciencia probablemente se halla en el punto medio; pocas veces, totalmente objetiva, pero revisada de forma permanente por la expectativa de que las observaciones y los experimentos sean repetibles y las hipótesis sean evaluables y refutables.

Ciencia, tecnología y sociedad

Las relaciones entre la ciencia y la sociedad se vuelven más claras cuando agregamos al tema la tecnología. Aunque la ciencia y la tecnología a veces emplean patrones similares de investigación, sus objetivos básicos son diferentes. El objetivo de la ciencia es comprender los fenómenos naturales. Por el contrario, la tecnología generalmente aplica el conocimiento científico con algún propósito específico. Los biólogos y otros científicos muchas veces hablan de "descubrimientos", mientras que los ingenieros y otros tecnólogos hablan más a menudo de "inventos". Y los beneficiarios de estos inventos son los científicos, que incorporan nueva tecnología para trabajar en sus investigaciones; el impacto de la tecnología de la información en la biología de sistemas es solamente un ejemplo. Por esa razón, la ciencia y la tecnología dependen la una de la



▲ Fig. 1-32. Tecnología del DNA e investigación de la escena del crimen. Técnicos forenses pueden utilizar rastros del DNA extraído de una muestra de sangre o de otros tejidos corporales obtenidos en la escena de un crimen para producir una huella molecular. Las bandas teñidas que se ven en esta fotografía representan fragmentos del DNA y el patrón de estas bandas varía de persona a

La poderosa combinación de ciencia y tecnología tiene efectos espectaculares en la sociedad. Por ejemplo, el descubrimiento de la estructura del DNA por Watson y Crick hace cincuenta años y los resultados posteriores en la ciencia del DNA produjeron diversas tecnologías de ingeniería del DNA que están transformando múltiples campos, entre ellos, la medicina, la agricultura y las investigaciones forenses (fig. 1-32). Quizás Watson y Crick tuvieron la visión de que su descubrimiento produciría algún día importantes aplicaciones, pero es improbable que hubieran podido predecir exactamente cuáles serían estas aplicaciones.

Las direcciones que toma la tecnología dependen menos de la curiosidad que impulsa a la ciencia básica que de las necesidades y los deseos reales de la gente y del ámbito social de la época. Los debates acerca de la tecnología se centran más en la pregunta "¿deberíamos hacerlo?" que en la cuestión "¿podemos hacerlo?" Con los progresos en la tecnología se generan decisiones difíciles. Por ejemplo, ¿en qué circunstancias es aceptable utilizar la tecnología del DNA para examinar si las personas tienen genes que provocarán enfermedades hereditarias? ¿Estas pruebas deberían ser voluntarias o hay alguna circunstancia en la que deberían ser obligatorias? Las compañías aseguradoras o los empleadores, ¿deberían tener acceso a la información como lo tienen para otros tipos de datos de la salud del personal?

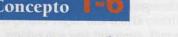
Estos temas éticos tienen mucho más que ver con valores políticos, económicos y culturales que con la ciencia y la tecnología. Pero los científicos y los ingenieros tienen la responsabilidad de colaborar en la educación de los políticos, los burócratas, los líderes de las corporaciones y los votantes acerca de cómo trabaja la ciencia y acerca de los potenciales beneficios y riesgos de tecnologías específicas. Las relaciones cruciales entre la ciencia, la tecnología y la sociedad son un tema que aumenta la importancia de cualquier curso de biología.

Evaluación de conceptos

- Compare inducción con deducción.
- 2. Explique este enunciado: "Los científicos diseñan experimentos controlados para estudiar una varible única impidiendo que se modifiquen todos los demás factores'
- 3. En los experimentos sobre mimetismo de las serpientes, ¿por qué los investigadores situaron a algunas de sus serpientes artificiales fuera del área geográfica de las serpientes de coral?
- 4. Compare "teoría" con "hipótesis".

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

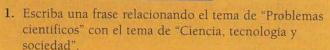


Un conjunto de temas conecta los conceptos de la biología

De alguna manera, la biología es la más exigente de todas las ciencias, en parte porque los sistemas vivos son demasiado complejos y en parte porque la biología es una ciencia interdisciplinaria que requiere conocimientos de química, física y matemáticas. La biología moderna es el decatlón de las ciencias naturales. Y entre todas las ciencias, la biología es la más conectada con las humanidades y las ciencias sociales. Como estudiantes de biología ¡ustedes están precisamente en el lugar indicado y en el momento correcto!

Sin tener en cuenta qué los atrajo a la biología, ustedes encontrarán que el estudio de la vida es interminablemente desafiante y renovador. Pero este tema en continua expansión puede también ser un poco intimidante, incluso para profesionales de la biología. ¿Cómo, entonces, los estudiantes que empiezan podrán desarrollar una visión coherente de la vida en lugar de intentar aprender de memoria todos los detalles de un tema que es realmente demasiado extenso como para memorizarlo de forma adecuada? Un enfoque es adaptar los distintos aspectos que ustedes aprenden en un conjunto de temas que impregnen toda la biología, una manera de pensar acerca de la vida que todavía persistirá durante décadas a partir de hoy, cuando mucha de la información fosilizada en cualquier libro de texto ya estará obsoleta. El cuadro 1-1 presenta una serie de temas generales que ustedes reconocerán a partir de este primer capítulo de Biología. Estos conceptos unificadores reaparecerán a lo largo del libro para proporcionar puntos de referencia cuando ustedes exploren la vida y comiencen a formular por sí mismos importantes preguntas.

Evaluación de conceptos



Véanse las respuestas en el Apéndice A.

La célula



Las células son las unidades básicas de estructura y función de todos los organismos. Los dos principales tipos de células son las células procariontes (en las bacterias y las arqueas) y las eucariontes (en los protistas, las plantas, los hongos y los animales).

Unidad y diversidad



Los biólogos agrupan la diversidad de la vida en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukaria. Así como la vida presenta diversidad, podemos también encontrar unidad, como por ejemplo un código genético universal. Cuanto más estrechamente relacionadas están dos especies, más características comparten.

Información heredable



La comunidad de la vida depende de la herencia de información biológica en forma de moléculas de DNA. Esta información genética está codificada en las secuencias de nucleótidos del DNA.

Evolución



La evolución, el tema central de la biología, explica tanto la unidad como la diversidad de la vida. La teoría de Darwin de la selección natural refiere la adaptación de las poblaciones a su ambiente a través del éxito reproductivo diferencial de individuos variables.

Propiedades emergentes de los sistemas biológicos



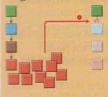
El mundo viviente tiene una organización jerárquica, que se extiende desde las moléculas hasta la biosfera. Con cada escalón hacia el nivel superior, las propiedades del sistema emergen como resultado de interacciones entre los componentes de niveles inferiores.

Estructura y función



La forma y la función tienen correlación en todos los niveles de la organización biológica.

Regulación



Los mecanismos de retroalimentación regulan los sistemas biológicos. En algunos casos, la regulación mantiene a factores internos, como la temperatura corporal, en un estado relativamente constante.

Investigación científica



El proceso de la ciencia comprende el descubrimiento basado en la observación y la prueba de las explicaciones por medio de investigaciones basadas en hipótesis. La credibilidad científica depende de la repetibilidad de las observaciones y los experimentos.

Interacción con el ambiente



Los organismos son sistemas abiertos que intercambian materia y energía con el ambiente de alrededor. El ambiente de un organismo incluye otros organismos, así como factores no vivientes.

Ciencia, tecnología y sociedad



Muchas tecnologías son aplicaciones de la ciencia orientadas a un objetivo. Actualmente es más importante que nunca comprender las relaciones entre la ciencia y la tecnología y la sociedad.

Energía y vida



Todos los organismos deben realizar trabajo, que requiere energía. La energía fluye desde la luz del sol hasta los productores y los consumidores.

27

Revisión del capítulo

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto



Los biólogos exploran la vida desde la escala microscópica hasta la escala global

- Jerarquías de la organización biológica (pp. 3-6). Las jerarquías de la vida se desenvuelven como sigue: biosfera > población > organismo > sistema orgánico > órgano > tejido > célula > orgánulo > molécula > átomo.
- Los ecosistemas en detalle (p. 6). Mientras los nutrientes químicos se reciclan dentro de un ecosistema, la energía fluye a través del
- Las células en detalle (pp. 6-8). La célula es el nivel inferior de organización que puede realizar todas las actividades necesarias para la vida. Las células contienen DNA, la sustancia de los genes que programa la producción celular de proteínas y transmite la información de los progenitores a la descendencia. Las células eucariontes tienen orgánulos delimitados por membranas, incluido un núcleo con DNA. Las células procariontes carecen de estos orgánulos.

Concepto

Los sistemas biológicos son mucho más que la suma de sus partes

- Las propiedades emergentes de los sistemas (p. 9). Debido al incremento progresivo de la complejidad emergen nuevas propiedades con cada paso hacia arriba en la jerarquía del orden biológico.
- ► El poder y las limitaciones del reduccionismo (pp. 9-10). El reduccionismo implica la reducción de sistemas complejos a componentes más simples que son más manejables para su estudio.
- Biología de sistemas (pp. 10-11). La biología de sistemas busca crear modelos del comportamiento dinámico de la totalidad de los sistemas biológicos. Con estos modelos, los científicos están capacitados para predecir la forma en que una modificación de una parte del sistema afectará el resto del sistema.
- Regulación de los sistemas biológicos por retroalimentación (pp. 11-12). En la retroalimentación negativa, la acumulación de un producto terminal ralentiza el proceso que genera este producto. En la retroalimentación positiva el producto final acelera su producción.

Concepto

Los biólogos exploran la vida a través de su gran diversidad de especies

- Agrupación de las especies: la idea básica (pp. 12-13). La taxonomía es la rama de la biología que nombra y clasifica a las especies de acuerdo con un sistema de grupos cada vez más amplio.
- Los tres dominios de la vida (pp. 13-14). El dominio Bacteria y el dominio Archaea están formados por procariontes. El dominio Eukarya, los eucariontes, incluye los diferentes reinos protistas y los reinos Plantae, Fungi y Animalia.
- Unidad en la diversidad de la vida (pp. 14-15). Pese a que la vida es tan diversa, también existen evidencias de una notable unidad.

Concepto



La evolución explica la unidad y la diversidad de la vida

- Selección natural (p. 16). Darwin denominó a la historia evolutiva de las especies "descendencia con modificación". Propuso la selección natural como el mecanismo de adaptación evolutiva de las poblaciones a sus ambientes. La selección natural es el proceso evolutivo que se produce cuando las variaciones heredables de una población están expuestas a factores ambientales que favorecen el éxito reproductivo de algunos individuos respecto de otros.
- ► El árbol de la vida (pp. 17-19). Cada especie es una pequeña rama de un árbol de la vida ramificado que se extiende hacia atrás en el tiempo a través de especies ancestrales más y más remotas. Toda la vida está conectada por medio de su larga historia evolutiva.

Concepto

Los biólogos utilizan varias formas de investigación para explorar la vida

- Ciencia del descubrimiento (pp. 19-20). En la ciencia del descubrimiento, los científicos describen algún aspecto del mundo y utilizan el razonamiento inductivo para extraer conclusiones generales.
- Ciencia basada en las hipótesis (pp. 20-21). Basándose en observaciones, los científicos proponen hipótesis que conducen a predicciones y luego ponen a prueba las hipótesis observando si las predicciones son ciertas. El razonamiento deductivo se utiliza para poner a prueba las hipótesis: si una hipótesis es correcta, y la ponemos a prueba, entonces cabe esperar un resultado particular. Las hipótesis deben poder evaluarse y ser refutables.
- Estudio de un caso en la investigación científica: investigación del mimetismo en las poblaciones de serpientes (pp. 21-24). Los experimentos deben diseñarse para examinar los efectos de una variable estudiando grupos de control y grupos experimentales que varían entre sí solo en una variable.
- Limitaciones de la ciencia (p. 24). La ciencia no puede estudiar fenómenos sobrenaturales porque las hipótesis deben poder ponerse a prueba, deben ser refutables, y las observaciones y los resultados experimentales deben ser repetibles.
- Teorías científicas (p. 24). Una teoría científica es amplia en cuanto a su alcance, genera nuevas hipótesis y se confirma por muchas evidencias.
- Construcción de modelos científicos (pp. 24-25). Los modelos de las ideas, las estructuras y los procesos nos ayudan a comprender los fenómenos científicos y a realizar predicciones.
- La cultura de la ciencia (p. 25). La ciencia es una actividad social caracterizada tanto por la colaboración como por la competición.
- Ciencia, tecnología y sociedad (pp. 25-26). La tecnología aplica el conocimiento científico con algún propósito específico.

Concepto

Un conjunto de temas conecta los conceptos de la biología

Los temas subyacentes proporcionan un marco de referencia para la compresión de la biología (pp. 26-27).

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Todos los organismos de un entorno constituyen:
 - a. Un ecosistema.
- d. Un grupo experimental.
- b. Una comunidad.
- e. Un dominio taxonómico.
- c. Una población.
- 2. ¿Cuál de las siguientes es una secuencia correcta de niveles en la jerarquía de la vida, procediendo hacia abajo a partir de un animal individual?
 - a. Cerebro, sistema orgánico, célula nerviosa, tejido nervioso.
 - b. Sistema orgánico, población de células, tejido nervioso, cerebro.
 - c. Organismo, sistema orgánico, tejido, célula, órgano.
 - d. Sistema nervioso, cerebro, tejido nervioso, célula nerviosa.
 - e. Sistema orgánico, tejido, molécula, célula.
- 3. ¿Cuál de las siguientes no es una observación o inferencia en la cual
 - se basa la teoría de Darwin de la selección natural?
 - a. Los individuos escasamente adaptados nunca producen descendencia.
 - b. Hay variación heredable entre los individuos.
 - c. A causa de la sobreproducción de descendencia hay competición por los recursos limitados.
 - d. Los individuos cuyas características hereditarias los adapten mejor a su ambiente, generalmente producirán mayor descendencia.
 - e. Una población puede adaptarse a su medio.
- 4. La biología de sistemas es esencialmente un intento de:
 - a. Comprender la integración de todos los niveles de la organización biológica, desde las moléculas hasta la biosfera.
 - b. Simplificar los problemas complejos reduciendo el sistema a unidades más pequeñas y menos complejas.
 - c. Modelar un nivel de organización biológica basándose en la comprensión de los niveles inferiores de organización.
 - d. Proporcionar un método sistemático para la interpretación de grandes cantidades de datos biológicos.
 - e. Acelerar la aplicación tecnológica del conocimiento científico.
- 5. Los protistas y las bacterias se agrupan en diferentes dominios porque:
 - a. Los protistas comen bacterias.
 - b. Las bacterias no están constituídas por células.
 - c. Las células bacterianas carecen de núcleo.
 - d. Las bacterias descomponen los protistas.
 - e. Los protistas son fotosintéticos.
- 6. ¿Cuál de los siguientes conceptos revela mejor la unidad entre todos los organismos?
 - a. Concordancia de las secuencias de nucleótidos del DNA.
 - b. Descendencia con modificación.
 - c. Estructura y función del DNA.
 - d. Selección natural.
 - e. Propiedades emergentes.
- 7. ¿Cuál de los siguientes es un ejemplo de datos cualitativos?
 - a. La temperatura disminuyó de 20 °C a 15 °C.
 - b. La altura de la planta es de 25 centímetros.
 - c. El pez nada mediante un movimiento en zigzag.
 - d. Los seis pares de petirrojos incubaron un promedio de tres pichones.
 - e. Los contenidos del estómago se mezclan cada 20 segundos.

- 8. ¿Cuál de los siguientes enunciados describe mejor la lógica de la ciencia basada en hipótesis?
 - a. Si genero una hipótesis comprobable, las pruebas y las observaciones la avalarán.
 - b. Si mi predición es correcta, conducirá a una hipótesis que podrá ponerse a prueba.
 - c. Si mis observaciones son ciertas, avalarán mi hipótesis.
 - d. Si mi hipótesis es correcta, puedo esperar ciertos resultados de mis pruebas.
 - e. Si mis experimentos están bien diseñados, conducirán a una hipótesis que podrá ponerse a prueba.
- 9. Un experimento controlado es aquel que:
 - a. Se desarrolla con la lentitud suficiente para que un científico pueda realizar registros cuidadosos de los resultados.
 - b. Incluye grupos experimentales y grupos control estudiados en paralelo.
 - c. Se repite muchas veces para asegurarse de que los resultados son ciertos.
 - d. Mantiene todas las variables ambientales constantes.
 - e. Es supervisado por un científico experimentado.
- 10. ¿Cuál de los siguientes enunciados diferencia mejor las hipótesis y las teorías científicas?
 - a. Las teorías son hipótesis que se han comprobado.
 - b. Las hipótesis son interrogantes; las teorías son las respuestas correctas.
 - c. Las hipótesis son generalmente limitadas; las teorías tienen un poder de explicación amplio.
 - d. Las hipótesis y las teorías son esencialmente la misma cosa.
 - e. Las teorías son verdades comprobadas en todos los casos; las hipótesis, generalmente, son refutadas por las pruebas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Una célula procarionte típica tiene alrededor de 3 000 genes en su DNA, mientras que una célula humana tiene cerca de 25 000 genes. Aproximadamente 1 000 de estos genes están presentes en ambos tipos de células. En función de sus conocimientos de la evolución explique cómo organismos tan diferentes pueden tener la misma subdotación de genes.

Problemas científicos

Basándose en los resultados del caso de estudio sobre el mimetismo de las serpientes, sugiera otra hipótesis que los investigadores tendrían que investigar.

Ciencia, tecnología y sociedad

Los frutos de las especies de tomates silvestres son diminutos en comparación con los tomates gigantes "beefsteak" actualmente disponibles. Esta
diferencia en el tamaño de los frutos se debe casi por completo al mayor
número de células de los frutos cultivados. Los biólogos moleculares que
trabajan con vegetales han descubierto recientemente genes que son responsables de controlar la división celular en los tomates. ¿Por qué este descubrimiento podría ser importante para los productores de otras clases de
frutas y vegetales? ¿Para el estudio del desarrollo humano y de las enfermedades del hombre? ¿Y para nuestra comprensión básica de la biología?

La química de la vida



UNA ENTREVISTA CON

Lydia Makhubu

Hasta su reciente jubilación Lydia Makhubu fue la vicecanciller (en términos norteamericanos, presidente) de la Universidad de Suazilandia, donde también fue profesora de química. Recibió educación superior en Lesotho y en las universidades de Alberta y Toronto, donde obtuvo un Ph.D. en Química Médica. Sobre la base de su estudio de química, la doctora Makhubu desarrolló una carrera distinguida como científica en el área de salud y medicina tradicional, como líder en educación superior y como columnista de ciencia, tecnología y desarrollo en África y otras regiones en desarrollo. Entre las muchas instancias de su servicio internacional, fue asesora de varias agencias de las Naciones Unidas y de la American Association for the Advancement of Science y presidió la Association of Commonwealth Universities. Jane Reece se encontró con ella en París, donde la doctora Makhubu asistía a una reunión del Consejo Ejecutivo de la UNESCO, la organización educativa, científica y cultural de las Naciones Unidas.

Por favor, háblenos un poco sobre Suazilandia y su gente.

Suazilandia es un pequeño país sin mar, de solo 17 400 kilómetros cuadrados de superficie (menor que Nueva Jersey). Limita con Mozambique al este y con Sudáfrica al oeste y al sur. El país tiene zonas de altitud alta y baja, y tiene una gran diversidad de organismos, especialmente plantas. La capital, Mbabane, se encuentra en una zona ecológica denominada el highveld, donde la altitud es cercana a los 1 800 metros por encima del nivel del mar. La altitud cae hacia el middleveld, que tiene suelos ricos especialmente aptos para la agricultura. A medida que uno se dirige hacia Mozambique y el mar, la tierra se vuelve baja y plana: el lowveld. El clima y las especies de plantas y animales cambian a medida que cambia la altitud.

Suazilandia es un estado inusual en estos días, debido a que es un reino con un rey que tiene autoridad ejecutiva. En la población de alrededor de 1 millón, solo hay un grupo étnico, los suazis, por lo que no hemos tenido los conflictos que afligieron a otras naciones africanas. Suazilandia fue una colonia británica que obtuvo su independencia en 1968. En estos días, la economía no es tan buena como antes, en parte, debido a que tuvimos una gran sequía y somos muy dependientes de la agricultura.

¿Qué la llevó a convertirse en química médica?

Mis padres eran maestros, pero luego mi padre empezó a trabajar en el Ministerio de Sanidad, convirtiéndose en enfermero de una clínica médica. Vivimos en la clínica y yo pude verle tratando a enfermos; como los doctores eran escasos, un enfermero tenía mucha responsabilidad. En aquel entonces yo quería ser médica. Terminé estudiando química en el colegio en Lesotho. Desde allí fui a Canadá, donde cursé la licenciatura y el doctorado. Me gustaba la química porque parecía tener sentido: al mezclar esto y aquello aparecía un producto. Me interesé en la química orgánica y luego, probablemente influida por la importancia de la medicina en mi sociedad, elegi la química médica. Quería estudiar los efectos de los fármacos en el cuerpo.

¿A qué se refiere con "la medicina en mi sociedad"?

La medicina tradicional de mi gente. En la universidad de Lesotho, los estudiantes solíamos discutir acerca de la medicina tradicional: algunos creían que era un sinsentido absoluto; otros pensaban que funcionaba. Este tema me interesaba mucho. Así que cuando volví de Canadá, inmediatamente busqué a nuestros curanderos tradicionales, entre ellos, algunos de mis parientes, y me mostraron algunos de los preparados medicinales que utilizaban. Comencé a trabajar en el laboratorio para tratar de identificar qué contenían esas medicinas.

En otros países del sur de África, los curanderos tradicionales se organizaron en asociaciones e incluso establecieron algunas clínicas. Pero en Suazilandia los británicos prohibieron la medicina tradicional por medio del Acta de Brujería de 1901 –y esta ley aún no se ha revocado. Sin embargo, incluso la gente que tiene acceso a las clínicas modernas, también continúa yendo a los curanderos tradicionales actualmente.

Háblenos acerca de la investigación en la planta *Phytolacca dodecandra* y su potencial para evitar enfermedades.

Esta planta, también llamada endod o jaboncillo, es un arbusto común en África. Un día de 1964, un científico etíope, el difunto Aklilu Lemma de la Universidad de Addis Abeba, estaba caminando cerca de un pequeño río, donde vio mujeres lavando ropa. Observó una gran pila de caracoles muertos, del tipo que transmite la esquistosomiasis. Preguntó a una mujer, "¿qué está usando como jabón?" y aprendió que estaban usando las bayas de *Phytolacca*. Luego llevó los frutos al laboratorio, junto con algunos caracoles vivos, y descubrió que los extractos de los frutos mataban a los caracoles.

¿Qué es la esquistosomiasis?

También llamada bilarciasis o fiebre del caracol, es una enfermedad debilitante que afecta a más de 200 millones de personas en todo el mundo. Es uno de los mayores azotes en el mundo en desarrollo. La enfermedad es provocada por un gusano plano parasitario (un trematodo) que utiliza un caracol acuático como huésped durante parte de su ciclo vital (fig. 33-11). La larva del trematodo liberada por el caracol perfora la piel de la gente que está en el agua y los infecta. Uno puede controlar la esquistosomiasis matando los parásitos con un fármaco o matando al caracol con un molusquicida sintético, pero ambos son demasiados caros en África.

¿Es aquí donde la Phytolacca hace su aparición?

Sí, las bayas de *Phytolacca* son un mejor método de control para la esquistosomiasis en África que las sustancias químicas sintéticas de cualquier tipo porque la gente puede cultivar la planta fácilmente y cosechar las bayas. Los químicos aislaron el compuesto de la *Phytolacca* que es letal para los caracoles, aunque aún no se conoce exactamente cómo actúa. Los investigadores descubrieron que los compuestos también matan a otros parásitos que viven en rios africanos, al igual que a la larva de los mosquitos (que transmiten el paludismo). Y no tienen efectos dañinos para el medioambiente porque estos compuestos químicos se descomponen rápidamente.

En la Universidad de Suazilandia obtuvimos semillas de Phytolacca de Etiopía, cultivamos las plantas y cosechamos las bayas. Los etíopes vinieron a mostrarnos cómo hacerlo; fue una verdadera colaboración entre científicos suazis y etíopes, con ayuda de algunos zimbabuenses y un norteamericano. Al trabajar en el laboratorio descubrimos las concentraciones en las cuales los extractos de bayas mataban a los caracoles y luego fuimos al campo en busca de más pruebas. Seleccionamos un área en Suazilandia donde la esquistosomiasis es muy frecuente y estamos trabajando con la gente del lugar, enseñándoles cómo cultivar y usar Phytolacca. Esperamos que, dentro un año, las comunidades sean capaces de controlar la enfermedad por sí mismas.

¿Qué sucede en el instituto de medicina tradicional de su universidad?

En este instituto, oficialmente llamado "Instituto de investigación y medicina tradicional, plantas comestibles indígenas y medicinales de Suazilandia", los equipos multidisciplinarios estudian todos los aspectos de la medicina tradicional. Los curanderos tradicionales son miembros esenciales del equipo porque conocen las plantas medicinales y cómo utilizarlas. Hicimos varios trabajos con curanderos tradi-

cionales e intentamos convencerlos de la importancia de compartir sus conocimientos con nosotros, debido a que van a morir, como todos nosotros, y el conocimiento podría perderse. Sin embargo, los curanderos, -jincluso mis parientes!- son reticentes a ayudar. Ellos piensan: "Ustedes con sus batas blancas van a ganar mucho dinero con mis conocimientos". Los curanderos piensan que sus ancestros les dieron el poder de curar, y se supone que solo deben transmitir este conocimiento a sus hijos. Pero, principalmente, es desconfianza. Durante mucho tiempo se los llamó brujos y muchos de los más viejos aún están molestos por eso; me preguntaron, "¿cuándo va a ser revocada esa Acta de Brujería suya?" ¡Como si yo la hubiera escrito! Pero lentamente estamos logrando convencerlos. Queremos que ellos se involucren a largo plazo, no solo para mostrarnos las plantas y ayudarnos a cultivarlas, sino para venir al laboratorio a enseñarnos cómo preparan la medicina, de forma que podamos cuantificar todo. Pero no es fácil.

También es importante, creo, estudiar las creencias espirituales de los curanderos porque todo el sistema se basa en esas creencias. Ellos dicen que las plantas les son mostradas en sueños por los espíritus de sus ancestros y obtienen diagnósticos al arrojar huesos y al estar en trance, durante los cuales los espíritus les hablan

¿Cuál es el estado del medio ambiente y la diversidad biológica en Suazilandia?

No muy bueno, pienso que el problema subyacente es la sobredependencia del ambiente natural, especialmente de los recursos vegetales. En muchas áreas rurales, la gente taló árboles para conseguir madera hasta que la tierra quedó completamente desnuda; no saben cómo reforestarla. Los animales de pastoreo comen cualquier planta que queda. Y los curanderos cosechan las plantas medicinales de las áreas silvestres en exceso. Muchas plantas están desapareciendo.

La preservación de la diversidad se lleva bien con la diversidad del medio. Por esto, en algunas partes de Suazilandia, determinados animales desaparecieron porque las plantas de las que se alimentaban ya no estaban allí. Incluso el clima se ve afectado. Por ejemplo, en el highveld de Suazilandia llovía mucho. Pero a medida que se eliminan las plantas, las lluvias disminuyen.

Otro asunto es el daño que puede resultar de los proyectos asociados con el desarrollo económico, como el minado y la construcción de represas. Actualmente, se está exigiendo a las compañías que llevan a cabo estos enormes proyectos, que cuiden el ambiente.

¿Cuáles son los retos a los que la educación científica se enfrenta en África?

No tenemos suficientes recursos para construir instalaciones científicas apropiadas y no tenemos suficientes profesores de ciencia. Otro problema serio es la baja representatividad de la mujer en la ciencia; esto es particularmente grave en África. La mujer se deja a un lado. No se considera que la ciencia, especialmente las ciencias físicas, sea un campo para la mujer. Mucha gente piensa que si las mujeres van demasiado lejos, no conseguirán un marido. Pero esta situación está comenzando a cambiar.

Usted es la presidente de la Organización del Tercer Mundo para la Mujer en la Ciencia (Third World Organization For Women in Science, TWOWS). ¿A qué se dedica esta organización?

Proporcionamos becas para estudios de posgrado y conseguimos apoyo de benefactores institucionales. Por lo general, los receptores de las becas se envían a buenas universidades de países en desarrollo, como Sudáfrica o Pakistán, donde el dinero puede servir para estudiar. La TWOWS también promueve la colaboración entre las mujeres de los países en desarrollo que ya son científicas.

Pero es crucial comenzar en el nivel más bajo, la escuela primaria. Los investigadores han comprendido que cuando las chicas se inician en la ciencia, les va bien. Pero necesitan ser incentivadas por sus profesores. Si hay un equipo disponible, se utiliza con los hombres; el papel de las mujeres puede ser simplemente... ¡registrar los resultados! Por eso estamos trabajando mucho para alentar la participación de las mujeres científicas en todos los niveles de la educación, para demostrar a los maestros que las niñas pueden ser científicas.

"Se puede controlar la esquistosomiasis matando a los parásitos con una droga o matando al caracol con un molusquicida sintético, pero ambos son demasiados caros en África... Las bayas de Phytolacca son un método de control mejor... porque la gente puede cultivar la planta fácilmente."



El contexto químico de la vida



▲ Fig. 2-1. El escarabajo bombardero utiliza la química para defenderse.

Conceptos clave

- 2-1 La materia se compone de elementos químicos en forma pura y de combinaciones denominadas compuestos
- 2-2 Las propiedades de un elemento dependen de la estructura de sus átomos
- 2-3 La formación y la función de las moléculas dependen de los enlaces químicos entre los átomos
- 2-4 Las reacciones químicas forman y rompen enlaces químicos

Panorama general

Los fundamentos químicos de la biología

l igual que otros animales, los escarabajos han desarrollado estructuras y mecanismos que los defienden de los ataques. El escarabajo bombardero que habita en el suelo tiene un mecanismo particularmente efectivo para tratar con las hormigas que lo asedian. Al detectar una hormiga en su cuerpo, este escarabajo arroja un aerosol de líquido caliente hirviendo desde sus glándulas en el abdomen, apuntando directamente a la hormiga (en la **figura 2-1** el escarabajo dirige su aerosol à las pinzas de un científico). El aerosol contiene compuestos irritantes generados en el momento de la expulsión por la reacción explosiva de dos grupos de sustancias químicas almacenadas por separado en las glándulas. La reacción produce calor y un estallido audible.

En la investigación acerca del escarabajo bombardero participaron la química, la física y la ingeniería, además de biología. Esto no es sorprendente, dado que a diferencia de un catálogo universitario de cursos, la naturaleza no está ordenadamente empaquetada en las distintas ciencias naturales. Los biólogos se especializan en el estudio de la vida, pero los organismos y el mundo en el que viven son sistemas naturales a los cuales se aplican los conceptos básicos de la química y la física. La biología es una ciencia multidisciplinaria.

Esta unidad de capítulos presenta conceptos clave de la química que se aplicarán a lo largo de nuestro estudio de la vida. Se efectuarán muchas conexiones con los temas presentados en el capítulo 1. Uno de esos temas es la organización de la vida en una jerarquía de niveles estructurales, con propiedades adicionales que surgen en cada nivel sucesivo. En esta unidad se verá cómo se aplica el tema de las propiedades emergentes a los niveles más bajos de la organización biológica –al ordenamiento de los átomos en moléculas y a las interacciones de esas moléculas dentro de las células–. En algún lugar en la transición de moléculas a células se cruzará el ambiguo límite entre lo inanimado y la vida. Se comenzará por considerar los componentes químicos que constituyen toda la materia. Como menciona Lydia Makhubu en la entrevista de las páginas 30 y 31, la química es un aspecto integral de la biología.

Concepto 2-1

La materia se compone de elementos químicos en forma pura y de combinaciones denominadas compuestos

Elementos y compuestos

Los organismos están compuestos por materia, que es cualquier cosa que ocupa un espacio y tiene una masa.* La materia existe en muchas formas, cada una con sus propias características. Rocas, metales, aceites, gases y seres humanos son solamente algunos ejemplos de lo que parece ser una interminable variedad de materia.

^{*}A veces, se sustituye el término peso por masa, aunque los dos no son idénticos. La masa es la cantidad de materia de un objeto, mientras que el peso de un objeto es la fuerza con que esa masa es atraída por la gravedad. El peso de un astronauta que camina por la superficie de la Luna es aproximadamente 1/6 del que tendría si estuviera caminando en la Tierra, pero su masa es la misma. Sin embargo, mientras nos mantengamos atados a la Tierra, el peso de un objeto será una medida de su masa; en un lenguaje común y corriente, por lo tanto, tendemos a utilizar los términos como intercambiables.



▲ Fig. 2-2. Las propiedades emergentes de un compuesto. El sodio metálico se combina con el gas de cloro venenoso para formar el compuesto alimentario cloruro de sodio, o sal de mesa.

La materia está formada de elementos. Un **elemento** es una sustancia que no puede descomponerse en otras sustancias mediante reacciones químicas. Actualmente, los químicos reconocen 92 elementos que se presentan en la naturaleza: el oro, el cobre, el carbono y el oxígeno son algunos ejemplos. Cada elemento tiene un símbolo, generalmente la primera letra o dos de su nombre. Algunos símbolos derivan de nombres en alemán o latín; por ejemplo, el símbolo del sodio es Na, de la palabra latina *natrium*.

Un compuesto es una sustancia que se compone de dos o más elementos diferentes combinados en una relación fija. La sal de mesa, por ejemplo, es cloruro de sodio (NaCl), un compuesto constituido por los elementos sodio (Na) y cloro (Cl) en una relación 1:1. El sodio puro es un metal y el cloro puro es un gas tóxico. Sin embargo, cuando se combinan químicamente, el sodio y el cloro forman un compuesto alimenticio. Éste es un ejemplo simple de materia organizada con propiedades emergentes: un compuesto tiene características diferentes de las de sus elementos (fig. 2-2).

Elementos esenciales para la vida

Se sabe que alrededor de 25 de los 92 elementos naturales son esenciales para la vida. Solo cuatro de éstos –carbono (C), oxígeno (O), hidrógeno (H) y nitrógeno (N)– constituyen el 96% de

Cuadro 2-1. Elementos que se encuentran naturalmente en el cuerpo humano

Símbolo	Elemento	Número atómico (véase p. 34)	Porcentaje de peso del cuerpo humano
0	Oxígeno	8	65,0
C	Carbono	6	18,5
H	Hidrógeno	1	9,5
N	Nitrógeno	7	3,3
Ca	Calcio	20	1,5
P	Fósforo	15	1,0
K	Potasio	19	0,4
S	Azufre	16	0,3
Na	Sodio	11	0,2
Cl	Cloro	17	0,2
Mg	Magnesio	12	0,1

Oligoelementos (menos del 0,01%): boro (B), cromo (Cr), cobalto (Co), cobre (Cu), flúor (F), yodo (I), hierro (Fe), manganeso (Mn), molibdeno (Mo), selenio (Se), silicio (Si), estaño (Sn), vanadio (V) y cinc (Zn).

la materia viva. El fósforo (P), el azufre (S), el calcio (Ca), el potasio (K) y otros elementos constituyen el 4% restante del peso de un organismo. En el **cuadro 2-1** se dan los porcentajes de los elementos que forman parte del cuerpo humano; los porcentajes de otros organismos son similares. La **figura 2-3a** ilustra el efecto de una deficiencia de nitrógeno, un elemento esencial, en una planta.

Los **oligoelementos** son elementos requeridos por un organismo en cantidades muy bajas. Algunos oligoelementos, como el hierro (Fe), son necesarios para todas las formas de vida; otros son requeridos solo por ciertas especies. Por ejemplo, en los vertebrados (animales con columna vertebral), el elemento yodo (I) es un ingrediente esencial de una hormona producida por la glándula tiroidea. Una ingesta diaria de solo 0,15 miligramos

▶ Fig. 2-3. Los efectos de las deficiencias de elementos esenciales. (a) Esta fotografía muestra el efecto de la deficiencia de nitrógeno en el maíz. En este experimento controlado, las plantas de la izquierda se cultivan en suelo que se fertilizó con compuestos que contenían nitrógeno, mientras que el suelo de la derecha es deficiente en nitrógeno. (b) El bocio, o agrandamiento de la glándula tiroidea, es resultado de una deficiencia del oligoelemento yodo. El bocio de esta mujer malaya podría corregirse con suplementos de yodo.



(a) Deficiencia de nitrógeno



(b) Deficiencia de yodo

(mg) de yodo es adecuada para la actividad normal de la glándula humana. Una deficiencia de yodo en la dieta determina que la glándula tiroidea crezca hasta alcanzar un tamaño anormal, produciendo una enfermedad llamada bocio (fig. 2-3b). Las sales yodadas han reducido la incidencia del bocio en las regiones que disponen de ellas.

Evaluación de conceptos

- Explique por qué la sal de mesa es un compuesto, mientras que el oxígeno que respiramos no lo es.
- 2. ¿Qué cuatro elementos químicos son los más abundantes en la comida que usted ingirió ayer?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 2-2

Las propiedades de un elemento dependen de la estructura de sus átomos

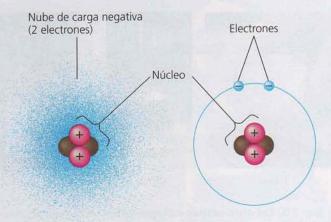
Cada elemento se compone de un cierto tipo de átomos que es diferente de los átomos de cualquier otro elemento. Un **átomo** es la menor unidad de materia que aún retiene las propiedades de un elemento. Los átomos son tan pequeños que se requeriría un millón de ellos para cubrir el punto y aparte impreso al final de esta oración. Se simbolizan los átomos con la misma abreviatura utilizada para el elemento constituido por esos átomos; así, el C simboliza tanto el elemento carbono como un único átomo de carbono.

Partículas subatómicas

Aunque el átomo es la unidad más pequeña que tiene las propiedades de sus elementos, estas diminutas porciones de materia están compuestas de partes aun más pequeñas, denominadas partículas subatómicas. Los físicos dividieron el átomo en más de un centenar de tipos de partículas, pero solo tres tipos de partículas son suficientemente estables para tener relevancia aquí: neutrones, protones y electrones. Los neutrones y los protones están empaquetados fuertemente y forman un núcleo denso, o núcleo atómico, en el centro del átomo. Al moverse casi a la velocidad de la luz, los electrones forman una nube alrededor del núcleo. La figura 2-4 muestra dos modelos de la estructura del átomo de helio como ejemplo.

Los electrones y los protones están cargados eléctricamente. Cada electrón tiene una unidad de carga negativa y cada protón tiene una unidad de carga positiva. Un neutrón, como su nombre indica, es eléctricamente neutro. Los protones dan al núcleo una carga positiva y es la atracción entre cargas opuestas la que mantiene el rápido movimiento de los electrones cerca del núcleo.

El neutrón y el protón son casi idénticos en masa, cada uno de alrededor de 1.7×10^{-24} gramos (g). Los gramos y otras unidades convencionales no son muy útiles para describir la masa de objetos tan minúsculos. Por lo tanto, para los átomos y



- (a) Este modelo representa a los electrones como una nube de carga negativa, como si hubiéramos tomado muchas fotografías instantáneas de los 2 electrones a través del tiempo, donde cada punto representa la posición del electrón en un punto determinado del tiempo.
- (b) En este modelo aun más simplificado, los electrones se muestran como dos esferas azules pequeñas sobre un círculo alrededor del núcleo.

▲ Fig. 2-4. Modelos simplificados de un átomo de helio (He). El núcleo de helio se compone de 2 neutrones (marrón) y dos protones (rosa). Los electrones (azul) se mueven rápidamente alrededor de los núcleos. Estos modelos no están a escala; sobreestiman de forma excesiva el tamaño del núcleo en relación con la nube de electrones.

las partículas subatómicas (y para las moléculas también), utilizamos una unidad de medida llamada el **dalton**, en honor a John Dalton, el científico británico que ayudó a desarrollar la teoría atómica alrededor de 1800. (El dalton es igual a la unidad de masa atómica, o amu, una unidad que usted puede haber encontrado en algún otro libro.) Los neutrones y los protones tienen masas cercanas a 1 dalton. Debido a que la masa de un electrón es de solo un $\frac{1}{2000}$ de la de un neutrón o un protón, podemos ignorar los electrones cuando calculamos la masa total de un átomo.

Número atómico y masa atómica

Los átomos de los diversos elementos difieren en su número de partículas subatómicas. Todos los átomos de un elemento en partícular tienen el mismo número de protones en su núcleo. Este número de protones, que es exclusivo de ese elemento, se llama número atómico y se escribe como un subíndice a la izquierda del símbolo para el elemento. La abreviatura 2He, por ejemplo, indica que un átomo del elemento helio tiene dos protones en su núcleo. A menos que se indique de otra manera, un átomo tiene carga eléctrica neutra, lo que significa que sus protones deben estar equilibrados por un número igual de electrones. Por lo tanto, el número atómico nos indica el número de protones y también el número de electrones en un átomo eléctricamente neutro.

Se puede deducir el número de neutrones de una segunda cantidad, el **número de masa**, que es la suma de protones más neutrones en el núcleo de un átomo. El número de masa se es-

cribe como un superíndice a la izquierda del símbolo de un elemento. Por ejemplo, podemos utilizar esta grafía para escribir un atomo de helio como 4He. Debido a que el número atómico indica cuántos protones hay, se puede determinar el número de neutrones restando el número atómico del número de masa: Un átomo . de He tiene 2 neutrones. Un átomo de sodio, 23Na, tiene 11 protones, 11 electrones y 12 neutrones. El átomo más simple es el hidrógeno 1H, que no tiene neutrones; éste se compone de un solo protón con un único electrón moviéndose alrededor de él.

Casi toda la masa de un átomo se concentra en su núcleo porque, como mencionamos con anterioridad, la contribución de electrones a la masa es casi insignificante. Debido a que los neutrones y los protones tienen cada uno una masa muy cercana a 1 dalton, el número de masa es una aproximación a la masa total de un átomo, denominada su masa atómica. Por lo tanto podríamos afirmar que la masa atómica del sodio (23Na) es de 23 daltons, aunque exactamente sea de 22,9898 daltons.

Isótopos

Todos los átomos de un elemento dado tienen el mismo número de protones, pero algunos átomos tienen más neutrones que otros átomos del mismo elemento y, por lo tanto, tienen mayor masa. Estas formas atómicas diferentes se denominan isótopos del elemento. En la naturaleza, un elemento se encuentra como una mezcla de sus isótopos. Por ejemplo, consideremos los tres isótopos del elemento carbono, que tiene el número atómico 6. El isótopo más común es el carbono 12, 12 C, que representa alrededor del 99% del carbono en la naturaleza. Tiene 6 neutrones. La mayoría del 1% restante se compone de átomos del isótopo 13C, con 7 neutrones. Un tercer isótopo, aún más raro, el 14C, tiene 8 neutrones. Obsérvese que los tres isótopos del carbono tienen 6 protones; si no fuera así, no serían carbono. Aunque los isótopos de un elemento tienen masas levemente diferentes, se comportan de forma idéntica en las reacciones químicas. (El número considerado generalmente como la masa atómica de un elemento, 22,9898 daltons en el caso del sodio, es en realidad un promedio de las masas atómicas de todos los isótopos del elemento que se encuentran en la naturaleza.)

Tanto el ¹²C como el ¹³C son isótopos estables, lo que significa que sus núcleos no tienen una tendencia a perder partículas. El isótopo 14C, sin embargo, es inestable, o radioactivo. Un isótopo radioactivo es aquel en el cual el núcleo se descompone espontáneamente y emite partículas y energía. Cuando la descomposición conduce a un cambio en el número de protones, el átomo se transforma en un átomo de un elemento diferente. Por ejemplo, el carbono radioactivo se descompone hasta formar nitrógeno.

Los isótopos radioactivos tienen muchas aplicaciones útiles en biología. En el capítulo 26 se verá la manera en que los investigadores utilizan medidas de la radioactividad en los fósiles para datar los restos de la vida pasada. Los isótopos radioactivos también son útiles como marcadores para seguir a los átomos a través del metabolismo, los procesos químicos de un organismo. Las células usan los átomos radioactivos como si no fueran isótopos radioactivos del mismo elemento, pero el marcador radioactivo puede detectarse rápidamente. La figura 2-5 presenta un ejemplo de cómo utilizan los biólogos los marcadores radioactivos para seguir los procesos biológicos, en este caso, células haciendo copias de su DNA.

Los marcadores son herramientas diagnósticas importantes en medicina. Por ejemplo, ciertos trastornos renales pueden diagnosticarse inyectando pequeñas dosis de sustancias que contienen isótopos radioactivos en la sangre y midiendo luego la cantidad de marcador excretado en la orina. Los marcadores ra-

Figura 2-5

hemotic de investigación Marcadores radioactivos

Los científicos utilizan isótopos radioactivos para marcar ciertas sustancias químicas, y crean marcadores que pueden emplearse para seguir un proceso metabólico o localizar la sustancia dentro de un organismo. En este ejemplo, los marcadores radioactivos se están utilizando para determinar el efecto de la temperatura sobre la velocidad a la cual las células elaboran copias de su DNA.

TECNICA

Ingredientes que incluyen el marcador Incubadoras radioactivo (azul brillante) Células humanas

 Se añaden los ingredientes para fabricar DNA a células humanas. Un

ingrediente está marcado con 3H, un isótopo radioactivo del hidrógeno. Nueve placas de Petri con células se incuban a diferentes temperaturas. Las células elaboran DNA nuevo, e incorporan el marcador radioactivo con 3H.

2 Se colocan las células en tubos, se aísla su DNA y se eliminan los ingredientes no utilizados.



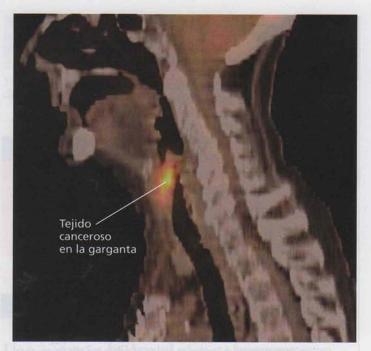


Se añade una solución denominada líquido de centelleo a los tubos y se colocan éstas en un contador de centelleo. Como resultado del ³H en el DNA recientemente sintetizado, éste emite radiación que excita a las sustancias químicas en el líquido de centelleo y determina que emitan luz. Los destellos de luz son registrados por el contador de centelleo.

RESULTADOS La frecuencia de los destellos, que son registrados como cuentas por minuto, es proporcional a la cantidad del marcador radioactivo presente, e indica la cantidad de DNA nuevo. En este experimento, cuando las cuentas por mi-

Temperatura Cuentas por minuto (× 1 000) óptima para 30 la sintesis del DNA 20 10 10 30 20 40 Temperatura (°C)

nuto se representan en función de la temperatura, está claro que la temperatura afecta a la velocidad de síntesis del DNA: la mayor parte del DNA se sintetizó a 35 °C.



▲ Fig. 2-6. Exploración por PET, un procedimiento médico que emplea isótopos radioactivos. La PET, sigla en inglés de tomografía por emisión de positrones, detecta localizaciones de actividad química intensa en el cuerpo. Primero se inyecta al paciente un nutriente como glucosa marcada con un isótopo radioactivo que emite partículas subatómicas. Estas partículas colisionan con electrones que quedaron disponibles debido a reacciones químicas en el cuerpo. Una PET detecta la energía liberada en estas colisiones y registra los "sitios calientes", las regiones de un órgano que están más activas químicamente en ese momento. El color de la imagen varía con la cantidad del isótopo presente; aquí, el color amarillo brillante identifica un sitio caliente debido a tejido canceroso localizado en la garganta.

dioactivos también se usan en combinación con instrumentos de imágenes complejas, como el PET, que permite visualizar cambios en los procesos químicos, como los que se producen en el crecimiento de un tumor canceroso (fig. 2-6).

Aunque los isótopos radioactivos son muy útiles en la investigación biológica y en medicina, la radiación de los isótopos también plantea un peligro para la vida por dañar moléculas celulares. La gravedad de este daño depende del tipo y cantidad de radiación que absorbe un organismo. Una de las amenazas medioambientales más serias es la lluvia radioactiva de los accidentes nucleares. Las dosis de la mayoría de los isótopos utilizados en el diagnóstico médico, sin embargo, son relativamente seguras.

Los niveles de energía de los electrones

Los modelos simplificados del átomo que se muestran en la figura 2-4 exageran mucho el tamaño del núcleo en relación al volumen del átomo entero. Si un átomo de helio fuese del tamaño del estadio Yankee, el núcleo sería solo del tamaño de una goma de borrar en el centro del campo. Además, los electrones podrían ser como dos mosquitos diminutos que zumban alrededor del estadio, en un espacio de cerca de un millón de veces más grande que el núcleo. Los átomos se componen en su mayor parte de espacio vacío.

Cuando dos átomos se aproximan entre sí durante una reacción química, sus núcleos no se acercan lo suficiente como para interactuar. Solo en las tres clases de partículas subatómicas que hemos comentado, los electrones participan directamente en las reacciones químicas entre átomos.

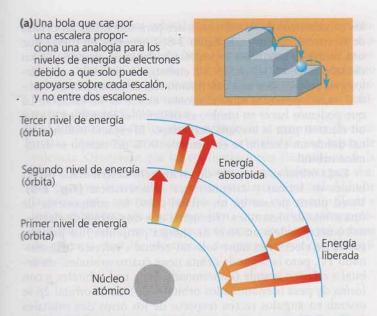
Los electrones de un átomo varían en la cantidad de energía que poseen. La energía se define como la capacidad para causar cambio, por ejemplo, al realizar trabajo. La energía potencial es la energía que la materia posee debido a su localización o estructura. Por ejemplo, debido a la altitud, el agua contenida en un depósito sobre una colina tiene energía potencial. Cuando las compuertas de un embalse se abren y el agua cae, la energía puede emplearse para efectuar un trabajo, como, por ejemplo, accionar generadores. Debido a que la energía se ha consumido, el agua tiene menos energía en la parte inferior de la colina que la que tenía en el depósito. La materia tiene una tendencia natural a moverse hacia el estado de energía potencial más bajo posible; en este ejemplo el agua cae hacia abajo. Para restaurar la energía potencial de un depósito debe efectuarse un trabajo para elevar el agua en contra de la gravedad.

Los electrones de un átomo también tienen energía potencial debido al modo en que están dispuestos en relación con el núcleo. Los electrones cargados negativamente son atraídos hacia el núcleo cargado positivamente. Supone trabajo mover un electrón fuera del núcleo, de manera que cuanto mayor sea la distancia a que se encuentran los electrones respecto del núcleo, mayor es su energía potencial. A diferencia del flujo continuo de agua hacia abajo, los cambios en la energía potencial de los electrones pueden ocurrir solo en intervalos de cantidades fijas. Un electrón con cierta cantidad discreta de energía es algo así como una pelota sobre una escalinata (fig. 2-7a). La pelota puede tener cantidades diferentes de energía potencial, según el escalón en que se encuentre, pero no puede pasar mucho tiempo entre los escalones. Un electrón no puede existir entre sus estados fijos de energía potencial.

Los diferentes estados de energía potencial que los electrones tienen en un átomo se denominan niveles de energía. Un nivel de energía de un electrón se correlaciona con su distancia promedio desde el núcleo; estas distancias promedio se representan simbólicamente por las órbitas de electrones (fig. 2-7b). La primera órbita es la más cercana al núcleo y los electrones de esta órbita tienen la menor energía potencial. Los electrones de la segunda órbita tienen más energía, los electrones en la tercera órbita más que los de la segunda y así sucesivamente. Un electrón puede cambiar la órbita que ocupa, pero solo mediante absorción o pérdida de una cantidad de energía igual a la diferencia de energía potencial entre su posición en la órbita antigua y la de la órbita nueva. Cuando un electrón absorbe energía, se mueve a una órbita más alejada respecto del núcleo. Por ejemplo, la energía de la luz puede excitar un electrón hacia un nivel de energía superior. (Por cierto, éste es el primer paso que se da cuando las plantas captan la energía de la luz solar para la fotosíntesis, proceso que produce alimento a partir de dióxido de carbono y agua). Cuando un electrón pierde energía, éste "regresa" a una órbita más cercana al núcleo y la energía perdida generalmente se libera al ambiente en la forma de calor. Por ejemplo, la luz solar excita los electrones de la pintura de un coche oscuro hacia niveles de energía más altos. Cuando los electrones regresan a sus niveles originales, la superficie del auto se calienta. Esta energía térmica puede transferirse al aire o a su mano si usted toca el auto.

Configuración electrónica y propiedades químicas

El comportamiento químico de un átomo está determinado por su configuración electrónica; esto es, la distribución de



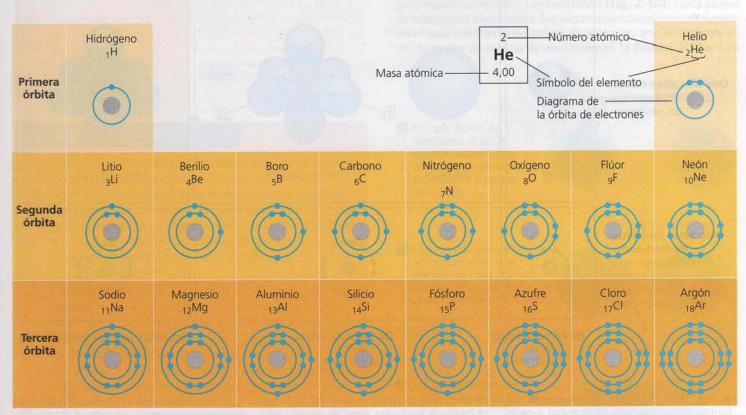
(b) Un electrón puede moverse desde un nivel a otro solamente si la energía que gana o pierde es exactamente igual a la diferencia en energía entre los dos niveles. Las flechas indican algunos de los posibles cambios escalonados en energía potencial.

▲ Fig. 2-7. Niveles de energía de los electrones de un átomo. Los electrones existen solo en niveles fijos de energía potencial, que también se denominan órbitas de electrones.

electrones en las órbitas del átomo. Comenzando con el hidrógeno, el átomo más simple, podemos imaginar la formación de los átomos de otros elementos adicionando un protón y un electrón por vez (junto con un número apropiado de neutrones). La **figura 2-8**, una versión abreviada de lo que se denomina *tabla periódica de los elementos*, muestra esta distribución de electrones en los primeros 18 elementos, desde el hidrógeno (1H) hasta el argón (18Ar). Los elementos están organizados en tres filas, o períodos, correspondientes al número de órbitas de electrones en sus átomos. La secuencia de izquierda a derecha de los elementos de cada fila corresponde a la adición secuencial de electrones (y protones).

El electrón del hidrógeno y los dos electrones del helio se localizan en la primera órbita. Los electrones, al igual que toda la materia, tienden a existir en el estado de energía potencial más bajo disponible que tienen en la primera órbita. Sin embargo, la primera órbita puede contener no más de dos electrones; por lo tanto, solo hay dos elementos (hidrógeno y helio) en la primera fila de la tabla. Un átomo con más de dos electrones debe usar órbitas más altas, debido a que la primera órbita está llena. El próximo elemento, el litio, tiene tres electrones. Dos de estos electrones llenan la primera órbita, mientras que el tercer electrón ocupa la segunda órbita. La segunda órbita contiene un máximo de ocho electrones. El neón, al final de la segunda fila, tiene ocho electrones en la segunda órbita, completando un total de 10 electrones.

El comportamiento químico de un átomo depende, sobre todo, del número de electrones en su órbita más externa. Lla-



▲ Fig. 2-8. Diagramas de las órbitas de electrones de los primeros 18 elementos de la tabla periódica. En una tabla periódica estándar, la información de cada elemento se presenta como se muestra para el helio en el recuadro. En los diagramas en esta tabla modifi-

cada, los electrones se muestran como puntos azules y las órbitas de electrones (que representan niveles de energía) como anillos concéntricos. Utilizamos estos diagramas de capas de electrones como una manera conveniente de representar la distribución de los electrones de un átomo entre sus capas electrónicas, pero recuerde que éstos son modelos simplificados. Los elementos están dispuestos en filas, cada una de las cuales representa que está completa una órbita de electrones. A medida que se añaden los electrones ocupan la órbita disponible

mamos a estos electrones externos electrones de valencia y a la órbita de los electrones más externa, la órbita de valencia. En el caso del litio hay solo un electrón de valencia y la segunda órbita es la órbita de valencia. Los átomos con el mismo número de electrones en sus órbitas de valencia exhiben un comportamiento químico similar. Por ejemplo, el flúor (F) y el cloro (Cl) tienen siete electrones de valencia y ambos se combinan con el elemento sodio para formar compuestos (fig. 2-2). Un átomo con una órbita de valencia completa no es reactivo; es decir, no interactuará rápidamente con otros átomos con los que se encuentre. A la derecha de la tabla periódica están el helio, el neón y el argón, los tres únicos elementos de la figura 2-8 que tienen sus órbitas de valencia llenas. Estos elementos se dice que son inertes, lo que significa que no son reactivos desde el punto de vista químico. Todos los demás átomos de la figura 2-8 son reactivos químicamente debido a que tienen las órbitas de valencia incompletas.

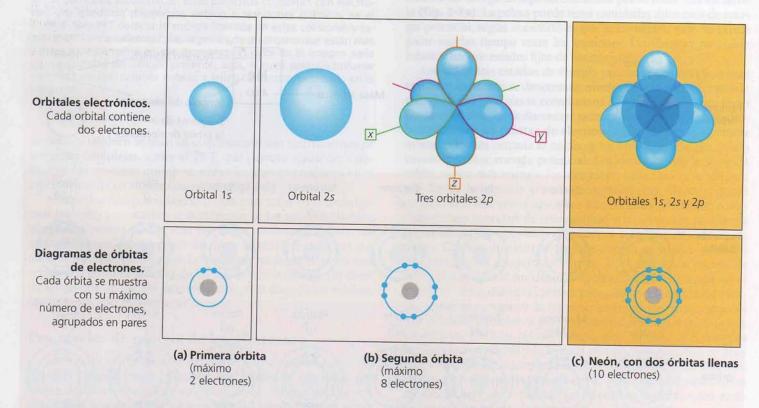
Orbitales electrónicos

A principios del siglo xx, las órbitas electrónicas de un átomo se visualizaron como rutas de electrones que giraban alrededor del núcleo, de alguna manera como planetas que giran alrededor del sol. Aún es conveniente utilizar los diagramas de círcu-

los concéntricos de dos dimensiones para simbolizar las órbitas de electrones, como en la figura 2-8, si tenemos en mente que una órbita de electrones representa la distancia *promedio* de un electrón respecto del núcleo. Sin embargo, éste es solo un modelo, y no proporciona una descripción real de un átomo. En realidad, nunca podemos saber el camino exacto de un electrón. Lo que podemos hacer en cambio es describir el espacio en el cual un electrón pasa la mayoría del tiempo. El espacio tridimensional donde un electrón se encuentra el 90% del tiempo se denomina orbital.

Cada órbita se compone de un número determinado de orbitales de formas y orientaciones características (fig. 2-9). Usted puede pensar en un orbital como un componente de una órbita de electrones. (Recuerde que una órbita de electrones corresponde a un nivel de energía particular.) La primera órbita de electrones tiene solo un orbital s esférico (denominado 1s), pero la segunda órbita tiene cuatro orbitales: un orbital s esférico grande (denominado 2s) y tres orbitales p con forma de pesa (denominados orbitales 2p). Cada orbital 2p se orienta en ángulos rectos respecto de los otros dos orbitales 2p (fig. 2-9). (La tercera y más alta órbita electrónica también tiene orbitales s y p, y también orbitales de formas más complejas.)

Solo dos electrones pueden ocupar un orbital. Por esto, la primera órbita electrónica es capaz de contener como máximo



▲ Fig. 2-9. Orbitales de electrones. Las formas tridimensionales en la mitad superior de esta figura representan los orbitales de electrones; los volúmenes de espacio donde hay mayor probabilidad de encontrar los electrones de un átomo. Cada orbital contiene un máximo de dos electrones. La mitad inferior de la figura muestra los diagramas de órbitas

de electrones correspondientes. (a) La primera órbita de electrones tiene un orbital esférico (s), designado 1s. (b) La segunda y todas las órbitas más altas tienen un orbital s más grande (designado 2s para la segunda órbita) más tres orbitales con forma de mancuerna denominados orbitales p (2p para la segunda órbita). Los tres orbitales 2p se ubican en án-

gulo recto uno respecto al otro a lo largo de los ejes imaginarios x, y y z de un átomo. Cada orbital 2p está dibujado en un color diferente. (c) Para simbolizar los orbitales de electrones del elemento neón, que tiene un total de 10 electrones, superponemos el orbital 1s de la primera órbita y los orbitales 2s y 2p de la segunda órbita.

dos electrones en su orbital s. El electrón solitario de un átomo de hidrógeno ocupa el orbital 1s, como lo hacen los dos electrones de un átomo de helio. Los cuatro orbitales de la segunda órbita de electrones pueden contener como máximo ocho electrones. Los electrones de cada uno de los cuatro orbitales tienen casi la misma energía, pero se mueven en volúmenes diferentes del espacio.

La reactividad de los átomos surge de la presencia de electrones desapareados en uno o más orbitales de sus capas de valencia. Obsérvese que las configuraciones electrónicas de la figura 2-8 aumentan con la adición de un electrón por vez. Por motivos de sencillez se coloca un electrón en cada lado de la órbita más externa hasta que la órbita esté medio llena y luego se aparean los electrones hasta que la órbita se completa. Cuando los átomos interactúan para completar sus órbitas de valencia, son los electrones desapareados los que participan.

Evaluación de conceptos

- 1. Un átomo de litio tiene tres protones y cuatro neutrones. ¿Cuál es su masa atómica en daltons?
- 2. Un átomo de nitrógeno tiene siete protones y el isótopo más común del nitrógeno tiene siete neutrones. Un isótopo radioactivo del nitrógeno tiene ocho neutrones. ¿Cuál es el número atómico y el número de masa de este nitrógeno radioactivo? Escriba el símbolo químico con subíndice y superíndice.
- 3. Observe la figura 2-8 y determine el número atómico del magnesio. ¿Cuántos protones y electrones tiene? ¿Cuántas órbitas de electrones? ¿Cuántos electrones de valencia hay en la órbita de valencia?
- 4. En un diagrama de la órbita electrónica del fósforo, ¿en qué órbita los electrones tienen la mayor energía potencial? ¿En qué órbita los electrones tienen la menor energía potencial?
- 5. ¿Cuántos electrones tiene el flúor? ¿Cuántas órbitas electrónicas? Nombre los orbitales que están ocupados. ¿Cuántos electrones desapareados tiene el flúor?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

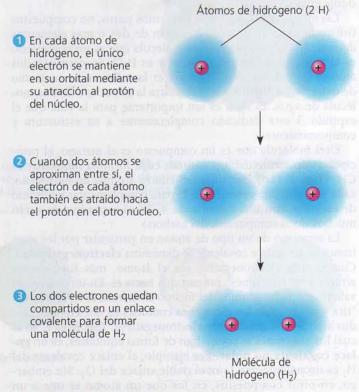
Concepto 2-3

La formación y la función de las moléculas dependen de los enlaces químicos entre los átomos

Ahora que hemos visto la estructura de átomos podemos ascender en la jerarquía de la organización y ver cómo se combinan los átomos para formar moléculas y compuestos iónicos. Los átomos con órbitas de valencia incompleta pueden interactuar con algunos otros átomos de manera que cada uno complete su órbita de valencia: los átomos comparten o transfieren sus electrones de valencia. Estas interacciones generalmente ocasionan átomos que permanecen juntos, mantenidos por atracciones denominadas enlaces químicos. Los enlaces químicos más fuertes son los enlaces covalentes y los enlaces iónicos.

Enlaces covalentes

Un enlace covalente consiste en un par de electrones de valencia compartidos por dos átomos. Por ejemplo, consideremos qué sucede cuando dos átomos de hidrógeno se aproximan entre sí. Recordemos que el hidrógeno tiene un electrón de valencia en la primera órbita, pero la capacidad de la órbita es de dos electrones. Cuando los dos átomos de hidrógeno se aproximan suficientemente para que sus orbitales 1s se superpongan, comparten sus electrones (fig. 2-10). Cada átomo de hidrógeno ahora tiene dos electrones asociados con él, cantidad que completa una órbita de valencia, que se muestra en un diagrama de órbitas de electrones en la figura 2-11a. Dos



o más átomos que se mantienen unidos por enlaces covalentes constituyen una **molécula**. En este caso se ha formado una molécula de hidrógeno. Se puede abreviar la estructura de esta molécula como H–H, donde la línea representa un enlace covalente simple, o simplemente un **enlace simple**; es decir, un par de electrones compartidos. Esta notación, que representa tanto a los átomos como a los enlaces, se denomina **fórmula estructural**. Se puede abreviar aun más escribiendo H₂, una **fórmula molecular** que indica simplemente que la molécula consiste en dos átomos de hidrógeno.

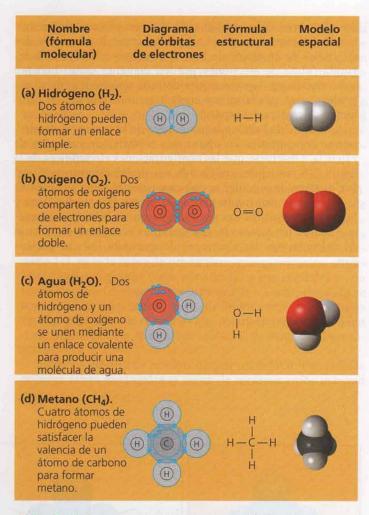
Con seis electrones en su segunda órbita de electrones, el oxígeno requiere dos electrones más para completar su órbita de valencia. Dos átomos de oxígeno forman una molécula al compartir dos pares de electrones de valencia (fig. 2-11b). Por lo tanto, los átomos están unidos mediante lo que se denomina un enlace covalente doble, o simplemente un doble enlace.

Cada átomo que puede compartir electrones de valencia tiene una capacidad de enlace correspondiente al número de enlaces covalentes que puede formar el átomo. Cuando se forman los enlaces, le dan al átomo un complemento completo de electrones en la órbita de valencia. Por ejemplo, la capacidad de unión del oxígeno es 2. La capacidad de unión se denomina la valencia del átomo y, por lo general, iguala el número de electrones desapareados en la órbita (de valencia) más externa. Intente determinar las valencias del hidrógeno, el oxígeno, el nitrógeno y el carbono mediante el estudio de las configuraciones electrónicas de la figura 2-8. Al contar los electrones desapareados usted puede ver que la valencia del hidrógeno es 1; la del oxígeno, 2; la del nitrógeno, 3 y la del carbono, 4. Un caso más complicado es el del fósforo (P), otro elemento importante para la vida. El fósforo puede tener una valencia de 3, como se podría predecir en función de sus tres electrones desapareados. Sin embargo, en moléculas importantes desde el punto de vista biológico, es lícito considerar que tiene una valencia de 5 y forma tres enlaces simples y un doble enlace.

Las moléculas H_2 y O_2 son elementos puros, no compuestos (un compuesto es una combinación de dos o más elementos diferentes). Un ejemplo de una molécula que es un compuesto es el agua, cuya fórmula molecular es H_2O . Se necesitan dos átomos de hidrógeno para satisfacer la valencia de un átomo de oxígeno. La **figura 2-11c** muestra la estructura de una molécula de agua. El agua es tan importante para la vida que el capítulo 3 está dedicado completamente a su estructura y comportamiento.

Otra molécula que es un compuesto es el metano, el principal componente del gas natural, cuya fórmula molecular es CH₄ (fig. 2-11d). Se necesitan cuatro átomos de hidrógeno, cada uno con una valencia de 1, para complementar un átomo de carbono, con una valencia de 4. En el capítulo 4 se verán muchos otros compuestos del carbono.

La atracción de un tipo de átomo en particular por los electrones de un enlace covalente se denomina **electronegatividad**. Cuanto más electronegativo sea el átomo, más fuertemente atraerá a los electrones compartidos hacia él. En un enlace covalente entre dos átomos del mismo elemento, el resultado del "tira y afloja" para los electrones comunes es un "empate"; los dos átomos son igualmente electronegativos. Este enlace, en el cual los electrones se comparten de forma equitativa, es un **enlace covalente no polar**. Por ejemplo, el enlace covalente del H₂ es no polar, como lo es el doble enlace del O₂. Sin embargo, en otros compuestos, en los que un átomo se une a un átomo más electronegativo, los electrones del enlace no se



▲ Fig. 2-11. Enlace covalente en cuatro moléculas. Un enlace covalente simple consiste en un par de electrones compartidos. La cantidad de electrones requeridos para completar una órbita de valencia de un átomo, generalmente determina cuántos enlaces formará ese átomo. Se muestran tres formas de indicar enlaces; el modelo espacial está cerca de representar la forma actual de la molécula (véase también la figura 2-16).

comparten equitativamente. Este tipo de enlace se denomina enlace covalente polar. Estos enlaces varían en su polaridad, de acuerdo con la electronegatividad relativa de los dos átomos. Por ejemplo, los enlaces individuales del metano (CH₄) son levemente polares debido a que el carbono y el hidrógeno difieren levemente en su electronegatividad. En un ejemplo más extremo los enlaces entre el oxígeno y los átomos de hidrógeno de una molécula de agua son bastante polares (fig. 2-12). El oxígeno es uno de los más electronegativos de los 92 elementos y atrae electrones compartidos con mucha mayor fuerza que el hidrógeno. En un enlace covalente entre el oxígeno y el hidrógeno, los electrones pasan más tiempo cerca del núcleo del oxígeno que del núcleo de hidrógeno. Debido a que los electrones tienen una carga negativa, la distribución desigual de los electrones en el agua determina que el átomo de oxígeno tenga una carga negativa parcial (indicada por la letra griega δ delante de un signo menos, δ -, o "delta menos") y cada átomo de hidrógeno tiene una carga parcial positiva (δ +, o "delta más").

Debido a que el oxígeno (O) es más electronegativo que el hidrógeno (H), los electrones compartidos son atraídos más hacia el oxígeno.



▲ Fig. 2-12. Enlace covalente polar en una molécula de agua.

Enlaces iónicos

En algunos casos, dos átomos son tan desiguales en su atracción por los electrones de valencia que el átomo más electronegativo despoja por completo a su compañero de un electrón. Esto sucede cuando un átomo de sodio (11 Na) se encuentra con un átomo de cloro (17 Cl) (fig. 2-13). Un átomo de sodio tiene un total de 11 electrones, con su único electrón de valencia en la tercera órbita de electrones. Un átomo de cloro tiene un total de 17 electrones, con siete electrones en su órbita de valencia. Cuando estos dos átomos se encuentran, el único electrón de valencia del sodio es transferido al átomo de cloro y ambos átomos quedan con sus órbitas de valencia completas. (Debido a que el sodio no tiene más un electrón en la tercera órbita, la segunda órbita es ahora la órbita de valencia.)

La transferencia de electrones entre los dos átomos mueve una unidad de carga negativa desde el sodio hasta el cloro. El sodio, ahora con 11 protones pero solo 10 electrones, tiene una carga eléctrica neta de 1+. Un átomo cargado (o molécula) se denomina ion. Cuando la carga es positiva, el ion se denomina específicamente catión; el átomo de sodio se ha convertido en un catión. A la inversa, el átomo de cloro, al haber ganado un electrón adicional, tiene ahora 17 protones y 18 electrones, lo que supone una carga eléctrica neta de 1–. Se ha convertido en un ion cloro: un anión, o ion cargado negativamente. Debido a sus cargas

opuestas, los cationes y los aniones se atraen entre sí; esta atracción se denomina **enlace iónico**. La transferencia de un electrón no es la formación de un enlace; más bien, permite que un enlace se forme debido a que da como resultado dos iones. Dos iones cualesquiera de carga opuesta pueden formar un enlace iónico. Los iones no necesitan haber adquirido su carga por transferencia electrónica mutua.

Los compuestos formados por enlaces iónicos se denominan compuestos iónicos o sales. El compuesto iónico cloruro de sodio (NaCl) se conoce como sal de mesa (fig. 2-14). Las sales a menudo se encuentran en la naturaleza como cristales de diversos tamaños y formas, cada uno como un agregado de vastos números de cationes y aniones unidos entre sí por sus atracciones eléctricas y organizados en una red tridimensional. Un cristal de sal no se compone de moléculas en el mismo sentido que un compuesto covalente, debido a que una molécula unida de forma covalente tiene un tamaño y un número de átomos definidos. La fórmula de un compuesto iónico, como el NaCl, indica solo la proporción de elementos en un cristal de la sal. El "NaCl" no es una molécula.



2 Cada ion resultante tiene una órbita 1 El electrón de valencia solitario de un de valencia completa. Un enlace iónico átomo de sodio es transferido para puede formarse entre iones de carga acoplarse a los 7 electrones de valencia opuesta. de un átomo de cloro. CIT CI Na Ion cloruro Ion sodio Átomo de cloro Átomo de sodio (un catión) (un anión) Cloruro de sodio (NaCl)

▶ Fig. 2-13. Transferencia de electrones y enlace iónico. La atracción entre átomos, o iones, con carga opuesta es un enlace iónico. Un enlace iónico puede formarse entre dos iones cualquiera con carga opuesta, aun si no se han formado mediante la transferencia de un electrón desde uno al otro.

No todas las sales tienen números iguales de cationes y aniones. Por ejemplo, el compuesto iónico cloruro de magnesio (MgCl₂) tiene dos iones cloruro por cada ion magnesio. El magnesio (₁₂Mg) debe perder dos electrones externos para que el átomo tenga una órbita de valencia completa, por lo que tiende a convertirse en un catión con una carga neta de 2+ (Mg2+). Por lo tanto, un catión magnesio puede formar enlaces iónicos con dos aniones cloruro.

El término ion también se aplica a moléculas enteras que están cargadas eléctricamente. En la sal cloruro de amonio (NH $_4$ Cl), por ejemplo, el anión es un único ion cloruro (Cl-), pero el catión es amonio (NH $_4$ +), un átomo de nitrógeno con cuatro átomos de hidrógeno unidos de forma covalente. Todo el ion amonio tiene una carga eléctrica de 1+ debido a que le falta un electrón.

El ambiente afecta a la fuerza de los enlaces iónicos. En un cristal de sal seco, los enlaces son tan fuertes que se requiere un martillo y un cincel para romper suficientes enlaces y partir el cristal en dos. Sin embargo, si se coloca el mismo cristal salino en agua, la sal se disuelve a medida que la atracción entre sus iones disminuye. En el siguiente capítulo se verá cómo el agua disuelve las sales.

Enlaces químicos débiles

En los organismos vivos, la mayoría de los enlaces químicos más fuertes son enlaces covalentes, que conectan átomos para formar las moléculas de una célula. Pero la existencia de enlaces más débiles dentro y entre las moléculas también es indispensable en la célula, en la que las propiedades de la vida surgen de esas interacciones. Las moléculas biológicas más importantes se mantienen en su forma funcional por medio de enlaces débiles. Además, cuando dos moléculas de la célula establecen contacto, se pueden unir temporalmente por medio de enlaces débiles. A veces, la reversibilidad de los enlaces débiles es una ventaja. Dos moléculas pueden juntarse, responder la una a la otra de alguna forma y luego separarse.

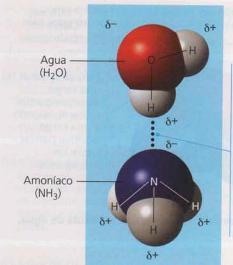
En los organismos vivos hay varios tipos de enlaces químicos débiles que son importantes. Uno es el enlace iónico, que se acaba de explicar. Otro tipo de enlace débil, crucial para la vida, se conoce como enlace de hidrógeno.

Enlaces de hidrógeno

Entre los diferentes tipos de enlaces químicos débiles, los enlaces de hidrógeno son tan importantes en la química de la vida que merecen atención especial. Un **enlace de hidrógeno** se forma cuando un átomo de hidrógeno unido de forma covalente a un átomo electronegativo también es atraído hacia otro átomo electronegativo. Por lo general, en las células vivas, los elementos electronegativos implicados son átomos de oxígeno o nitrógeno. Remítase a la **figura 2-15** para examinar el enlace de hidrógeno entre el agua (H₂O) y el amoníaco (NH₃). En el siguiente capítulo se verá cómo permiten los enlaces de hidrógeno entre moléculas de agua que algunos insectos caminen sobre el agua.

Fuerzas de van der Waals

Incluso una molécula con enlaces covalentes no polares puede tener regiones cargadas de forma positiva o negativa. Debido a que los electrones se encuentran en movimiento constante, no siempre están distribuidos de forma simétrica en la molécula; en cualquier instante pueden acumularse por casualidad en una parte de la molécula o en otra. Los resultados son "zonas calien-



Un enlace de hidrógeno se produce a partir de la atracción entre la carga positiva parcial sobre el átomo de hidrógeno del agua y la carga negativa parcial sobre el átomo de nitrógeno del amoníaco.

▲ Fig. 2-15. Enlace de hidrógeno.

tes" siempre cambiantes que permiten a todos los átomos y moléculas unirse los unos a los otros.

Estas fuerzas o interacciones de van der Waals son débiles y tienen lugar solo cuando los átomos y las moléculas están muy cercanos entre sí. Pese a su debilidad, las interacciones de van der Waals demostraron recientemente ser

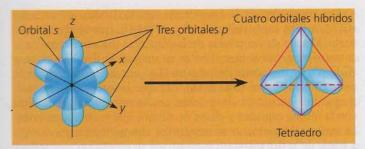
responsables de la capacidad del lagarto geco (derecha) para caminar por una pared. Cada dedo del geco tiene cientos de miles de pelos diminutos, con múltiples proyecciones en la punta de los pelos que incrementan la superficie. Aparentemente, las interacciones de van der Waals entre las moléculas de la punta de los pelos y las moléculas de la superficie de la pared son tan numerosas que a pesar de su debilidad individual, en conjunto pueden soportar el peso corporal del geco.

Las interacciones de van der Waals, los enlaces hidrógeno, los enlaces iónicos y otros enlaces débiles pueden formarse no solo entre moléculas sino también entre diferentes regiones de una misma gran molécula, como una proteína. Aunque estos enlaces son individualmente débiles, su efecto acumulativo es reforzar la forma tridimensional de una gran molécula. Las importantes funciones biológicas de los enlaces débiles se describen en el capítulo 5.

Forma y función molecular

Una molécula tiene un tamaño y una forma característicos. A menudo, la forma precisa de una molécula es muy importante para su función en la célula viva.

Una molécula que se compone de dos átomos, como el H₂ o el O₂, es siempre lineal, pero las moléculas con más de dos átomos tienen formas más complicadas. Estas formas están determinadas por las posiciones de los orbitales de los átomos. Cuando un átomo forma enlaces covalentes, los orbitales en su



(a) Hibridación de orbitales. El único orbital s y los tres orbitales p de una órbita de valencia de un enlace covalente se combinan para formar cuatro orbitales híbridos con forma de lágrima. Estos orbitales se extienden hacia las cuatro esquinas de un tetraedro imaginario (delineado en rosa).

Modelo de esfera y varillas (con un modelo de esfera y varillas uperpuesto)

Par de electrones no unidos

Agua (H₂O)

Metano (CH₄)

(b) Modelos de formas moleculares. Se muestran tres modelos que representan la forma molecular para dos ejemplos: agua y metano. Las posiciones de los orbitales híbridos determinan las formas de las moléculas.

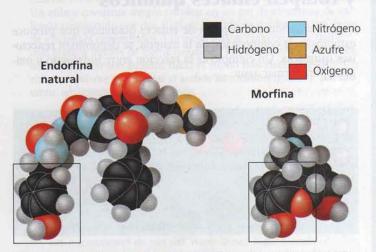
▲ Fig. 2-16. Formas moleculares debidas a orbitales híbridos.

capa de valencia se reacomodan. En el caso de los átomos con electrones de valencia en los orbitales s y p (revise la fig. 2-9), los orbitales simples s y tres orbitales p se hibridan para formar cuatro orbitales híbridos nuevos (en forma de lágrima) que se extienden desde la región del núcleo atómico (fig. 2-16a). Si se conectan los extremos más largos de las lágrimas con líneas, se obtiene el contorno de una forma geométrica llamada tetraedro, similar a una pirámide.

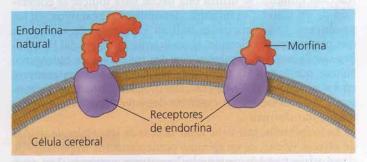
En el caso de la molécula de agua (H₂O), dos de los orbitales híbridos en la órbita de valencia de los átomos de oxígeno son compartidos con átomos de hidrógeno (fig. 2-16b). El resultado es una molécula con forma aproximadamente similar a una V, con sus dos enlaces covalentes separados en un ángulo de 104,5°.

La molécula de metano (CH₄) tiene la forma de un tetraedro completo porque los cuatro orbitales híbridos del carbono se comparten con los átomos de hidrógeno (fig. 2-16b). El núcleo de carbono se encuentra en el centro, extendiéndose sus cuatro enlaces covalentes de forma radial hacia los hidrógenos situados en las esquinas del tetraedro. Las moléculas más grandes que contienen múltiples átomos de carbono, incluidas muchas de las moléculas que constituyen la materia viva, tienen formas generales más complejas. Sin embargo, la forma tetraédrica de un átomo de carbono unido a otros cuatro átomos a menudo es un motivo repetitivo dentro de estas moléculas.

La forma molecular es crucial en biología porque determina el modo en que las moléculas biológicas se reconocen y responden mutuamente con especificidad. Solo las moléculas con formas complementarias son capaces de unirse entre sí por enlaces débiles. Un mecanismo de control del dolor es un ejemplo de esta especificidad. Las moléculas de señalización naturales denominadas endorfinas se unen a moléculas específicas, llamadas receptores, sobre la superficie de las células cerebrales, para producir euforia y aliviar el dolor. Las moléculas con formas similares a las endorfinas tienen efectos similares. La morfina, la heroína y otros narcóticos, por ejemplo, imitan a las endorfinas al unirse a los receptores de endorfinas en el cerebro (fig. 2-17).



(a) Estructuras de la endorfina y la morfina. La región encuadrada de la molécula de endorfina (izquierda) se une a las moléculas receptoras sobre las células diana en el cerebro. La región encuadrada de la molécula de morfina (derecha) es un equivalente cercano.



(b) Unión a receptores de endorfina. Los receptores de endorfina sobre la superficie de una célula del cerebro se unen tanto a endorfina como a morfina.

▲ Fig. 2-17. Imitación molecular. La morfina afecta a la percepción del dolor y al estado emocional al imitar a las endorfinas naturales del cerebro.

El papel de la forma molecular en la química cerebral ilustra la relación entre estructura y función, uno de los temas que unifican la biología.

Evaluación de conceptos

1. ¿Por qué la siguiente estructura no tiene sentido desde el punto de vista químico?

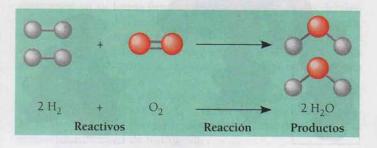
2. Explique qué mantiene juntos a los átomos en un cristal de cloruro de magnesio (MgCl₂).

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Concepto 2-4

Las reacciones químicas forman y rompen enlaces químicos

La formación y la ruptura de enlaces químicos, que produce cambios en la composición de la materia, se denominan reacciones químicas. Un ejemplo es la reacción entre hidrógeno y oxígeno para formar agua:



Esta reacción rompe los enlaces covalentes del H₂ y del O₂ y forma los nuevos enlaces del H₂O. Cuando se escribe una reacción química, se utiliza una flecha para indicar la conversión de los materiales iniciales, denominados **reactivos**, en los **productos**. Los coeficientes indican el número de moléculas que participan; por ejemplo, el coeficiente 2 delante del H₂ significa que la reacción comienza con dos moléculas de hidrógeno. Nótese que todos los átomos de los reactivos deben contarse en los productos. En una reacción química, la materia se conserva: las reacciones no crean ni destruyen materia sino que solo la transforman.

La fotosíntesis, que tiene lugar dentro de las células de tejidos de plantas verdes, es un ejemplo particularmente importante de cómo reorganizan la materia las reacciones químicas. Los seres humanos y otros animales, dependen, en última instancia, de la fotosíntesis para alimento y oxígeno y este proceso está en la base de casi todos los ecosistemas. La siguiente abreviatura química resume el proceso de fotosíntesis:

$$6~\mathrm{CO_2} + 6~\mathrm{H_2O} \rightarrow \mathrm{C_6H_{12}O_6} + 6~\mathrm{O_2}$$

Los materiales de la fotosíntesis son el dióxido de carbono (CO_2) , que se capta del aire y el agua (H_2O) , que se absorbe del suelo. Dentro de las células de la planta, la luz solar impulsa la conversión de estos ingredientes en un azúcar llamado glucosa $(C_6H_{12}O_6)$ y moléculas de oxígeno (O_2) , un subproducto que la planta libera al aire **(fig. 2-18)**. Aunque la fotosíntesis es realmente una secuencia de muchas reacciones químicas, finaliza con la misma cantidad y clases de átomos que tenía al comienzo. La materia simplemente se reorganiza, con un ingreso de energía a partir de la luz solar.

Algunas reacciones químicas transcurren hasta completarse; es decir, hasta que todos los reactivos se convierten en productos. La mayoría de las reacciones son reversibles; los productos de la reacción directa se convierten en reactivos de la reacción inversa. Por ejemplo, las moléculas de hidrógeno y nitrógeno se combinan para formar amoníaco, pero el amoníaco también se descompone para generar hidrógeno y nitrógeno:

$$3 H_2 + N_2 \rightleftharpoons 2 NH_3$$

Las flechas de puntas opuestas indican que la reacción es reversible.

Uno de los factores que afectan a la velocidad de una reacción es la concentración de reactivos. A mayor concentración de moléculas de reactivo, más colisionan entre sí y tienen más oportunidades de reaccionar para formar productos. Lo mismo se cumple en el caso de los productos. A medida que se acumulan los productos, las colisiones conducen a la reacción inversa que se vuelve progresivamente más frecuente. Con el tiempo, las reacciones directas e inversas se producen a la misma velocidad y las concentraciones relativas de productos y reactivos dejan de cambiar. El punto en el cual las reacciones se contrarrestan se denomina equilibrio químico. Éste es un equilibro dinámico; las reacciones aún progresan, pero sin

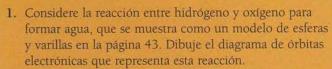


▲ Fig. 2-18. Fotosíntesis: reordenamiento de la materia impulsado por energía solar. Elodea, una planta de agua dulce, produce azúcar mediante reordenamiento de los átomos de dióxido de carbono y agua en el proceso químico conocido como fotosíntesis, que es impulsado por la luz solar. La mayoría del azúcar luego se convierte en otras moléculas alimenticias. El gas oxígeno (O₂) es un subproducto de la fotosíntesis; obsérvense las burbujas de oxígeno que escapan desde las hojas en la fotografía.

efecto neto sobre las concentraciones de reactivos y productos. El equilibrio no significa que los reactivos y los productos estén en la misma concentración, sino que sus concentraciones solo se han estabilizado en una proporción particular. La reacción del amoníaco alcanza el equilibrio cuando el amoníaco se descompone tan rápidamente como se forma. En este caso hay mucho más amoníaco que hidrógeno y nitrógeno en el equilibrio.

Volveremos al tema de las reacciones químicas después de estudios más detallados de los diversos tipos de moléculas que son importantes para la vida. En el capítulo siguiente nos centraremos en el agua, la sustancia que participa en todos los procesos químicos de los organismos vivos.

Evaluación de conceptos



2. ¿Qué ocurre más rápido en el equilibrio, la formación de productos a partir de los reactivos, o de reactivos a partir de los productos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 2

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 21

La materia se compone de elementos químicos en forma pura y de combinaciones denominadas compuestos

- Elementos y compuestos (pp. 32-33). Los elementos no pueden descomponerse químicamente en otras sustancias. Un compuesto contiene dos o más elementos en una proporción fija.
- Elementos esenciales para la vida (pp. 33-34). El carbono, el oxígeno, el hidrógeno y el nitrógeno constituyen alrededor del 96% de la materia viva.

Concepto 2-2

Las propiedades de un elemento dependen de la estructura de sus átomos

- Partículas subatómicas (p. 34). Un átomo es la unidad más pequeña de un elemento. Un átomo tiene un núcleo compuesto por protones cargados positivamente y neutrones sin carga, al igual que una nube circundante de electrones cargados negativamente.
- Número atómico y masa atómica (pp. 34-35). El número de electrones en un átomo eléctricamente neutral es igual al número de protones.
- ▶ Isótopos (pp. 35-36). La mayoría de los elementos tiene dos o más isótopos, diferentes en el número de neutrones y, por lo tanto, en la masa. Algunos isótopos son inestables y liberan partículas y energía como radioactividad. Los marcadores de radioactividad ayudan a los biólogos a seguir los procesos biológicos.
- Los niveles de energía de los electrones (p. 36). En un átomo los electrones ocupan niveles de energía específicos, cada uno de los cuales puede estar representado por una órbita electrónica de ese átomo.
- Configuración electrónica y propiedades químicas (pp. 36-38). La configuración electrónica determina el comportamiento químico de un átomo. El comportamiento químico depende del número de electrones de valencia —los electrones en la órbita más externa—. Un átomo con una órbita de valencia incompleta es reactivo.
- Orbitales electrónicos (pp. 38-39). Los electrones se mueven dentro de los orbitales, los espacios tridimensionales con formas específicas ubicados dentro de cada órbita sucesiva.

Concepto 2-3

La formación y la función de las moléculas dependen de los enlaces químicos entre los átomos

- ▶ Enlaces covalentes (pp. 39-40). Los enlaces químicos se forman cuando los átomos interactúan y completan sus órbitas de valencia. Un enlace covalente simple consiste en un par de electrones de valencia compartido por dos átomos; los enlaces dobles son dos pares de electrones compartidos. Las moléculas se componen de dos o más átomos unidos de forma covalente. Los electrones de un enlace covalente polar son atraídos hacia el átomo más electronegativo. Un enlace covalente es no polar si ambos átomos son iguales y, por lo tanto, igualmente electronegativos.
- ▶ Enlaces iónicos (pp. 41-42). Dos átomos pueden diferir de tal manera en la electronegatividad que uno o más electrones sean transferidos desde un átomo al otro. El resultado es un ion cargado negativamente (anión) y un ion cargado positivamente (catión). La atracción entre dos iones de carga opuesta se denomina enlace iónico.
- ▶ Enlaces químicos débiles (p. 42). Un enlace de hidrógeno es una atracción débil entre un átomo electronegativo y un átomo de hidrógeno que está unido covalentemente a otro átomo electronegativo. Las interacciones de van der Waals tienen lugar cuando regiones positivamente o negativamente transitorias de moléculas se atraen entre sí. Los enlaces débiles refuerzan las formas de las moléculas grandes y ayudan a las moléculas a unirse entre sí.
- ▶ Forma y función molecular (pp. 42-44). La forma de una molécula está determinada por las posiciones de los orbitales de valencia de sus átomos. Cuando se forman los enlaces covalentes, los orbitales s y p en la órbita de valencia de un átomo pueden combinarse para formar cuatro orbitales híbridos que se extienden hacia las esquinas de un tetraedro imaginario; estos orbitales son responsables de las formas del H₂O, el CH₄, y muchas moléculas biológicas más complejas. Por lo general, la forma es la base para el reconocimiento entre una molécula biológica y otra.

Concepto 2-4

Las reacciones químicas forman y rompen enlaces químicos

▶ Las reacciones químicas convierten los reactivos en productos pero conservan la materia. La mayoría de las reacciones químicas son reversibles. El equilibrio químico se alcanza cuando las velocidades de reacción directa e inversa son iguales (pp. 44-45).

Autoevaluación

- 1. Un elemento es a un (una) ____lo que un órgano es a un (una)
 - a. Átomo; organismo.
- d. Átomo; célula.
- b. Compuesto; organismo.
- e. Compuesto; orgánulo.
- c. Molécula; célula.
- 2. En el término oligoelemento, el prefijo oligo- significa que:
 - a. El elemento es necesario en cantidades muy pequeñas.
 - b. El elemento puede usarse como una marca para rastrear átomos a través del metabolismo de un organismo.
 - c. El elemento es muy raro sobre la Tierra.
 - d. El elemento potencia la salud pero no es esencial para la supervivencia a largo plazo de un organismo.
 - e. El elemento pasa rápidamente a través del organismo.
- 3. En comparación con el ³¹P, el isótopo radioactivo ³²P tiene:
 - a. Un número atómico diferente.
- d. Un electrón más.
- b. Un neutrón más.
- e. Una carga diferente.

- c. Un protón más.
- 4. Los átomos pueden ser representados simplemente enumerando el número de protones, neutrones y electrones; por ejemplo, 2 p+; 2 nº, 2e- para el helio. ¿Qué átomo representa el isótopo 18O del oxígeno?
 - a. 6 p+; 8 n0; 6 e

- b. 8 p+; 10 n0; 8 e

- c. 9 p+; 9 n0; 9 e
- 5. El número atómico del azufre es 16. El azufre se combina con el hidrógeno mediante enlace covalente para formar un compuesto, sulfuro de hidrógeno. Basándonos en la configuración electrónica del azufre es posible predecir que la fórmula molecular del compuesto será:
 - a. HS
- b. HS,
- c. H,S d. H,S,
- 6. Revise las valencias del carbono, el oxígeno, el hidrógeno y el nitrógeno y luego determine cuál de las siguientes moléculas es más probable que exista:
 - O=C-H

- 7. La reactividad de un átomo surge de:
 - a. La distancia promedio de la órbita de electrones más externa respecto del núcleo.
 - b. La existencia de electrones desapareados en la órbita de valencia.
 - c. La suma de las energías potenciales de todos las órbitas de elec-
 - d. La energía potencial de la órbita de valencia.
 - e. La diferencia de energía entre los orbitales s y p.

- 8. ¿Cuál de estas afirmaciones es verdadera para todos los átomos
 - a. El átomo tiene más electrones que protones.
 - b. El átomo tiene más protones que electrones.
 - c. El átomo tiene más protones que un átomo neutral del mismo
 - d. El átomo tiene más neutrones que protones.
 - e. La carga neta es 1-.
- 9. ¿Qué coeficientes deben ponerse en los espacios en blanco para que se cuenten todos los átomos en los productos?

a. 1; 2
$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow \underline{\hspace{0.4cm}} C_2H_6O + \underline{\hspace{0.4cm}} CO_2$$

b. 2; 2 c. 1; 3 d. 1; 1 e. 3; 1

- 10. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones describe correctamente cualquier reacción química que ha alcanzado el equilibrio?
 - a. La concentración de productos es igual a la concentración de reactivos.
 - b. La velocidad de la reacción directa es igual a la velocidad de la reacción inversa.
 - c. Tanto la reacción directa como la inversa se han detenido.
 - d. La reacción es ahora irreversible.
 - e. No quedan reactivos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

En el texto se afirma que los porcentajes de elementos que se presentan naturalmente y que constituyen el cuerpo humano (cuadro 2-1) son similares a los porcentajes de esos elementos encontrados en otros organismos. ¿Cómo puede usted explicar esta similitud entre organismos?

Problemas científicos

La mariposa hembra del gusano de seda (Bombyx mori) atrae a los machos al emitir señales químicas que disemina a través del aire. Un macho a cientos de metros de distancia puede detectar estas moléculas y volar en dirección a su fuente. Los órganos sensoriales responsables de este comportamiento son la antena con forma de peine que se ve en la fotografía. Cada filamento de una antena está equipado con miles de



células receptoras que detectan el compuesto químico sexual. Sobre la base de lo que usted aprendió en este capítulo proponga una hipótesis que explique la capacidad de la mariposa macho para detectar una molécula específica en presencia de muchas otras moléculas en el aire. ¿Qué predicciones establece su hipótesis? Diseñe un experimento para probar una de estas predicciones.

Ciencia, tecnología y sociedad

Mientras esperaba en un aeropuerto, Neil Campbell oyó por casualidad este argumento: "Es paranoico e ignorante preocuparse acerca de que la industria o la agricultura contaminan el ambiente con sus desechos químicos. Después de todo, este material está compuesto de los mismos átomos que estuvieron presentes siempre en nuestro entorno". ¿Cómo podría refutar este argumento?

Agua y adaptabilidad del ambiente



▲ Fig. 3-1. Vista de la Tierra desde el espacio que demuestra la abundancia de agua de nuestro planeta.

Conceptos clave

- 3-1 La polaridad de las moléculas de agua produce enlaces de hidrógeno
- 3-2 Cuatro propiedades emergentes del agua contribuyen a la adaptabilidad de la Tierra para la vida
- 3-3 La disociación de moléculas de agua provoca condiciones ácidas y básicas que afectan a los organismos vivos

Panorama general

La molécula que sustenta la vida

medida que los astrónomos estudian planetas recientemente descubiertos que describen órbitas alrededor de estrellas distantes, esperan encontrar evidencia de agua sobre estos cuerpos celestes remotos, dado que el agua es la sustancia que hace posible la vida como la conocemos aquí en la Tierra. Todos los organismos que nos son familiares están compuestos en su mayor parte de agua y viven en ambientes compuestos de agua. El agua es el medio biológico de la Tierra y, posiblemente, de otros planetas también.

La vida en la Tierra comenzó en el agua y evolucionó allí durante tres mil millones de años antes de extenderse a la tierra. La vida actual, incluso la vida terrestre (hábitat terrestre), permanece ligada al agua. Todos los organismos vivos requieren agua más que cualquier otra sustancia. Los seres humanos, por ejemplo, pueden sobrevivir bastantes semanas sin comida, pero solamente una semana sin agua. Las moléculas de agua participan en muchas reacciones químicas necesarias para sustentar la vida. La mayoría de las células están rodeadas por agua y las células en sí mismas son agua en alrededor de un 70-95%. Tres cuartas partes de la superficie de la Tierra están sumergidas en agua (fig. 3-1). Aunque la mayoría de este agua se encuentra en forma líquida, el agua también está presente sobre la Tierra en

forma de hielo y vapor. El agua es la única sustancia común que existe en el ambiente natural en los tres estados físicos de la materia: sólido, líquido y gaseoso.

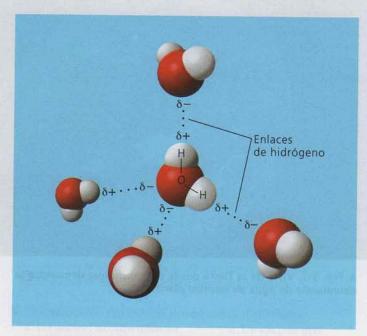
La abundancia del agua es una razón importante para que la Tierra sea habitable. En un libro clásico, llamado La adaptabilidad del ambiente, el ecologista Lawrence Henderson resalta la importancia del agua en la vida. Aunque reconocemos que la vida se adapta al ambiente a través de la selección natural, Henderson remarca que para que la vida exista, el medio debe ser primero una morada adecuada. En este capítulo usted aprenderá cómo la estructura de una molécula de agua le permite formar enlaces químicos débiles con otras moléculas, incluidas otras moléculas de agua. Esta capacidad conduce a propiedades únicas que sostienen y mantienen a los sistemas vivos en nuestro planeta. Su objetivo en este capítulo es desarrollar un entendimiento conceptual del modo en que el agua contribuye a la adaptabilidad de la Tierra para la vida.

Concepto 3

La polaridad de las moléculas de agua produce enlaces de hidrógeno

El agua es un compuesto tan común que es fácil pasar por alto el hecho de que es una sustancia excepcional con muchas cualidades extraordinarias. Siguiendo el tema de las propiedades emergentes se puede rastrear el comportamiento único del agua hasta la estructura y las interacciones de sus moléculas.

Si se analiza aislada, la molécula de agua es falsamente simple. Sus dos átomos de hidrógeno se unen a el átomo de oxígeno mediante enlaces covalentes. Debido a que el oxígeno es más electronegativo que el hidrógeno los electrones de los enlaces polares pasan más tiempo cerca del átomo de oxígeno. En otras palabras, los enlaces que mantienen juntos a los átomos en una molécula de agua son enlaces covalentes polares. La molécula de agua, con forma semejante a una V ancha, es una molécula polar, lo que significa que los extremos opuestos de la molécula



▲ Fig. 3-2. Enlaces de hidrógeno entre moléculas de agua. Las regiones cargadas de una molécula de agua polar son atraídas hacia partes de carga opuesta de las moléculas circundantes. Cada molécula puede unirse a través de enlaces de hidrógeno con muchas otras y estas asociaciones están cambiando constantemente. En cualquier momento en el agua líquida a 37 °C (la temperatura del cuerpo humano), alrededor del 15% de las moléculas están unidas a otras cuatro formando grupos de corta duración.

tienen cargas opuestas: la región del oxígeno de la molécula tiene una carga negativa parcial (δ –) y los hidrógenos tienen una carga positiva parcial (δ +) (fig. 2-12).

Las propiedades anómalas del agua surgen a partir de las atracciones ente moléculas polares. La atracción es eléctrica; el hidrógeno levemente positivo de una molécula es atraído hacia el oxígeno levemente negativo de una molécula cercana. Las dos moléculas se mantienen juntas de esta manera por un enlace de hidrógeno (fig. 3-2). Aunque la disposición de las moléculas en una muestra de agua líquida está cambiando constantemente, en un momento dado, muchas de las moléculas están unidas por múltiples enlaces de hidrógeno. Las extraordinarias cualidades del agua son propiedades emergentes que resultan de los enlaces de hidrógeno que ordenan a las moléculas en un nivel superior de organización estructural.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Qué es la electronegatividad y cómo afecta a las interacciones entre las moléculas de agua?
- 2. ¿Por qué es improbable que dos moléculas de agua vecinas tengan un ordenamiento como éste?



Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 3-2

Cuatro propiedades emergentes del agua contribuyen a la adaptabilidad de la Tierra para la vida

Examinaremos cuatro propiedades del agua que contribuyen a la aptitud de la Tierra como ambiente para la vida. Éstas son: comportamiento cohesivo del agua, capacidad para regular la temperatura, su expansión al congelarse y su versatilidad como solvente.

Cohesión

Las moléculas de agua se mantienen juntas unas con otras como resultado del enlace de hidrógeno. Cuando el agua está en su forma líquida, sus enlaces de hidrógeno son muy frágiles, veinte veces más débiles que los enlaces covalentes. Se forman, se rompen y se vuelven a formar con mucha frecuencia. Cada enlace de hidrógeno dura solo unas pocas billonésimas de segundo, pero las moléculas están constantemente formando enlaces nuevos con una sucesión de patrones. Por esto, a cada instante, un porcentaje sustancial de todas las moléculas de agua están enlazadas con sus vecinas, haciendo al agua más estructurada que la mayoría de los líquidos. Colectivamente, los enlaces de hidrógeno mantienen la sustancia unida, mediante un fenómeno denominado cohesión.

La cohesión debida a los enlaces de hidrógeno contribuye al transporte del agua y los nutrientes disueltos en contra de la gravedad en las plantas (fig. 3-3). El agua de las raíces



▲ Fig. 3-3. Transporte de agua en las plantas. La evaporación de las hojas hace subir el agua desde las raíces a través de células conductoras de agua, en este caso, ubicadas en el tronco de un árbol. La cohesión debida al enlace de hidrógeno ayuda a mantener unida la columna de agua dentro de las células. La adhesión de agua a las paredes celulares ayuda a resistir la atracción de la gravedad hacia abajo. Gracias a estas propiedades, los árboles más altos pueden transportar agua más de 100 metros (m) hacia arriba, aproximadamente, a una cuarta parte de la altura del edificio Empire State en la ciudad de Nueva York.



▲ Fig. 3-4. Caminando sobre el agua. La elevada tensión superficial del agua, resultante de la fuerza colectiva de sus enlaces de hidrógeno, permite al tejedor (o zapatero) caminar sobre la superficie de un estanque.

llega a las hojas a través de red de células conductoras de agua. A medida que el agua se evapora desde una hoja, los enlaces de hidrógeno provocan que las moléculas de agua que dejan las nervaduras "traccionen" las moléculas que están más abajo y este movimiento ascendente se transmite a través de las células conductoras de agua hacia abajo hasta las raíces. La adhesión, la fuerte unión de una sustancia a otra, también desempeña un papel. La adhesión del agua a las paredes de las células ayuda a contrarrestar la fuerza descendente de la gravedad.

En relación con la cohesión existe la tensión superficial, una medida de la dificultad para estirar o romper la superficie de un líquido. El agua tiene una tensión superficial mayor que la de casi todos los demás líquidos. En la interfase entre el agua y el aire se encuentra una disposición ordenada de moléculas de agua, unidas por enlaces de hidrógeno entre sí y a las moléculas de agua por debajo. Esto determina que el agua se comporte como si estuviera cubierta con una película invisible. Usted puede observar la tensión superficial del agua al llenar con exceso un vaso de agua; el agua se mantendrá por encima del borde. En un ejemplo más biológico, algunos animales pueden detenerse, caminar o correr sobre el agua sin romper la superficie (fig. 3-4).

Regulación de la temperatura

El agua regula la temperatura del aire al absorber calor del aire más caliente y liberar el calor almacenado hacia el aire más frío. El agua es eficaz como banco de calor porque puede absorber o liberar una cantidad de calor relativamente grande con apenas un leve cambio en su propia temperatura. Para comprender esta capacidad del agua debemos estudiar brevemente el calor y la temperatura.

Calor y temperatura

Cualquier cosa que se mueve tiene energía cinética, la energía del movimiento. Los átomos y las moléculas tienen

energía cinética porque están siempre en movimiento, aunque no necesariamente en cualquier dirección en particular. Cuanto más rápido se mueva una molécula, mayor será su energía cinética. El calor es una media de la cantidad total de energía cinética debida al movimiento molecular en un conjunto de materia. La temperatura mide la intensidad del calor debida a la energía cinética promedio de las moléculas. Cuando la velocidad promedio de las moléculas se incrementa, el termómetro indica que esto es una elevación de la temperatura. El calor y la temperatura se relacionan, pero no son lo mismo. Un nadador que cruza el Canal de la Mancha tiene una temperatura superior a la del agua, pero el océano contiene más calor debido a su volumen.

Siempre que dos objetos de diferente temperatura se ponen en contacto, el calor pasa del objeto más caliente al más frío hasta que los dos están a la misma temperatura. Las moléculas en el objeto más frío se aceleran a expensas de la energía cinética del objeto más caliente. Un cubo de hielo enfría una bebida no mediante la adición de frío al líquido, sino al absorber el calor del líquido a medida que el hielo se derrite.

A lo largo de este texto, se utilizará la escala de Celsius para indicar la temperatura (los grados Celsius se abrevian como °C). Al nivel del mar el agua se congela a 0 °C y hierve a 100 °C. La temperatura del cuerpo humano es de 37 °C en promedio y la temperatura de un ambiente confortable es de alrededor de 20-25 °C.

Una unidad conveniente de calor utilizada en este texto es la caloría (cal). Una caloría es la cantidad de calor que se necesita para elevar la temperatura de 1 g de agua en 1 °C. A la inversa, una caloría es también la cantidad de calor que 1 g de agua libera cuando su temperatura desciende 1 °C. Una kilocaloría (kcal), 1 000 cal, es la cantidad de calor que se necesita para elevar 1 °C la temperatura de 1 kilogramo (kg) de agua. (Las "calorías" indicadas en los envases de comida son en realidad kilocalorías). Otra unidad de energía que se utiliza en este libro es el joule (J). Un joule es igual a 0,239 cal; una caloría es igual a 4 184 J.

El elevado calor específico del agua

La capacidad del agua para estabilizar la temperatura proviene de su calor específico relativamente alto. El calor específico de una sustancia se define como la cantidad de calor que debe absorberse o perderse para que 1 g de esa sustancia cambie su temperatura en 1 °C. Por lo tanto, el calor específico del agua es de 1 caloría por gramo por grado Celsius, abreviado como 1/cal/°C. En comparación con la mayoría de las sustancias el agua tiene un calor específico inusualmente alto. Por ejemplo, el alcohol etílico, el tipo de alcohol presente en las bebidas alcohólicas, tiene un calor específico de 0,6 cal/g/°C; es decir, solo se requieren 0,6 calorías para elevar 1 °C la temperatura de 1 gramo de alcohol etílico.

Debido al elevado calor específico del agua en relación con otras sustancias, el agua cambiará su temperatura menos cuando absorbe o pierde una cantidad dada de calor. La razón por la cual se pueden quemar los dedos al tocar el asa metálica de la tetera sobre el fuego cuando el agua en la tetera aún está tibia, es que el calor específico del agua es diez veces mayor que el del hierro. En otras palabras, se requerirán solo 0,1 calorías para elevar 1 °C la temperatura de 1 g de hierro. El calor específico puede entenderse como una medida de cómo una sustancia resiste al cambio en la temperatura cuando absorbe o libera calor. El agua resiste el cambio de la temperatura; cuan-

do cambia su temperatura, absorbe o pierde una cantidad relativamente grande de calor.

El elevado calor específico del agua, al igual que muchas de sus otras propiedades, se debe al enlace de hidrógeno. El calor debe absorberse para romper los enlaces de hidrógeno y el calor debe liberarse cuando se forman los enlaces de hidrógeno. Una caloría de calor provoca un cambio relativamente pequeño en la temperatura del agua debido a que gran parte del calor se utiliza para romper los enlaces de hidrógeno antes de que las moléculas de agua puedan comenzar a moverse con mayor rapidez. Cuando la temperatura del agua cae levemente, se forman muchos enlaces de hidrógeno adicionales y se libera una considerable cantidad de energía en forma de calor.

¿Cuál es la importancia del elevado calor específico del agua para la vida en la Tierra? Una gran cantidad de agua puede absorber y almacenar una gran cantidad de calor del sol durante el día y durante el verano, mientras que se calienta solo unos pocos grados. De noche y durante el invierno, el enfriamiento gradual del agua puede calentar el aire. Ésta es la razón por la cual las áreas costeras, generalmente tienen climas más templados que las regiones mediterráneas. El alto calor específico del agua también tiende a estabilizar las temperaturas del océano, y crea un ambiente favorable para la vida marina. Por lo tanto, debido a su alto calor específico, el agua que cubre la mayor parte de la Tierra mantiene las fluctuaciones de temperatura sobre la tierra y en el agua dentro de límites que permiten la vida. También, debido a que los organismos están constituidos principalmente por agua, son más capaces de resistir a los cambios en su propia temperatura que si estuvieran hechos de un líquido con un calor específico menor.

Enfriamiento por evaporación

Las moléculas de cualquier líquido permanecen juntas debido a que se atraen entre sí. Las moléculas que se mueven suficientemente rápido para sobrepasar estas atracciones pueden abandonar el líquido y entrar en el aire como gas. Esta transformación de líquido a gas se denomina vaporización o evaporación. Recuerde que la velocidad del movimiento molecular varía y que la temperatura es la energía cinética promedio de las moléculas. Incluso a bajas temperaturas, las moléculas más veloces pueden escapar al aire. A cualquier temperatura tiene lugar cierta evaporación; un vaso de agua a temperatura ambiente, por ejemplo, con el tiempo se evaporará. Si un líquido se calienta, la energía cinética promedio de las moléculas aumenta y el líquido se evapora más rápidamente.

El calor de vaporización es la cantidad de calor que un líquido debe absorber para que 1 g de éste pase del estado líquido al gaseoso. Por el mismo motivo por el que el agua tiene un calor específico alto, también tiene un calor de vaporización elevado en relación con la mayoría de los líquidos. Para evaporar 1 g de agua a 25 °C, se requieren alrededor de 580 cal de calor, casi el doble de la cantidad necesaria para vaporizar un gramo de alcohol o amoníaco. El alto calor de vaporización del agua es otra propiedad emergente causada por los enlaces de hidrógeno, que debe romperse antes que las moléculas puedan realizar su salida del líquido.

El alto calor de vaporización del agua ayuda a regular el clima de la Tierra. Una considerable cantidad de calor solar absorbida por los mares tropicales se consume durante la evaporación del agua de la superficie. Luego, a medida que el aire húmedo tropical circula en dirección al polo, libera calor a medida que se condensa para formar lluvia.

A medida que un líquido se evapora, la superficie del líquido que queda se enfría. Este enfriamiento por evaporación tiene lugar debido a que las moléculas "más calientes", las que tienen la mayor energía cinética, son las que tienen más probabilidades de escapar como gas. Es como si los cien corredores más rápidos de la universidad se trasladaran a otra facultad; la velocidad promedio de los estudiantes restantes declinaría.

El enfriamiento por evaporación del agua contribuye a la estabilidad de la temperatura en lagos y estanques y también constituye un mecanismo que evita que los organismos terrestres se sobrecalienten. Por ejemplo, la evaporación del agua de las hojas de una planta ayuda a evitar que los tejidos en las hojas se calienten demasiado a la luz del sol. La evaporación de la transpiración de la piel humana disipa el calor corporal y ayuda a evitar el sobrecalentamiento en un día caliente o cuando se genera un exceso de calor por una actividad extenuante. La humedad elevada de un día caluroso aumenta la incomodidad debido a que la alta concentración de vapor de agua en el aire inhibe la evaporación de la transpiración del cuerpo.

Aislamiento de grandes masas de agua por el hielo flotante

El agua es una de las pocas sustancias que son menos densas como sólido que como líquido. En otras palabras, el hielo flota en el agua líquida. Mientras que otras sustancias se contraen cuando se solidifican, el agua se expande. La causa de este comportamiento extraño se debe, una vez más, a los enlaces de hidrógeno. A temperaturas superiores a los 4 °C, el agua se comporta como otros líquidos, expandiéndose a medida que se calienta y contrayéndose a medida que se enfría. El agua comienza a congelarse cuando sus moléculas ya no se mueven con suficiente fuerza como para romper sus enlaces de hidrógeno. A medida que la temperatura cae hasta 0 °C, el agua queda encerrada en una red cristalina, y cada molécula de agua está unida a cuatro compañeros (fig. 3-5). Los enlaces de hidrógeno mantienen a las moléculas suficientemente separadas para que el hielo sea alrededor de un 10% menos denso (10% menos de moléculas para el mismo volumen) que el agua líquida a 4 °C. Cuando el hielo absorbe suficiente calor para que su temperatura se eleve por encima de los 0 °C, se rompen los enlaces de hidrógeno entre las moléculas. A medida que el cristal se deshace, el hielo se funde y las moléculas quedan libres para deslizarse más cerca entre sí. El agua alcanza su mayor densidad a 4 °C y luego comienza a expandirse a medida que las moléculas se mueven más rápidamente. Recuerde, sin embargo, que incluso en agua líquida, muchas de las moléculas están conectadas por enlaces de hidrógeno, aunque solo de forma transitoria: los enlaces de hidrógeno se forman y se rompen constantemente.

La capacidad del hielo para flotar debido a la expansión del agua a medida que se solidifica es un factor importante en la adaptabilidad del medio. Si el hielo se hundiera, todos los estanques, lagos e incluso los océanos se solidificarían, lo que volvería imposible la vida en la Tierra como la conocemos. Durante el verano, únicamente los centímetros superiores del océano se descongelarían. En cambio, cuando una gran masa de agua se enfría, el hielo flotante aísla el agua líquida debajo y evita que se congele o que permite que exista vida bajo la



▲ Fig. 3-5. Hielo: estructura cristalina y barrera flotante. En el hielo, cada molécula de agua está unida mediante enlaces de hidrógeno a cuatro vecinas en un cristal tridimensio-

nal. Debido a que el cristal es espacioso el hielo tiene menos moléculas que un volumen igual de agua líquida. En otras palabras, el hielo es menos denso que el agua líquida. El hielo flotante se vuelve una barrera que protege al agua líquida del aire más frío. El organismo marino que se ve se llama camarón eufáusido; fue fotografiado debajo del hielo antártico.

superficie congelada, como se muestra en la fotografía de la figura 3-5.

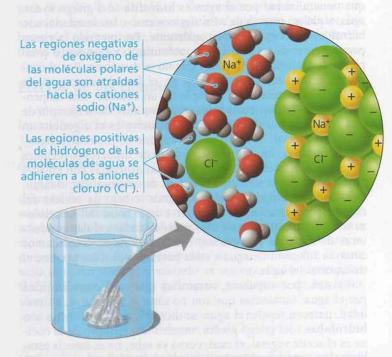
El solvente de la vida

Un terrón de azúcar se disuelve si se pone en un vaso de agua. El vaso entonces contendrá una mezcla uniforme de azúcar y agua; la concentración de azúcar disuelta será la misma en toda la mezcla. Un líquido que es una mezcla completamente homogénea de dos o más sustancias se denomina solución. La sustancia disolvente de una solución es el solvente y la sustancia que se disuelve es el soluto. En este caso, el agua es el solvente y el azúcar es el soluto. Una solución acuosa es una en la que el solvente es el agua.

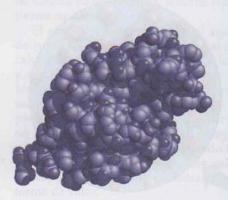
Los alquimistas medievales intentaron encontrar un solvente universal, uno que disolviera cualquier cosa. Descubrieron que nada funciona mejor que el agua. Sin embargo, el agua no es un solvente universal; si lo fuera, disolvería cualquier contenedor en el cual estuviera contenido, incluidas nuestras células. Pero el agua es un solvente muy versátil, una cualidad que proviene de la polaridad de la molécula de agua.

Pongamos, por ejemplo, un cristal del compuesto iónico cloruro de sodio (NaCl) en agua (fig. 3-6). En la superficie del cristal, los iones sodio y cloruro se exponen al solvente. Estos iones y las moléculas de agua tienen una afinidad mutua gracias a su atracción eléctrica. Las regiones de oxígeno de la molécula de agua están cargadas negativamente y se adhieren a cationes sodio. Las regiones de hidrógeno de las moléculas de agua están cargadas positivamente y son atraídas a los aniones cloruro. Como resultado, las moléculas de agua rodean los iones cloruro y sodio individuales, separando y protegiendo los unos de los otros. La esfera de moléculas de agua alrededor de cada ion disuelto se llama capa de hidratación. Al actuar hacia adentro desde la superficie del cristal salino, el agua disuelve finalmente todos los iones. El resultado es una solución de dos solutos, cationes sodio y aniones cloruro, mezclados homogéneamente con agua, el solvente. Otros compuestos iónicos también se disuelven en agua. El agua marina, por ejemplo, contiene una gran variedad de iones disueltos, igual que las células vivas.

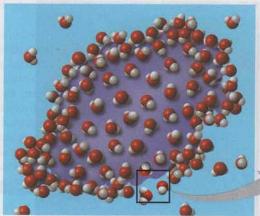
Un compuesto requiere ser iónico para disolverse en agua; los compuestos hechos de moléculas polares no iónicas, como los azúcares, también son solubles en agua. Estos compuestos se disuelven cuando las moléculas de agua rodean a cada una



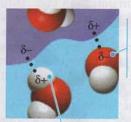
▲ Fig. 3-6. Cristal de sal de mesa disolviéndose en agua. Una esfera de moléculas de agua, denominada capa de hidratación, rodea cada ion soluto.



(a) Molécula de lisozima en un ambiente no acuoso.



(b) Molécula de lisozima (violeta) en un medio acuoso como las lágrimas o la saliva.



El oxígeno es atraido hacia una carga positiva leve de la molécula de lisozima

El oxígeno es atraído hacia una carga negativa leve de la molécula de lisozima

(c) Las regiones iónicas y polares sobre la superficie de la proteína atraen moléculas de agua.

▲ Fig. 3-7. Una proteína soluble en agua. Esta figura muestra a la lisozima humana, una proteína que se encuentra en las lágrimas y la saliva que tiene acción antibacteriana.

de las moléculas del soluto. Incluso moléculas tan grandes como las proteínas pueden disolverse en agua si tienen regiones iónicas y polares en sus superficies. (fig. 3-7). Muchos tipos diferentes de compuestos polares se disuelven en el agua de líquidos biológicos, como la sangre, la savia de las plantas y el líquido que está dentro de todas las células. El agua es el solvente de la vida.

Sustancias hidrófilas y hidrófobas

Aunque sea iónica o polar, se dice que cualquier sustancia que tiene afinidad por el agua es hidrófila (del griego hydor, agua, y philos, amante de). En algunos casos, las sustancias son hidrófilas y no se disuelven realmente. Por ejemplo, algunos componentes de las células son moléculas tan grandes (o complejos de múltiples moléculas) que no se disuelven. Por el contrario, permanecen suspendidas en el líquido acuoso de la célula. Esta mezcla es un ejemplo de un coloide, una suspensión estable de partículas finas en un líquido. Otro ejemplo de una sustancia hidrófila que no se disuelve es el algodón, un producto vegetal. El algodón se compone de moléculas gigantes de celulosa, un compuesto que tiene numerosas regiones de cargas parciales positivas y negativas asociadas con enlaces polares. El agua se adhiere a las fibras de celulosa. Por lo tanto, una toalla de algodón realiza un gran trabajo de secado del cuerpo, pero, aun así, no se disuelve en la lavadora. La celulosa también está presente en las paredes de las células conductoras de agua de una planta; con anterioridad comentamos cómo la adhesión de agua a estas paredes hidrófilas permite el transporte del agua.

Existen, por supuesto, sustancias que no tienen afinidad por el agua. Sustancias que son no iónicas y apolares, en realidad, parecen repeler el agua; se dice que estas sustancias son hidrófobas (del griego *phobos*, miedo). Un ejemplo de la cocina es el aceite vegetal, el cual, como ya sabe, no se mezcla establemente con sustancias basadas en agua, como el vinagre. El comportamiento hidrófobo de las moléculas de aceite se debe al predominio de enlaces relativamente apolares, en este caso,

enlaces entre carbono e hidrógeno, que comparten electrones casi en forma equivalente. Las moléculas hidrófobas relacionadas con los aceites son ingredientes principales de las membranas celulares. (Imagine qué le sucedería a una célula si su membrana se disolviera.)

Concentración del soluto en soluciones acuosas

La química biológica es química "húmeda". La mayoría de las reacciones químicas en organismos implican a solutos disueltos en agua. Para comprender las reacciones químicas necesitamos saber cuántos átomos y moléculas participan. Por lo tanto, es importante aprender cómo calcular la concentración de solutos en una solución acuosa (el número de moléculas de soluto en un volumen de solución).

Cuando se llevan a cabo experimentos, utilizamos la masa para calcular el número de moléculas. Sabemos la masa de cada átomo en una molécula dada, así que podemos calcular su masa molecular, la cual es simplemente la suma de las masas de todos los átomos en una molécula. Como ejemplo, calculemos la masa molecular del azúcar común (sacarosa), que tiene la fórmula molecular C₁₂H₂₂O₁₁. En números redondos de daltons, la masa de un átomo de carbono es 12, la masa de un átomo de hidrógeno es 1 y la masa de un átomo de oxígeno es 16. Por lo tanto, la sacarosa tiene una masa molecular de 342 daltons. Por supuesto, pesar pequeños números de moléculas no es práctico. Por este motivo, generalmente, medimos sustancias en unidades llamadas moles. Al igual que una docena siempre significa doce objetos, un mol (mol) representa un número exacto de objetos: 6,02 × 10²³, que se llama número de Avogadro. Debido a la forma en que el número de Avogadro y la unidad dalton se definieron originalmente hay 6,02 × 1023 daltons en 1 gramo. Esto es significativo porque una vez que determinamos la masa molecular de una molécula como la sacarosa podemos utilizar el mismo número (342), pero con la unidad gramo, para representar la masa de 6,02 × 1023 moléculas de sacarosa, o un mol de sacarosa (esto a veces se denomina masa molar).

Para obtener un mol de sacarosa en el laboratorio, entonces, pesamos 342 g.

La ventaja práctica de medir una cantidad de sustancias químicas en moles es que un mol de una sustancia tiene exactamente el mismo número de moléculas que un mol de cualquier otra sustancia. Si la masa molecular de la sustancia A es de 342 daltons y la de la sustancia B es de 10 daltons, entonces 342 g de A tendrán el mismo número de moléculas que 10 g de B. Un mol de alcohol etílico (C_2H_6O) también contiene $6,02\times10^{23}$ moléculas, pero su masa es de solo 46 g porque la masa de una molécula de alcohol etílico es menor que la de una molécula de sacarosa. Medir en moles es conveniente para los científicos que trabajan en el laboratorio para combinar sustancias en proporciones fijas de moléculas.

¿Cómo elaboraríamos un litro (L) de solución que contenga 1 mol de sacarosa disuelta en agua? Mediríamos 342 g de sacarosa y luego gradualmente agregaríamos agua, agitándola, hasta que el azúcar se disuelva por completo. Luego agregaríamos suficiente agua para llevar el volumen total de solución hasta 1 l. En ese punto tendríamos una solución 1 molar (1 M) de sacarosa. La molaridad —el número de moles de soluto por litro de solución—es la unidad de concentración utilizada con mayor frecuencia por los biólogos para las soluciones acuosas.

Evaluación de conceptos

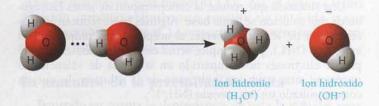
- 1. Describa cómo contribuyen las propiedades del agua al movimiento hacia arriba del agua en un árbol.
- 2. Explique el adagio popular: "No es el calor, es la hume-
- 3. ¿Por qué el congelamiento del agua puede partir las rocas?
- 4. ¿Cómo prepararía una solución 0,5 molar (0,5 *M*) de cloruro de sodio (NaCl)?. (La masa atómica del Na es de 23 daltons y la del Cl es de 35,5 daltons).

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 3-3

La disociación de moléculas de agua genera condiciones ácidas y básicas que afectan a los organismos vivos

Ocasionalmente, un átomo de hidrógeno que participa en un enlace de hidrógeno entre dos moléculas de agua cambia de una molécula a la otra. Cuando esto sucede, el átomo de hidrógeno abandona su electrón y lo que en realidad se transfiere es un ion hidrógeno, un único protón con una carga de 1+. La molécula de agua que pierde un protón es ahora un ion hidróxido (OH-), que tiene una carga de 1-. El protón se une a otra molécula de agua y determina que esa molécula sea un ion hidronio (H₃O+). Podemos hacernos una idea de la reacción química de esta forma:



Aunque esto es lo que sucede en realidad, se puede pensar en el proceso de una forma simplificada, como la disociación (separación) de una molécula de agua en un ion hidrógeno y un ion hidróxido.

Como indica la doble flecha, ésta es una reacción reversible que alcanzará el estado de equilibrio dinámico cuando el agua se disocie a la misma velocidad que comienza a formarse de nuevo a partir de H* y OH⁻. En este punto de equilibrio, la concentración de las moléculas de agua excede enormemente las concentraciones de H* y OH⁻. De hecho, en el agua pura se disocia solo una molécula de agua cada 554 millones. La concentración de cada ion en agua pura es de 10⁻¹ M (a 25 °C). Esto significa que hay solo una diez millonésima parte de un mol de iones hidrógeno por litro de agua pura y un número igual de iones hidróxido.

Aunque la disociación del agua es reversible y estadísticamente rara, es sumamente importante para la química de la vida. Los iones hidrógeno e hidróxido son muy reactivos. Los cambios de su concentración pueden afectar de manera drástica a las proteínas y a otras moléculas complejas. Como vimos, las concentraciones de H⁺ y OH⁻ son iguales en agua pura, pero el agregado de ciertos tipos de solutos, llamados ácidos y bases, rompe este equilibrio. Los biólogos utilizan algo denominado la escala de pH para describir lo ácida o básica (lo opuesto de ácida) que es una solución. En el resto de este capítulo se analizarán los ácidos, las bases y el pH y por qué los cambios en el pH pueden afectar de forma adversa a los organismos.

Efectos de los cambios del pH

Antes de abordar la escala de pH veamos qué son las bases y los ácidos y cómo interactúan con el agua.

Ácidos y bases

¿Qué puede provocar que una solución acuosa tenga un desequilibrio de sus concentraciones de H* y OH-? Cuando las sustancias llamadas ácidos se disuelven en agua, donan H* adicionales a la solución. Un ácido, de acuerdo con la definición utilizada a menudo por los biólogos, es una sustancia que incrementa la concentración de ion hidrógeno de una solución. Por ejemplo, cuando se agrega ácido clorhídrico (HCl) al agua, los iones hidrógeno se disocian de los iones cloruro:

Esta fuente adicional de H+ (la disociación del agua es la otra fuente) da lugar a una solución que tiene más H+ que OH-. Esa solución se conoce como solución ácida.

Una sustancia que reduce la concentración de iones hidrógeno de una solución se llama **base**. Algunas bases reducen la concentración de H^* directamente, al aceptar iones hidrógeno. El amoníaco (NH_3), por ejemplo, actúa como una base cuando el par de electrones no compartido en la órbita de valencia del nitrógeno atrae a un ion hidrógeno de la solución, lo que da como resultado un ion amonio (NH_4^*):

$$NH_3 + H^* \rightleftharpoons NH_4^*$$

Otras bases reducen la concentración de H+ indirectamente al disociarse formando iones hidróxido, que luego se combinan con iones hidrógeno en la solución para formar agua. Una base que actúa de esta forma es el hidróxido de sodio (NaOH), que en el agua se disocia en sus iones:

En cualquier caso, la base reduce la concentración de H⁺. Las soluciones con una concentración de OH⁻ mayor que la de H⁺ se conocen como soluciones básicas. Se dice que una solución en la cual las concentraciones de H⁺ y OH⁻ son iguales es neutra.

Como vimos, se utilizaron flechas simples en las reacciones del HCl y el NaOH. Estos compuestos se disocian por completo cuando se mezclan con agua y, por lo tanto, el ácido clorhídrico se denomina ácido fuerte y el hidróxido de sodio, base fuerte. En contraste, el amoníaco es una base relativamente débil. La doble flecha en la reacción del amoníaco indica que la unión y la liberación de iones hidrógeno son reacciones reversibles, aunque en el equilibrio habrá una proporción fija entre NH₄* y NH₃.

También hay ácidos débiles, que liberan y aceptan nuevamente y de forma reversible iones hidrógeno. Un ejemplo es el ácido carbónico, el cual tiene funciones esenciales en muchos organismos:

Aquí, el equilibrio favorece tanto la reacción hacia la izquierda que cuando se agrega el ácido carbónico al agua, solo el 1% de las moléculas están disociadas en cualquier momento en particular. Aun así, eso es suficiente para desplazar el equilibrio del H* y OH- de la neutralidad.

La escala de pH

En cualquier solución acuosa a 25 °C, el *producto* de las concentraciones de OH⁻ y H⁺ es constante a 10⁻¹⁴. Esto puede escribirse

$$[H^+][OH^-] = 10^{-14}$$

En esta ecuación, los corchetes indican la concentración molar de la sustancia. En una solución neutral a temperatura ambiente [25 °C], [H $^{+}$] = 10^{-7} y [OH $^{-}$] = 10^{-7} , por lo que, en este caso, 10^{-14} es el producto de $10^{-7} \times 10^{-7}$. Si se agrega suficiente ácido a una solución para incrementar la [H $^{+}$] a 10^{-5} M, entonces, la [OH $^{-}$] descenderá en una cantidad equivalente a 10^{-9} M (nótese que $10^{-5} \times 10^{-9} = 10^{-14}$). Esta relación constante expresa el comportamiento de los ácidos y las bases en una solución acuosa. Un ácido no solo agrega iones hidrógeno a una solución, sino que también elimina iones hidróxido debido a la tendencia del H $^{+}$ de

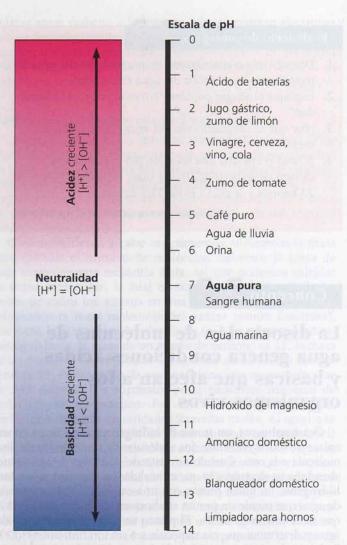
combinarse con el OH⁺ para formar agua. Una base tiene el efecto opuesto, el de incrementar la concentración de OH⁻, pero también reducir la concentración de H⁺ mediante la formación de agua. Si se agrega suficiente cantidad de una base para elevar la concentración de OH⁻ a 10⁻⁴ M, provocará que la concentración de H⁺ caiga a 10⁻¹⁰ M. Siempre que conozcamos la concentración de OH⁻ o de H⁺ en una solución acuosa podemos deducir la concentración del otro ion.

Debido a que las concentraciones de H¹ y OH⁻ de las soluciones pueden variar en un factor de 100 billones o más los científicos desarrollaron una forma de expresar esta variación de forma más conveniente que en moles por litro. La escala de pH (fig. 3-8) comprende el intervalo de las concentraciones de H¹ y OH⁻ empleando logaritmos. El pH de una solución se define como el logaritmo negativo (base 10) de la concentración de iones hidrógeno:

$$pH = -log [H^+]$$

Para una solución acuosa neutra [H+] es 10-7 M, lo que da

$$-\log 10^{-7} = -(-7) = 7$$



▲ Fig. 3-8. Escala de pH y valores de pH de algunas soluciones acuosas.

Obsérvese que el pH *disminuye* a medida que la concentración de H⁺ *aumenta*. Nótese también que aunque la escala de pH se basa en la concentración de H⁺, también implica una concentración de OH⁻. Una solución de pH 10 tiene una concentración de hidrógeno de 10⁻¹⁰ M y una concentración de ion hidróxido de 10⁻⁴ M.

El pH de una solución acuosa neutra es 7, el punto medio de la escala. Un valor de pH menor de 7 denota una solución ácida; cuanto menor sea el número, más ácida será la solución. La mayoría de los líquidos biológicos están dentro del intervalo de pH 6-8. Sin embargo, hay algunas excepciones, entre ellas, el jugo digestivo fuertemente ácido del estómago humano, que tiene un pH de alrededor de 2.

Recuerde que cada unidad de pH representa una diferencia de diez veces en las concentraciones de OH- y H+. Es esta característica matemática la que vuelve la escala de pH tan compacta. Una solución de pH 3 no es el doble de ácida que una solución de pH 6, sino mil veces más ácida. Cuando el pH de una solución cambia levemente, las concentraciones de H+ y OH- en la solución cambian de manera sustancial.

Buffers

El pH interno de la mayoría de las células vivas es cercano a 7. Incluso un pequeño cambio del pH puede ser dañino porque los procesos químicos de la célula son muy sensibles a las concentraciones de iones hidrógeno e hidróxido.

La presencia de buffers en los líquidos biológicos permite un pH relativamente constante pese a la adición de ácidos o bases. Los buffers o soluciones amortiguadoras son sustancias que minimizan los cambios de las concentraciones de H⁺ y OH⁻ en ma solución. Por ejemplo, los buffers normalmente mantienen el pH de la sangre humana muy cercano a 7,4, un pH ligeramente básico. Una persona no puede sobrevivir durante más de mos minutos si el pH de la sangre disminuye a 7 (neutro) o se eleva a 7,8. En circunstancias normales, la capacidad amortiguadora de la sangre evita esos cambios bruscos del pH.

Un buffer actúa aceptando iones hidrógeno de la solución cuando están en exceso y donando iones hidrógeno a la solución cuando se han agotado. La mayoría de las soluciones buffer contienen un ácido débil y su correspondiente base, que se combina de forma reversible con los iones hidrógeno. Varios buffers contibuyen a la estabilidad del pH en la sangre humana y en muchas otras soluciones biológicas. Una de éstas es el ácido carbónico (H₂CO₃) que, como ya se mencionó, se disocia para producir ion bicarbonato (HCO₂-) e ion hidrógeno (H⁺):

Este equilibrio químico entre el ácido carbónico y el bicarbonato actúa como un regulador del pH, desplazando la reacción de izquierda a derecha a medida que otros procesos en la solución agregan o extraen iones hidrógeno. Si la concentración de H⁺ en la sangre comienza a descender (es decir, si el pH se eleva), la reacción se inclina hacia la derecha y se disomás ácido carbónico, reabasteciéndola con iones hidrógeno. Pero cuando la concentración en la sangre comienza a devarse (cuando el pH desciende), la reacción se inclina hacia la izquierda, donde el HCO₃⁻ (la base) extrae los iones hidró-

geno de la solución para formar H_2CO_3 . Así, el sistema buffer de ácido carbónico-bicarbonato consiste en un ácido y una base en equilibrio entre sí. La mayoría de los otros buffers también son pares de ácidos y bases.

La amenaza de la precipitación ácida

Teniendo en cuenta la dependencia de toda la vida del agua, la contaminación de ríos, lagos y mares es un problema ambiental grave. Una de las agresiones más graves a la calidad del agua es la precipitación ácida. La lluvia no contaminada tiene un pH de alrededor de 5,6, levemente ácida, debido a la formación de ácido carbónico a partir del dióxido de carbono y del agua. La **precipitación ácida** se refiere a la lluvia, la nieve o la niebla con un pH menor o más ácido que 5,6.

La precipitación ácida se debe, sobre todo, a la presencia de óxidos de azufre y óxidos de nitrógeno en la atmósfera, compuestos gaseosos que reaccionan con el agua en el aire formando ácidos fuertes, que caen a la tierra con la lluvia o la nieve. Una fuente importante de estos óxidos es el uso de combustibles fósiles (carbón, petróleo y gas) en industrias y automóviles. Las plantas eléctricas que queman carbón producen más contaminantes de este tipo que cualquier otra fuente individual. Los vientos transportan los contaminantes a grandes distancias y la lluvia ácida puede caer a cientos de kilómetros de distancia de los centros industriales. En ciertas zonas de Pensilvania y Nueva York, el pH promedio de la lluvia de diciembre de 2001 fue de 4,3, alrededor de 20 veces más ácido que el de la lluvia normal. La precipitación ácida cae en muchas otras regiones, entre ellas, el este de Canadá, las montañas Cascada del noroeste del Pacífico y ciertas partes de Europa y Asia (fig. 3-9).

La precipitación ácida puede dañar la vida en los lagos y los arroyos. Además, la precipitación ácida que cae en la tierra lava ciertos iones minerales, como los iones calcio y magnesio, que ordinariamente ayudan a mantener el pH de la solución del suelo y son nutrientes esenciales para el crecimiento de plantas. Al mismo tiempo, otros minerales, como el aluminio, alcanzan concentraciones tóxicas cuando la acidificación incrementa su solubilidad. Los efectos de la precipitación ácida sobre la química del



▲ Fig. 3-9. La precipitación ácida y sus efectos en un bosque. Se piensa que la precipitación ácida es responsable de la muerte de los árboles en muchos bosques, incluido el bosque de abetos de la República Checa que se observa aquí.

suelo han hecho mella sobre algunos bosques de Norteamérica y están contribuyendo al deterioro de los bosques europeos (fig. 3-9). Sin embargo, hay estudios que indican que actualmente la mayoría de los bosques de Norteamérica no están sufriendo la precipitación ácida de manera sustancial.

Hay razones para ser optimista respecto de la calidad futura de las fuentes de agua: hemos progresado en la reducción de la precipitación ácida (cap. 54). Algunos progresos proceden solo de las acciones de la gente que es consciente de la calidad ambiental. Esto requiere el entendimiento del papel crucial que desempeña el agua en la adaptabilidad ambiental para la continuación de la vida sobre la Tierra.

Evaluación de conceptos

- En comparación con una solución básica de pH 9, el mismo volumen de una solución ácida a pH 4 tiene _____ veces más iones hidrógeno (H⁺).
- El HCl es un ácido fuerte que se disocia completamente en agua: HCl → H*+ OH⁻. ¿Cuál es el pH del HCl 0,01

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 3

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 3-1

La polaridad de las moléculas de agua produce enlaces de hidrógeno

Un enlace de hidrógeno se forma cuando el oxígeno de una molécula de agua es atraída eléctricamente por el hidrógeno de una molécula adyacente. El enlace de hidrógeno entre moléculas de agua es la base de las propiedades inusuales del agua (pp. 47-48).

Concepto 3-2

Cuatro propiedades emergentes del agua contribuyen a la adaptabilidad de la Tierra para la vida

- Cohesión (pp. 48-49). El enlace de hidrógeno mantiene las moléculas de agua unidas entre si y esta cohesión ayuda a succionar agua hacia arriba en los vasos microscópicos de las plantas. El enlace de hidrógeno también explica la tensión superficial del agua.
- Regulación de la temperatura (pp. 49-50). El enlace de hidrógeno hace que el agua tenga un calor específico alto. El calor se absorbe cuando los enlaces de hidrógeno se rompen y se libera cuando se forman enlaces de hidrógeno, lo que ayuda a minimizar fluctuaciones de temperatura dentro de límites que permiten la vida. El enfriamiento por evaporación se basa en el alto calor de vaporización del agua. Las moléculas de agua deben tener una energía cinética relativamente alta para romper los enlaces de hidrógeno. La pérdida por evaporación de estas moléculas de agua energéticas enfría la superficie.

- ▶ Aislamiento de grandes masas de agua por el hielo flotante (pp. 50-51). El hielo es menos denso que el agua líquida debido a que sus enlaces de hidrógeno más organizados causan expansión dentro de una formación de cristal. La menor densidad determina que el hielo flote, lo que permite que la vida exista bajo la superficie congelada de lagos y mares polares.
- El solvente de la vida (pp. 51-53). El agua es un solvente inusualmente versátil debido a que sus moléculas polares son atraídas hacia sustancias polares y cargadas. Los iones o sustancias polares que rodean las moléculas de agua se disuelven y se denominan solutos. Las sustancias hidrófilas tienen afinidad por el agua; las sustancias hidrófobas no. La molaridad, el número de moles de soluto por litro de solución, se utiliza como una medida de la concentración de soluto en soluciones. Un mol es un cierto número de moléculas de una sustancia. La masa de un mol de la sustancia en gramos es la misma que la masa molecular en daltons.

Concepto 3

La disociación de moléculas de agua provoca condiciones ácidas y básicas que afectan a los organismos vivos

- ► Efectos de los cambios del pH (pp. 53-55). El agua puede disociarse en H¹ y OH⁻. La concentración de H² se expresa como pH, donde pH = —log [H¹]. Los ácidos donan H¹ adicionales en soluciones acuosas; las bases donan OH⁻ o aceptan H¹. En una solución neutra a 25 °C, [H¹] = [OH⁻] = 10⁻¹ y pH = 7. En una solución ácida, la [H¹] es mayor que la [OH⁻] y el pH es menor que 7. En una solución básica la [H¹] es menor que la [OH⁻] y el pH es superior a 7. Los buffers en los líquidos biológicos amortiguan los cambios del pH. Un buffer consiste en un par ácidobase que se combina en forma reversible con iones hidrógeno.
- ▶ La amenaza de la precipitación ácida (pp. 55-56). La precipitación ácida es lluvia, nieve o niebla con un pH inferior a 5,6. A menudo es resultado de una reacción en el aire entre vapor de agua y óxidos de azufre y óxidos de nitrógeno producidos por la combustión de combustibles fósiles.

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál es la mejor explicación de la frase "adaptabilidad del ambiente", utilizada en este capítulo?
 - a. El ambiente de la Tierra es constante.
 - b. Es el ambiente físico, no la vida, lo que ha cambiado.
 - c. El medio ambiente de la Tierra se ha adaptado a la vida.
 - d. La vida como la conocemos depende de ciertas cualidades ambientales sobre la Tierra.
 - e. El agua y otros aspectos del ambiente de la Tierra existen debido a que hacen al planeta más apropiado para la vida.
- 2. Muchos mamíferos regulan su temperatura corporal mediante el sudor. ¿Qué propiedad del agua participa en la capacidad de sudar para bajar la temperatura corporal?
 - a. El cambio de la densidad del agua cuando se condensa.
 - b. La capacidad del agua para disolver moléculas en el aire.
 - c. La liberación de calor mediante la ruptura de puentes de hidrógeno.
 - d. La absorción de calor mediante la ruptura de puentes de hidrógeno.
 - e. La alta tensión superficial del agua.
- 3. En el caso de dos cuerpos de materia en contacto, el calor siempre fluve desde:
 - a. El cuerpo con más calor hacia el otro con menos calor.
 - b. El cuerpo con temperatura más alta hacia el otro con temperatura más baja.
 - c. El cuerpo más denso hacia el cuerpo menos denso.
 - d. El cuerpo con más agua hacia el otro con menos agua.
 - e. El cuerpo más grande hacia el cuerpo más pequeño.
- 4. Una porción de pizza tiene 500 kcal. Si pudiéramos quemar la pizza y utilizar todo el calor para calentar un recipiente de 50 L de agua fría, ¿cuál sería el incremento aproximado de la temperatura del agua? (Un litro de agua fría pesa alrededor de 1 kg).
 - a. 50 °C d. 100 °C
 - b.5°C e.1°C
 - c. 10 °C
- 5. Los enlaces que se rompen cuando el agua se evapora son:
 - a. Enlaces iónicos.
 - b. Enlaces entre moléculas de agua.
 - c. Enlaces entre átomos dentro de moléculas individuales de agua.
 - d. Enlaces covalentes polares.
 - e. Enlaces covalentes no polares.
- 6. De los siguientes, ¿cuál es un ejemplo de una sustancia hidrófoba?
 - a. Papel.
- d. Azúcar.
- b. Sal de mesa.
- e. Pasta.
- c. Cera.
- 7. Podemos estar seguros de que un mol de azúcar común y un mol de vitamina C son iguales en sus:
 - a. Masas en daltons.
- d. Número de átomos.
- b. Masas en gramos.
- e. Volumen.
- c. Número de moléculas.

- 8. ¿Cuántos gramos de ácido acético (C,H4O,) podrían utilizarse para elaborar 10 L de una solución acuosa 0,1 M de ácido acético? (Nota: las masas atómicas, en daltons, son aproximadamente 12 para el carbono, 1 para el hidrógeno y 16 para el oxígeno).
 - a. 10,0 g. d. 60,0 g. b. 0,1 g. e. 0,6 g.
 - c. 6,0 g.
- 9. La precipitación ácida ha disminuido el pH de un lago a 4,0. ¿Cuál es la concentración de ion hidrógeno del lago?
- d. 104 M.
- b. 10-10 M.
- e. 4 %.
- c. 10-4 M.
- 10. ¿Cuál es la concentración de ion hidróxido del lago descrito en la pregunta 9?
 - d. 10-14 M. a. 10-7 M.
 - e. 10 M. b. 10-4 M.
 - c. 10-10 M.

importantes?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La superficie del planeta Marte tiene un paisaje que recuerda al flujo de agua sobre la Tierra, con algo parecido a canales serpenteantes y áreas en las que hubo agua. Recientes sondas enviadas a Marte han revelado que alguna vez hubo agua líquida en su superficie. Actualmente existe hielo en los polos marcianos y algunos científicos sospechan que debajo de la superficie de Marte puede haber una gran cantidad de agua. ¿Por qué ha habido tanto interés en saber si hubo agua en Marte? ¿La presencia de agua hace más probable que la vida

Problemas científicos

haya evolucionado allí? ¿Qué otros factores físicos podrían ser también

- 1. Diseñe un experimento controlado para probar la hipótesis de que la precipitación ácida inhibe el crecimiento de Elodea, una planta común de agua dulce.
- 2. En áreas de agricultura, los granjeros ponen especial atención en el pronóstico del tiempo. Inmediatamente antes de una helada pronosticada para la noche, los granjeros rocían agua sobre el cultivo para proteger las plantas. Utilice las propiedades del agua para explicar cómo funciona este método. Mencione por qué los enlaces de hidrógeno explican este fenómeno.

Ciencia, tecnología y sociedad

La agricultura, la industria y las poblaciones crecientes de las ciudades compiten todas, a través de la influencia política, por el agua. Si usted estuviera a cargo de los recursos hídricos en una región árida, ¿cuáles serían sus prioridades para destinar el suministro de agua limitada para varios usos? ¿Cómo trataría usted de construir un consenso entre los grupos con intereses diferentes?

El carbono y la diversidad molecular de la vida



▲ Fig. 4-1. La vida se basa en el carbono.

Conceptos clave

- 4-1 La química orgánica es el estudio de los compuestos de carbono
- **4-2** Los átomos de carbono pueden formar diversas moléculas al unirse a otros cuatro átomos
- 4-3 Los grupos funcionales son las partes de las moléculas que participan en reacciones químicas

Panorama general

Carbono: la columna vertebral de las moléculas biológicas

Aunque el agua es el medio universal de la vida sobre la Tierra, los organismos vivos, entre ellos todas las plantas y el caracol que se ve en la figura 4-1, están constituidos de compuestos químicos basados en su mayor parte en el elemento carbono. El carbono llega a la biosfera a través de la acción de las plantas, las cuales utilizan la energía solar para transformar el CO, de la atmósfera en las moléculas de la vida. Estas moléculas después son transferidas a animales que se alimentan de plantas, como el caracol de la fotografía. De todos los elementos químicos, el carbono es incomparable en cuanto a su capacidad para formar moléculas grandes, complejas y diversas y esta diversidad molecular ha hecho posible la diversidad de organismos que evolucionaron sobre la Tierra. Las proteínas, el DNA, los hidratos de carbono y otras moléculas que distinguen la materia viva del material inanimado están compuestos de átomos de carbono unidos entre sí y a átomos de otros elementos. El hidrógeno (H), el oxígeno (O), el nitrógeno (N), el azufre (S) y el fósforo (P) son otros ingredientes comunes de estos compuestos, pero es el carbono (C) el que es responsable de la gran diversidad de las moléculas biológicas.

Las proteínas y otras moléculas muy grandes son el principal centro de atención del capítulo 5. En este capítulo se investigan las propiedades de las moléculas más pequeñas, que se emplean para ilustrar algunos conceptos de la estructura molecular que destaca la importancia del carbono para la vida y el tema de que las propiedades emergentes surgen a partir de la organización de la materia en organismos vivos.

Concepto 4-1

La química orgánica es el estudio de los compuestos de carbono

Se dice que los compuestos que contienen carbono son orgánicos y la rama de la química que se especializa en el estudio de los compuestos de carbono se llama **química orgánica**. Los compuestos orgánicos abarcan desde moléculas simples, como el metano (CH₄), hasta moléculas colosales, como las proteínas, con miles de átomos y masas moleculares que exceden los 100 000 daltons. La mayoría de los compuestos orgánicos contienen átomos de hidrógeno además de átomos de carbono.

Los porcentajes globales de los principales elementos de la vida –C, H, O, N, S y P– son bastante uniformes en todos los organismos. Sin embargo, a causa de la versatilidad del carbono, esta variedad limitada de componentes químicos atómicos, tomados en aproximadamente las mismas proporciones, puede utilizarse para formar una inagotable variedad de moléculas orgánicas. Diferentes especies de organismos y diferentes individuos dentro de una especie se distinguen por las variaciones en sus moléculas orgánicas.

Desde los comienzos de la historia humana, las personas utilizaron otros organismos como fuentes de sustancias valiosas, desde alimentos hasta medicinas y tejidos. La ciencia de la química orgánica se originó con el fin de purificar y mejorar la producción de estos productos. Al comienzo del siglo XIX, los químicos habían aprendido a fabricar muchos compuestos simples en el laboratorio combinando elementos en las condiciones adecuadas. Sin embargo, la síntesis artificial

de las moléculas complejas extraídas a partir de la materia viva parecía imposible. En esa época, el químico suizo Jöns Jakob Berzelius estableció la distinción entre compuestos orgánicos, que aparentemente podían surgir solo dentro de los organismos vivos, y compuestos inorgánicos, que se encontraban en el mundo inanimado. La nueva disciplina de la química orgánica se construyó primero sobre una base de vita-Ísmo, la creencia en una fuerza viva fuera de la jurisdicción de las leyes físicas y químicas.

Los químicos comenzaron a reducir paulatinamente el alcance de los cimientos del vitalismo cuando aprendieron a sintetizar compuestos orgánicos en sus laboratorios. En 1828, Friedrich Wöhler, un químico alemán que había estudiado con Berzelius, intentó elaborar una sal "inorgánica", el cianato de amonio, mezclando soluciones de iones amonio (NH,+) e iones cianato (CNO-). Wöhler se asombró al encontrar que en lugar del producto esperado había obtenido urea, un compuesto orgánico presente en la orina de los animales. Wöhler retó a los vitalistas cuando escribió, "debo decirles que puedo preparar urea sin necesidad de un riñón o un animal, sea hombre o perro". Sin embargo, uno de los ingredientes utilizados en la síntesis, el cianato, se había extraído de sangre animal y los vitalistas no se afectaron por el descubrimiento de Wöhler. No obstante, pocos años después, Hermann Kolbe, un estudiante de Wöhler, fabricó el compuesto orgánico ácido acético a partir de sustancias inorgánicas que podían prepararse directamente a partir de elementos puros.

El fundamento del vitalismo finalmente se desmoronó después de varias décadas más de síntesis de laboratorio de compuestos orgánicos cada vez más complejos. En 1953, Stanley Miller, entonces un estudiante graduado en la Universidad de Chicago, ayudó a incorporar esta síntesis abiótica de compuestos orgánicos al contexto de la evolución. Miller simuló en el laboratorio las condiciones químicas existentes en la Tierra primitiva para demostrar que la síntesis espontánea de compuestos orgánicos pudo haber sido una etapa inicial del origen de la

vida (fig. 4-2).

Los pioneros de la química orgánica ayudaron a alterar la corriente principal del pensamiento biológico del vitalismo al mecanicismo, la visión de que todos los fenómenos naturales, incluidos los procesos de la vida, están gobernados por leyes físicas y químicas. La química orgánica se redefinió como el estudio de los compuestos del carbono, independientemente de su origen. La mayoría de los compuestos orgánicos que se presentan de forma natural son producidos por organismos y estas moléculas representan una diversidad y un rango de complejidad inigualable por los compuestos inorgánicos. Sin embargo, las mismas reglas de la química se aplican a las moléculas orgánicas e inorgánicas por igual. El fundamento de la química orgánica no es una fuerza intangible de vida, sino la versatilidad química única del elemento carbono.

Evaluación de conceptos



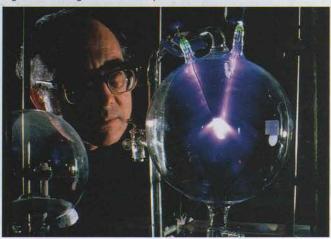
1. En el experimento de Stanley Miller ¿qué conclusiones pueden extraerse de la presencia de urea en los productos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Figura 4-2

Investigación: ¿Podrían haberse sintetizado los compuestos orgánicos en forma abiótica en la Tierra primitiva?

EXPERIMENTO En 1953, Stanley Miller simuló lo que se pensaba eran las condiciones en la Tierra primitiva, carente de vida. Como se muestra en esta reacción, Miller utilizó descargas eléctricas (rayos simulados) para desencadenar reacciones en una "atmósfera primitiva" de H₂O, H₂, NH₃ (amoníaco) y CH₄ (metano), algunos de los gases liberados por los volcanes.



RESULTADOS En el aparato de Miller se sintetizaron diversos compuestos orgánicos que desempeñan papeles clave en las células vivas.

Los compuestos orgánicos pueden haberse sintetizado en forma abiótica en la Tierra primitiva, preparando el terreno para el origen de la vida (exploraremos esta hipótesis con mayor detalle en el capítulo 26).

Concepto 4-2

Los átomos de carbono pueden formar diversas moléculas al unirse a otros cuatro átomos

La clave de las características químicas de un átomo, que aprendió en el capítulo 2, se encuentra en la configuración de sus electrones. La configuración electrónica determina los tipos y los números de enlaces que un átomo formará con otros átomos.

Formación de enlaces con carbono

El carbono tiene un total de 6 electrones, con 2 en la primera órbita de electrones y 4 en la segunda órbita. Al tener 4 electrones de valencia en una órbita que soporta 8, el carbono tendría que donar o aceptar 4 electrones para completar su órbita de valencia y convertirse en un ion. En su lugar, un átomo de carbono, generalmente completa su órbita de valencia al compartir sus 4 electrones con otros átomos en enlaces covalentes, de forma que haya 8 electrones presentes. Así, cada átomo de car-

Nombre y comentario	Fórmula molecular	Fórmula estructural	Modelo de esferas y varillas	Modelo espacial
(a) Metano. Cuando un átomo de carbono tiene cuatro enlaces simples con otros átomos, la molécula es tetraédrica.	CH ₄	H H — C — H H		8
(b) Etano. Una molécula puede tener más de un grupo tetraédrico de átomos unidos mediante enlaces simples (el etano se compone de dos de estos grupos).	C ₂ H ₆	H H H H		3
(c) Eteno (etileno). Cuando dos átomos de carbono están unidos por un doble enlace, todos los átomos unidos a esos carbonos se encuentran en el mismo plano; la molécula es plana.	С ₂ Н ₄	$H \subset = \subset H$		1

▲ Fig. 4-3. Formas de tres moléculas orgánicas simples.

bono actúa como un punto de intersección a partir del cual una molécula puede ramificarse en hasta cuatro direcciones. Esta tetravalencia es uno de los aspectos de la versatilidad del carbono que hace posible que haya moléculas grandes y complejas.

En el capítulo 2 también aprendió que cuando un átomo de carbono forma enlaces covalentes simples, la disposición de sus cuatro orbitales híbridos determina que los enlaces formen un ángulo que los sitúa en las esquinas de un tetraedro imaginario (fig. 2-16b). Los ángulos de enlace en el metano (CH4) son de 109,5° (fig. 4-3a) y son, aproximadamente, los mismos en cualquier grupo de átomos en el que el carbono tiene cuatro enlaces simples. Por ejemplo, el etano (C2H6) tiene la forma de dos tetraedros que se solapan en sus ápices (fig. 4-3b). En las moléculas con aun más carbonos, cada grupo de un carbono unido a otros cuatro átomos tiene forma tetraédrica. Pero cuando dos átomos de carbono están unidos por un doble enlace, todos los enlaces alrededor de esos carbonos se encuentran en el mismo plano. Por ejemplo, el eteno (C2H4) es una molécula plana; sus átomos se sitúan en el mismo plano (fig. 4-3c). Es conveniente representar todas las fórmulas estructurales como si las moléculas representadas fueran planas, pero debemos tener presente que las moléculas son tridimensionales y que con frecuencia la forma de una molécula determina su función.

La configuración electrónica del carbono le confiere su compatibilidad covalente con muchos elementos diferentes. La **figura 4-4** muestra diagramas de órbitas de electrones de los cuatro principales componentes atómicos de las moléculas orgánicas. Como recordará del capítulo 2, estos modelos nos permiten ver las valencias del carbono y sus compañeros más frecuentes, el oxígeno, el hidrógeno y el nitrógeno. Podemos considerar estas valencias como el fundamento de las reglas de los enlaces covalentes en la química orgánica: el código de construcción que gobierna la arquitectura de las moléculas orgánicas.

Hidrógeno (valencia = 1)

Oxígeno (valencia = 2)

Nitrógeno (valencia = 3)

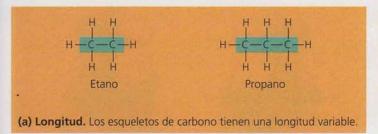
(valencia = 4)

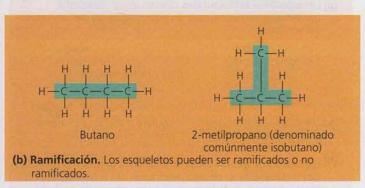
▲ Fig. 4-4. Diagramas de órbitas electrónicas que muestran las valencias de los principales elementos de las moléculas orgánicas. La valencia es el número de enlaces covalentes que puede formar un átomo. Generalmente, es igual al número de electrones requerido para completar la órbita de electrones más externa (de valencia) (fig. 2-8).

Un par de ejemplos adicionales demostrará cómo se aplican las reglas de los enlaces covalentes a los átomos de carbono con compañeros distintos del hidrógeno. En la molécula de dióxido de carbono (CO₂), un único átomo de carbono se une a dos átomos de oxígeno mediante enlaces covalentes dobles. La fórmula estructural del CO₂ es la siguiente:

$$O = C = O$$

Cada línea de una fórmula estructural representa un par de electrones compartidos. Nótese que el átomo de carbono en el CO₂ participa en dos dobles enlaces, el equivalente de cuatro enlaces covalentes simples. La disposición completa las órbitas de valencia de todos los átomos en la molécula. Debido a que el dióxido de carbono es una molécula muy simple y carece de hidrógeno, con frecuencia se la considera inorgánica, aunque contiene carbono. Sea que se considere al CO₂ orgánico o no, no hay duda de su importancia para el mundo viviente. Como se mencionó previamente, el CO₂ es la fuente de carbono para todas las moléculas orgánicas halladas en los organismos.





(c) Dobles enlaces. El esqueleto puede tener dobles enlaces, cuya ubicación puede variar.



▲ Fig. 4-5. Variaciones de los esqueletos carbonados. Los hidrocarburos, las moléculas orgánicas que constan únicamente de carbono e hidrógeno, ilustran la diversidad de los esqueletos de carbono de las moléculas orgánicas.

Urea

Otra molécula relativamente simple es la urea, CO(NH2)2. Éste es el compuesto orgánico hallado en la orina que Wöhler aprendió a sintetizar al comienzo del siglo xix. La fórmula estructural de la urea se muestra a la derecha

Una vez más, cada átomo tiene el número necesario de enlaces covalentes. En este caso, un átomo de carbono está implicado tanto en los enlaces simples como en los dobles.

Tanto la urea como el dióxido de carbono son moléculas con solo un átomo de carbono. Pero como se observa en la figura 4-3, un átomo de carbono también puede utilizar uno o más de sus electrones de valencia para formar enlaces covalentes con otros átomos de carbono, lo que hace posible conectar los átomos en cadenas de una variedad aparentemente infinita.

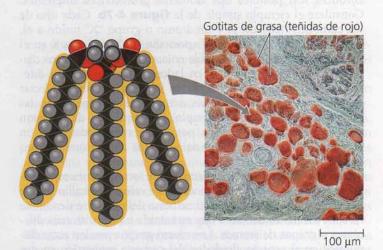
La diversidad molecular surge de la variación del esqueleto de carbono

Las cadenas de carbono forman los esqueletos de la mayoría de las moléculas orgánicas (fig. 4-5). Los esqueletos varían en longitud y pueden ser rectilíneos, ramificados o dispuestos en anillos cerrados. Algunos esqueletos de carbono tienen dobles enlaces, que varían en número y ubicación. Esta variación de los esqueletos de carbono es una causa importante de la complejidad y la diversidad molecular que caracteriza a la materia viva. Además, los átomos de otros elementos pueden unirse a los esqueletos en los sitios disponibles.

Hidrocarburos

Todas las moléculas que se muestran en las figuras 4-3 y 4-5 son hidrocarburos, moléculas orgánicas que constan solo de carbono e hidrógeno. Los átomos de hidrógeno están unidos al esqueleto de carbono donde hay electrones disponibles para el enlace covalente. Los hidrocarburos son los principales componentes del petróleo, que se denomina combustible fósil debido a que está compuesto de restos parcialmente descompuestos de organismos que vivieron hace millones de años.

Aunque los hidrocarburos no son muy abundantes en los organismos vivos, muchas de las moléculas orgánicas de una célula tienen regiones que constan solo de carbono e hidrógeno. Por ejemplo, las moléculas conocidas como lípidos tienen largas cadenas hidrocarbonadas unidas a componentes que no son hidrocarburos (fig. 4-6). Ni el petróleo ni los lípidos se disuel-



(a) Molécula de lípido

(b) Células adiposas de mamífero

A Fig. 4-6. El papel de los hidrocarburos en los lípidos. (a) Una molécula de lípido consta de un pequeño componente no hidrocarbonado unido a tres colas de carbono. Las colas pueden romperse liberando energía. También explican el comportamiento hidrófobo de los lípidos. (Negro = carbono; gris = hidrógeno; rojo = oxígeno.) (b) Las células adiposas de los mamíferos acumulan moléculas de lípidos como reserva de combustible. Cada célula adiposa en esta microfotografía está casi llena de una gran gotita de grasa, que contiene un enorme número de moléculas de lípidos.

ven en agua; ambos son compuestos hidrófobos debido a que la gran mayoría de sus enlaces son uniones no polares entre carbono e hidrógeno. Otra característica de los hidrocarburos es que pueden sufrir reacciones que liberan una cantidad relativamente grande de energía. La gasolina que impulsa a un automóvil se compone de hidrocarburos y las cadenas de hidrocarburos de las moléculas de lípidos sirven como combustible que se almacena en los cuerpos de los animales.

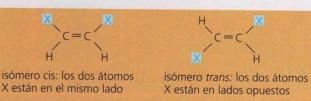
Isómeros

La variación en la arquitectura de las moléculas orgánicas puede verse en los **isómeros**, compuestos que tienen los mismos números de átomos de los mismos elementos pero diferentes estructuras y, como consecuencia, diferentes propiedades. Compare, por ejemplo, los dos pentanos de la **figura 4-7a**. Ambos tienen la fórmula molecular $C_5 H_{12}$, pero difieren en la disposición covalente de sus esqueletos de carbono. El esqueleto es recto en una forma del pentano pero ramificado en la otra. Examinaremos tres tipos de isómeros: isómeros estructurales, isómeros geométricos y enantiómeros.

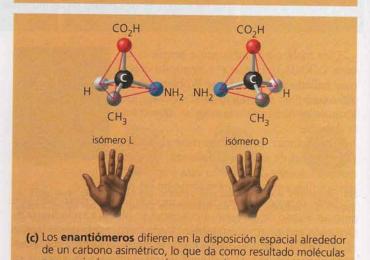
Los **isómeros estructurales** difieren en las disposiciones covalentes de sus átomos. El número de isómeros posibles aumenta considerablemente a medida que los esqueletos de carbono incrementan en tamaño. Existen solo tres pentanos (dos se muestran en la fig. 4-7a), pero hay 18 variedades de C_8H_{18} y 366 319 isómeros estructurales posibles del $C_{20}H_{42}$. Los isómeros estructurales también pueden diferir en la ubicación de los dobles enlaces.

Los isómeros geométricos tienen la misma asociación covalente, pero difieren en su disposición espacial. Los isómeros geométricos surgen de la inflexibilidad de los enlaces dobles, que, a diferencia de los enlaces simples, no permitirán que los átomos que unen giren libremente sobre el eje de enlace. Si un doble enlace une dos átomos de carbono y cada C también tiene dos átomos diferentes (o grupos de átomos) unidos a él, entonces son posibles dos isómeros geométricos diferentes. Considere el ejemplo simple de la figura 4-7b. Cada uno de los carbonos tiene un H y un átomo o grupo "X" unido a él, pero un isómero tiene una disposición "cis", con dos X en el mismo lado en relación al doble enlace, y el otro tiene una disposición "trans", con dos X en lados opuestos. La sutil diferencia de forma entre los isómeros geométricos puede afectar de manera espectacular a las actividades biológicas de las moléculas orgánicas. Por ejemplo, la bioquímica de la visión implica un cambio inducido por la luz en la rodopsina, un compuesto químico del ojo, del isómero cis al isómero trans (cap. 49).

Los enantiómeros son moléculas que son imágenes especulares la una de la otra. En los modelos de esferas y varillas que se muestran en la **figura 4-7c**, el carbono del medio se denomina carbono asimétrico debido a que está unido a cuatro átomos diferentes o grupos de átomos. Los cuatro grupos pueden estar dispuestos en el espacio alrededor del carbono asimétrico en dos formas diferentes, que son imágenes especulares. Son, en cierta forma, las versiones izquierda y derecha de la molécula. Una célula puede distinguir estos isómeros según sus formas diferentes. Por lo general un isómero es biológicamente activo y el otro es inactivo.

El concepto de los enantiómeros es importante en la industria farmacéutica porque los dos enantiómeros de un fármaco pueden no ser igualmente efectivos. Por ejemplo, la L-dopa es efectiva contra la enfermedad de Parkinson, mientras que su 

(b) Los isómeros geométricos difieren en la disposición alrededor de un doble enlace; en estos diagramas, las X representan un átomo o grupo de átomos unido a un carbono de un doble enlace.



▲ Fig. 4-7. Tres tipos de isómeros. Compuestos con la misma fórmula molecular pero diferentes estructuras, los isómeros son una fuente de diversidad en las moléculas orgánicas.

que son imágenes especulares, como la mano izquierda y la

derecha. Los dos isómeros se designan isómero L y D de la

palabra latina para izquierda y derecha (levo y dextro). Los

enantiómeros no pueden superponerse uno sobre el otro.

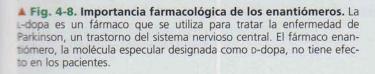
enantiómero, la D-dopa, no lo es **(fig. 4-8)**. En algunos casos, uno de los isómeros puede producir efectos dañinos. Éste fue el caso de la talidomida, un fármaco recetado a miles de mujeres embarazadas a finales de la década de 1950 y a principios de la de 1960. El fármaco era una mezcla de dos enantiómeros. Un enantiómero reducía las náuseas matutinas, el efecto deseado, pero el otro provocaba malformaciones congénitas graves. (Lamentablemente, aunque el enantiómero "bueno" de la talidomida se utilice en forma purificada, en ocasiones, se convierte en el enantiómero "malo" en el cuerpo del paciente). Los efectos discrepantes de los enantiómeros en el cuerpo demuestran que los organismos son sensibles incluso a variaciones muy leves en la arquitectura molecular. Una vez más se observa que las molécu-



L-Dopa (efectiva contra la enfermedad de Parkinson)



D-Dopa (biológicamente inactiva)



las tienen propiedades emergentes que dependen de la disposición específica de sus átomos.

Evaluación de conceptos



- Dibuje la fórmula estructural del C₂H₄.
- 2. Observe la figura 4-5 y determine qué par(es) de molécula(s) es (son) isómero(s) entre sí, e identifique el (los) tipo(s) de isómero(s).
- 3. ¿Qué similitud química hay entre la gasolina y los lípidos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 4-3

Los grupos funcionales son las partes de las moléculas que participan en reacciones químicas

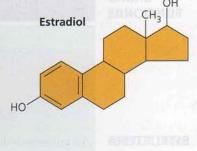
Las propiedades distintivas de una molécula orgánica dependen no solo de la disposición de su esqueleto de carbono, sino también de los componentes moleculares unidos a ese esqueleto. Ahora examinaremos ciertos grupos de átomos que a menudo están unidos a los esqueletos de las moléculas orgánicas.

Los grupos funcionales más importantes en la química de la vida

Los componentes de las moléculas orgánicas que participan con mayor frecuencia en reacciones químicas se conocen como **grupos funcionales**. Si consideramos que los hidrocarburos son las moléculas orgánicas más simples, podemos ver a los grupos funcionales como uniones que sustituyen a uno o más hidróge-



Leona



CH₃ CH₃ Testosterona

León

Fig. 4-9. Comparación de los grupos funcionales de las hormonas sexuales femenina (estradiol) y masculina (testosterona). Las dos moléculas difieren solo en los grupos funcionales unidos a un esqueleto de carbono común de cuatro anillos fusionados, que se muestran aquí en forma abreviada. Estas sutiles variaciones de la arquitectura molecular influyen en el desarrollo de las diferencias anatómicas y fisiológicas entre vertebrados hembras y machos.

nos unidos al esqueleto de carbono del hidrocarburo. (Sin embargo, como veremos, algunos grupos funcionales incluyen átomos del esqueleto de carbono.)

Cada grupo funcional se comporta de forma constante en cada molécula orgánica y el número y la disposición de los grupos ayuda a conferir a cada molécula sus propiedades únicas. Considere las diferencias entre la testosterona y el estradiol (un tipo de estrógeno). Estos compuestos son las hormonas sexuales masculina y femenina, respectivamente, que están presentes en los seres humanos y otros vertebrados (fig. 4-9). Ambos son esteroides, moléculas orgánicas con un esqueleto de carbono en común en forma de cuatro anillos fusionados. Estas hormonas sexuales difieren solo en los grupos funcionales unidos a los anillos. Las acciones diferentes de estas dos moléculas sobre muchas dianas de todo el cuerpo ayudan a producir los rasgos diferentes de machos y hembras. Por lo tanto, incluso nuestra sexualidad tiene una base biológica debido a las variaciones de la arquitectura molecular.

Los seis grupos funcionales más importantes en la química de la vida son los grupos hidroxilo, carbonilo, carboxilo, amino, sulfhidrilo y fosfato. Estos grupos son hidrófilos y como tales incrementan la solubilidad de los compuestos orgánicos en agua. Antes de leer más, intente familiarizarse con los grupos funcionales de la **figura 4-10**.

Exploración de algunos grupos funcionales importantes de los compuestos orgánicos

GRUPO FUNCIONAL	HIDROXILO	CARBONILO	CARBOXILO
ESTRUCTURA	(puede escribirse OH—) En un grupo hidroxilo (—OH), un átomo de hidrógeno está unido a un átomo de oxígeno, el cual a su vez está unido al esqueleto de carbono de una molécula orgánica (no se debe confundir este grupo funcional con el ion hidróxido, OH-).	El grupo carbonilo (>CO) se compone de un átomo de carbono unido a un átomo de oxígeno mediante un doble enlace.	Cuando un átomo de oxígeno está unido mediante un doble enlace a un átomo de carbono que también está unido a un grupo hidroxilo, todo el conjunto de átomos se llama grupo carboxilo (—COOH).
NOMBRE DE LOS COMPUESTOS	Alcoholes (sus nombres específicos, generalmente, terminan en -ol).	Cetonas, el grupo carbonilo está dentro del esqueleto de carbono. Aldehídos, el grupo carbonilo está en el extremo del esqueleto de carbono.	Ácidos carboxílicos, o ácidos orgánicos.
EJEMPLO	H H H H H H H H H H H H H H H H H H H	Acetona, la cetona más simple. H H H H H Propanal, un aldehído propiónico.	Acido acético, que le da al vinagre su gusto agrio.
PROPIEDADES FUNCIONALES	 Es polar como resultado del átomo de oxígeno electronegativo que arrastra electrones hacia si mismo. Atrae moléculas de agua, lo que ayuda a disolver compuestos orgánicos como los azúcares (fig. 5-3). 	Una cetona y un aldehido pueden ser isómeros estructurales con diferentes propiedades, como es el caso de la acetona y el propanal.	 ▶ Tiene propiedades ácidas porque es una fuente de iones hidrógeno. ▶ El enlace covalente entre el oxígeno y el hidrógeno es tan polar que los iones hidrógeno (H¹) tienden a disociarse de forma reversible; por ejemplo, H C H C H + H¹ Acido acético Ion acetato ▶ En las células se encuentra en forma iónica y se denomina grupo carboxilato.

	AMINO	SULFHIDRILO	FOSFATO	GRUPO FUNCIONAL
	El grupo amino (—NH ₂) se compone de un átomo de nitrógeno unido a dos átomos de hidrógeno y al esqueleto de carbono.	(puede escribirse HS—) El grupo sulfhidrilo se compone de un átomo de azufre unido a un átomo de hidrógeno; en su forma se asemeja a un grupo hidroxilo.	En un grupo fosfato, un átomo de fósforo está unido a cuatro átomos de oxígeno; un oxígeno está unido al esqueleto de carbono; dos oxígenos llevan cargas negativas. Se representa con el símbolo P. El grupo fosfato (—OPO ₃ ²⁻) es una forma ionizada de un grupo de ácido fosfórico (—OPO ₃ H ₂ ; obsérvense los dos hidrógenos).	ESTRUCTURA
-	Aminas	Tioles	Fosfatos orgánicos	NOMBRE DE LOS COMPUESTOS
	Glicina Debido a que también tiene un grupo carboxilo, la glicina es tanto una amina como un ácido carboxílico; los compuestos con ambos grupos se denominan aminoácidos.	H H H H H H H H H H H H H H H H H H H	OH OH H	EJEMPLO
	Actúa como una base; puede captar un protón de la solución circundante; H -N H -*N H (no ionizado) (ionizado) lonizado, con una carga de 1+ en condiciones celulares.	▶ Dos grupos sulfhidrilos pueden interactuar para ayudar a estabilizar la estructura proteica (fig. 5-20).	 Forma un anión (ion cargado negativamente) de la molécula de la que forma parte. Puede transferir energia entre moléculas orgánicas. 	PROPIEDADES FUNCIONALES

ATP: una importante fuente de energía para los procesos celulares

La columna "fosfato" en la figura 4-10 es un ejemplo simple de una molécula de fosfato orgánico. Un fosfato orgánico más complejo, la adenosina trifosfato, o ATP, es digno de ser mencionado porque es la principal molécula de transferencia de energía en la célula. El ATP consta de una molécula orgánica llamada adenosina unida a una cadena de tres grupos fosfatos.

En los compuestos con tres fosfatos en serie, como en el ATP, un fosfato puede separarse como un ion fosfato inorgánico. Este ion, el HOPO₃²⁻, por lo general se abrevia como P_i en este libro. Al perder un fosfato, el ATP se convierte en adenosina difosfato, o ADP. La reacción libera energía que puede ser utilizada por la célula, como se verá con mayor detalle en el capítulo 8.

Evaluación de conceptos



- ¿Qué le dice el término "aminoácido" acerca de la estructura de esta molécula?
- 2. ¿Qué cambio se produce en el ATP cuando libera energía?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Los elementos químicos de la vida: resumen

Como ya aprendió, la materia viva se compone, principalmente, de carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno, con menores cantidades de azufre y fósforo. Estos elementos comparten la característica de formar fuertes enlaces covalentes, una cualidad que es esencial en la arquitectura de moléculas orgánicas complejas. De todos estos elementos, el carbono es el "alma" del enlace covalente. La versatilidad del carbono posibilita la enorme diversidad de moléculas orgánicas, cada una con propiedades particulares que emergen de la disposición única de su esqueleto de carbono y los grupos funcionales adheridos a ese esqueleto. El fundamento de toda la diversidad biológica es esta variación a nivel molecular.

Revisión del capítulo 4

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 4-1

La química orgánica es el estudio de los compuestos de carbono

En un principio se pensaba que los compuestos orgánicos surgían solo dentro de los organismos vivos, pero esta idea (vitalismo) fue refutada cuando los químicos fueron capaces de sintetizar compuestos orgánicos en el laboratorio (pp. 58-59).

Concepto 4-2

Los átomos de carbono pueden formar diversas moléculas al unirse a otros cuatro átomos

- Formación de enlaces con carbono (pp. 59-61). La capacidad para formar cuatro enlaces covalentes contribuye a la capacidad del carbono de formar moléculas diversas. El carbono se puede unir a una variedad de átomos, entre ellos el O, el H y el N. Los átomos de carbono también pueden unirse a otros carbonos, para formar los esqueletos de carbono de los compuestos orgánicos.
- ▶ La diversidad molecular surge de la variación del esqueleto de carbono (pp. 61-63). Los esqueletos de carbono de las moléculas orgánicas varían en longitud y forma, y tienen sitios de enlace para átomos de otros elementos. Los hidrocarburos se componen solo de carbono e hidrógeno. Los isómeros son moléculas con la misma fórmula molecular pero diferentes estructuras y propiedades. Tres tipos de isómeros son los isómeros estructurales, los isómeros geométricos y los enantiómeros.

Concepto 4-3

Los grupos funcionales son las partes de las moléculas que participan en reacciones químicas

- ▶ Los grupos funcionales más importantes en la química de la vida (pp. 63-65). Los grupos funcionales son grupos de átomos químicamente reactivos dentro de una molécula orgánica, que le confieren propiedades distintivas a la molécula. El grupo hidroxilo (¬OH) es polar y ayuda a los compuestos a disolverse en agua. El grupo carbonilo (>CO) puede estar tanto al final de un esqueleto de carbono (aldehído) como dentro del esqueleto (cetona). El grupo carboxilo (¬COOH) se encuentra en los ácidos carboxílicos. El hidrógeno de este grupo puede disociarse, convirtiendo estas moléculas en ácidos débiles. El grupo amino (¬NH₂) puede aceptar un protón (H⁺) y actuar, por lo tanto, como una base. El grupo sulfhidrilo (¬SH) ayuda a estabilizar la estructura de algunas proteínas. El grupo fosfato (¬OPO₃²-) desempeña un papel importante en la transferencia de energía.
- ▶ ATP: una importante fuente de energía para los procesos celulares (p. 66). Cuando un grupo fosfato se separa del ATP, se libera energía que puede ser utilizada por la célula.
- ▶ Los elementos químicos de la vida: resumen (p. 66). La materia viva está compuesta sobre todo por carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno, con algo de azufre y fósforo. La diversidad biológica tiene su fundamento molecular en la capacidad del carbono para formar un gran número de moléculas con formas y propiedades químicas particulares.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Actualmente la química orgánica se define como el estudio de
 - a. Los compuestos que solo pueden formarse en las células vivas.
 - b. Los compuestos de carbono.
 - c. Las fuerzas vitales.
 - d. Los compuestos naturales (lo opuesto a sintético).
 - e. Los hidrocarburos.
- 2. Elija el par de términos que completa correctamente esta frase: El hidroxilo es al ___ __ como la/el es _
 - a. Carbonilo; cetona.
- d. Amina; carboxilo.
- b. Oxígeno; carbono.
- e. Alcohol; cetona.
- c. Alcohol; carbonilo.
- 3. ¿Cuál de los siguientes hidrocarburos tiene un doble enlace en su esqueleto carbonado?
 - a. C.H.
- d. C,H,
- b. C, H,
- e. C,H,

- c. CH₄
- 4. La gasolina consumida por un automóvil es un combustible fósil que se compone en su mayor parte de:
 - a. Aldehidos.
- d. Hidrocarburos.
- b. Aminoácidos. e. Tioles.
- c. Alcoholes.
- 5. Elija el término que describe correctamente la relación entre estas dos moléculas de azúcar:

- a. Isómeros estructurales.
- b. Isómeros geométricos.
- d. Isótopos.
- 6. Identifique el carbono asimétrico en esta molécula:

7. ¿Qué grupo funcional no está presente en esta molécula?

- a. Carboxilo. c. Hidroxilo.
- b. Sulfhidrilo. d Amino.

- 8. ¿Qué acción produce un grupo carbonilo?
 - a. El reemplazo del hidroxilo de un grupo carbonilo por hidrógeno.
 - b. La adición de un tiol a un hidroxilo.
 - c. La adición de un hidroxilo a un fosfato.
 - d. El reemplazo del nitrógeno de una amina por oxígeno.
 - e. La adición de un sulfhidrilo a un carboxilo.
- 9. ¿Qué grupo funcional suele ser responsable del comportamiento básico de una molécula orgánica?
 - a. Hidroxilo.
- c. Carboxilo.
- e. Fosfato.
- b. Carbonilo. d. Amino.
- 10. Considerando sus conocimientos sobre la electronegatividad del oxígeno, prediga cuál de las siguientes moléculas podría ser el ácido más fuerte (sugerencia: estudie la figura 4-10). Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Algunos científicos creen que la vida en algún otro sitio del universo podría basarse en el elemento silicio, en vez de carbono, como en la Tierra. ¿Qué propiedades comparte el silicio con el carbono que podrían hacer la vida basada en el silicio más probable que la vida basada en el neón o la vida basada en el aluminio? (véase fig. 2-8).

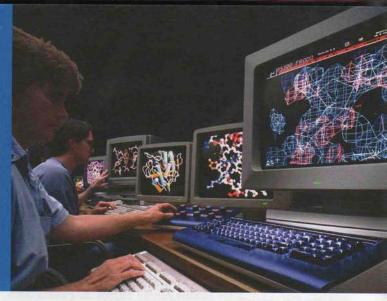
Problemas científicos

En 1918, se produjo una epidemia de la enfermedad del sueño que causó una parálisis rígida inusual en algunos supervivientes, similar a los síntomas de la enfermedad de Parkinson avanzada. Años más tarde la L-dopa, un compuesto químico utilizado para tratar la enfermedad de Parkinson (fig. 4-8), se administró a algunos de estos pacientes, como se mostraba en la película Despertares. La L-dopa fue muy eficaz para eliminar la parálisis, al menos de forma temporal. Sin embargo, inmediatamente se demostró que su enantiómero, la D-dopa, no tenía efecto alguno, como ocurre en la enfermedad de Parkinson. Sugiera una hipótesis para explicar por qué, en ambas enfermedades, un enantiómero es eficaz y el otro no.

Ciencia, tecnología y sociedad

La talidomida adquirió notoriedad en los años 50 debido a una ola de nacimientos defectuosos entre niños nacidos de mujeres que habían tomado talidomida en el embarazo como tratamiento para las náuseas matutinas. Sin embargo, en 1998, la Food and Drug Administration (FDA) de los Estados Unidos aprobó este fármaco para el tratamiento de ciertos trastornos asociados con la enfermedad de Hansen (lepra). En ensayos clínicos, la talidomina también ha demostrado ser útil en el tratamiento de enfermos de SIDA, tuberculosis y algunos tipos de cáncer. ¿Piensa usted que la aprobación de este fármaco es apropiada? Si es así, ¿bajo qué condiciones? ¿Qué criterio piensa usted que debe usar la FDA para sopesar los beneficios del fármaco frente a sus riesgos?

Estructura y función de las macromoléculas



▲ Fig. 5-1. Científicos trabajando con modelos de proteínas obtenidos por ordenador.

Conceptos clave

- **5-1** La mayoría de las macromoléculas son polímeros constituidos a partir de monómeros
- 5-2 Los hidratos de carbono sirven como combustible y material estructural
- 5-3 Los lípidos son un grupo diverso de moléculas hidrófobas
- 5-4 Las proteínas tienen muchas estructuras, que dan como resultado un amplio espectro de funciones
- 5-5 Los ácidos nucleicos almacenan y transmiten información hereditaria

Panorama general

Las moléculas de la vida

emos visto cómo se aplica el concepto de las propiedades emergentes al agua y a las moléculas orgánicas relativamente simples. Cada tipo de molécula pequeña tiene propiedades únicas que surgen de la disposición ordenada de sus átomos. Otro nivel en la jerarquía de la organización biológica se alcanza cuando pequeñas moléculas orgánicas se unen dentro de las células para formar moléculas más grandes. Las cuatro clases principales de moléculas biológicas grandes son los hidratos de carbono, los lípidos, las proteínas y los ácidos nucleicos. Muchas de estas moléculas celulares son, a escala molecular, enormes. Por ejemplo, una proteína puede estar compuesta por miles de átomos conectados de forma covalente que forman un coloso molecular con una masa superior a los 100 000 daltons. Los biólogos utilizan el término macromolécula para estas moléculas gigantes.

Dado el tamaño y la complejidad de las macromoléculas, es notable que los bioquímicos hayan determinado las estructuras detalladas de tantas de ellas (fig. 5-1). La arquitectura de una

macromolécula ayuda a explicar cómo funciona esa molécula. Las grandes moléculas de la vida son el tema principal de este capítulo. Para estas moléculas, al igual que en todos los niveles de la jerarquía biológica, forma y función son inseparables.

Concepto 5-1

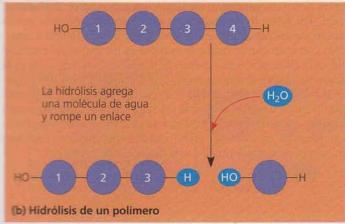
La mayoría de las macromoléculas son polímeros constituidos a partir de monómeros

Las grandes moléculas en tres de las cuatro clases de compuestos orgánicos de la vida —hidratos de carbono, proteínas y ácidos nucleicos— son moléculas similares a cadenas denominadas polímeros (del griego *polys*, muchos y *meros*, parte). Un **polímero** es una molécula larga que está formada por muchos componentes químicos similares o idénticos conectados por enlaces covalentes, de a la misma manera que un tren se compone por una cadena de vagones. Las unidades repetitivas que sirven como componentes químicos de un polímero son moléculas pequeñas llamadas **monómeros**. Algunas de las moléculas que sirven como monómeros también tienen otras funciones propias.

La síntesis y la descomposición de los polímeros

Las clases de macromoléculas poliméricas difieren en la naturaleza de sus monómeros, pero los mecanismos químicos, por los cuales las células forman y rompen polímeros, son básicamente los mismos en todos los casos (fig. 5-2). Los monómeros se conectan mediante una reacción en la cual dos moléculas se unen de forma covalente entre sí a través de la pérdida de una molécula de agua; esto se denomina reacción de condensación, específicamente una reacción de deshidratación, debido a que la molécula perdida es agua (fig. 5-2a). Cuando se forma un enlace entre dos monómeros, cada monómero aporta parte de la molécula de agua que se pierde. Una molécula proporciona un grupo hidroxilo (—OH), mientras que la otra proporciona un hidrógeno (—H). Al constituir un polímero, esta reacción se





▲ Fig. 5-2. Síntesis y degradación de polímeros.

repite a medida que los monómeros se agregan a la cadena uno por uno. La célula debe gastar energía para llevar a cabo estas reacciones de deshidratación y el proceso tiene lugar solo con la ayuda de enzimas, proteínas especializadas que aceleran las reacciones químicas en las células.

Los polímeros se dividen en monómeros por hidrólisis, un proceso que es esencialmente la inversa de la reacción de deshidratación (fig. 5-2b). Hidrólisis significa romper con agua (del griego hydor, agua y lysis, descomposición). Los enlaces entre monômeros se rompen mediante la adición de moléculas de agua, donde un hidrógeno del agua se une a un monómero y el grupo hidroxilo se une al monómero adyacente. Un ejemplo de la hidrólisis que trabaja en nuestros cuerpos es el proceso de la digestión. La mayor parte del material orgánico en nuestra comida se encuentra en forma de polímeros que son demasiado grandes para ingresar en nuestras células. Dentro del tracto digestivo, diversas enzimas atacan los polímeros y aceleran la hidrólisis. Luego, los monómeros liberados son absorbidos por la circulación sanguínea para ser distribuidos a todas las células del cuerpo. Esas células pueden utilizar las reacciones de deshidratación para ensamblar los monómeros y formar nuevos polímeros que difieren de los que fueron digeridos. Los nuevos polímeros tienen funciones específicas requeridas por la célula.

La diversidad de los polímeros

Cada célula tiene miles de diferentes tipos de macromoléculas; la colección varía de un tipo de célula a otra incluso en

el mismo organismo. Las diferencias inherentes entre hermanos reflejan las variaciones en los polímeros, particularmente, el DNA y las proteínas. Las diferencias moleculares entre individuos no emparentados son más extensas y entre especies, aún mayores. La diversidad de las macromoléculas en el mundo vivo es vasta y la variedad posible es efectivamente ilimitada.

¿Cuál es el fundamento de esta diversidad en los polímeros de la vida? Estas moléculas están constituidas a partir de solo 40 o 50 monómeros comunes y algunas otras que se presentan raramente. Construir una enorme variedad de polímeros a partir de una lista tan limitada de monómeros es análogo a construir cientos de miles de palabras a partir de solo 26 letras del alfabeto. La clave es el orden (variación en la secuencia lineal que sigue la unidad). Sin embargo, esta analogía cae por tierra al ser incapaz de describir la gran diversidad de macromoléculas debido a que la mayoría de los polímeros biológicos son mucho más largos que la palabra más larga. Las proteínas, por ejemplo, se forman a partir de 20 tipos de aminoácidos dispuestos en cadenas que a menudo son de cientos de aminoácidos de largo. La lógica molecular de la vida es simple pero elegante: las moléculas pequeñas comunes a todos los organismos se encuentran ordenadas en macromoléculas únicas.

Evaluación de conceptos

- ¿Cuáles son las cuatro clases principales de moléculas biológicas grandes?
- ¿Cuántas moléculas de agua se requieren para hidrolizar completamente un polímero de 10 monómeros de largo?
- 3. Después de comer un trozo de manzana, ¿qué reacciones deben ocurrir para que los monómeros de aminoácidos en la proteína de la manzana se conviertan en proteínas en su cuerpo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 🥭

Los hidratos de carbono sirven como combustible y material estructural

Los hidratos de carbono incluyen tanto los azúcares como los polímeros de los azúcares. Los hidratos de carbono más simples son los monosacáridos, o azúcares, también conocidos como azúcares simples. Los disacáridos son azúcares dobles, que se componen de dos monosacáridos unidos mediante una reacción de condensación. Los hidratos de carbono que son macromoléculas son polisacáridos, polímeros compuestos de muchos componentes químicos de azúcar.

Azúcares

Los monosacáridos (de monos, simple y sacchárum, azúcar), generalmente tienen fórmulas moleculares que son algún múltiplo de la unidad CH_2O **(fig. 5-3)**. La glucosa $(C_6H_{12}O_6)$, el monosacárido más común, es de importancia central en la química de la vida. En la estructura de la glucosa podemos ver la marca registrada de un azúcar: la molécula tiene un grupo carbonilo (>C=O) y múltiples grupos hidroxilo (-OH). De acuerdo con la ubicación del grupo carbonilo, un azúcar es una aldosa (azúcar aldehído) o una cetosa (azúcar cetona). La glucosa, por ejemplo, es una aldosa; la fructosa, un isómero estructural de la glucosa, es una cetosa (la mayoría de los nombres de los azúcares terminan en -osa). Otro criterio para clasificar azúcares es el tamaño del esqueleto de carbono, que es de tres a siete carbonos de largo. La glucosa, la fructosa y otros azúcares que tienen seis carbonos se denominan hexosas. Las triosas (azúcares de tres carbonos) y las pentosas (azúcares de cinco carbonos) son las más comunes.

Además hay otra fuente de diversidad para los azúcares simples en la disposición espacial de sus componentes alrededor de carbonos asimétricos (recuerde del capítulo 4 que un carbono asimétrico es un carbono unido a cuatro tipos de compañeros diferentes). La glucosa y la galactosa, por ejemplo, difieren solo en la ubicación de sus componentes alrededor de un carbono asimétrico (véanse los recuadros violetas en la figura 5-3). Lo que parece ser una pequeña diferencia es lo suficientemente significativo para conferir formas y comportamientos distintivos a los dos azúcares.

Aunque es conveniente dibujar una glucosa con un esqueleto de carbono lineal, esta representación no es completamente correcta. En soluciones acuosas, las moléculas de glucosa, al igual que la mayor parte de otros azúcares, forman anillos (fig. 5-4).

Los monosacáridos, en particular, la glucosa, son nutrientes importantes para las células. En el proceso conocido como respiración celular, las células extraen la energía almacenada en las moléculas de glucosa. Las moléculas de azúcar simple no son solo un combustible importante para el funcionamiento celular, sino que sus esqueletos de carbono sirven como materia prima para la síntesis de otros tipos de moléculas orgánicas, como los aminoácidos y los ácidos grasos. Las moléculas de azúcar que no se utilizan inmediatamente en esta forma, por lo general se incorporan como monómeros para formar disacáridos o polisacáridos.

Un disacárido se compone de dos monosacáridos unidos mediante una unión glucosídica, un enlace covalente formado entre dos monosacáridos mediante una reacción de deshidratación. Por ejemplo, la maltosa es un disacárido formado por la unión de dos moléculas de glucosa (fig. 5-5a). También conocida como azúcar de malta, la maltosa es un ingrediente utilizado en la elaboración de cerveza. El disacárido más corriente es la sacarosa, que es azúcar de mesa. Sus dos monómeros son la glucosa y la fructosa (fig. 5-5b). Las plantas usualmente transportan hidratos de carbono desde las hojas hasta las raíces y otros órganos no fotosintéticos en forma de sacarosa. La lactosa, el azúcar presente en la leche, es otro disacárido, en este caso, una molécula de glucosa unida a una molécula de galactosa.

- university	Triosas (C ₃ H ₆ O ₃)	Pentosas (C ₅ H ₁₀ O ₅)	Hexosas (C ₆ H ₁₂ O ₆)
Aldosas	H—C—OH H—C—OH H—Gliceraldehído	H—C—OH H—C—OH H—C—OH H—C—OH H—Ribosa	H—C—OH H—C—OH H—C—OH HO—C—H H—C—OH
Cetosas	H—C—OH C—O H—C—OH H Dihidroxiacetona	H—C—OH—————————————————————————————————	H—C—OH C=O HO—C—H H—C—OH H—C—OH H—C—OH H—C—OH H—C—OH

Fig. 5-3. Estructura y clasificación de algunos monosacáridos.

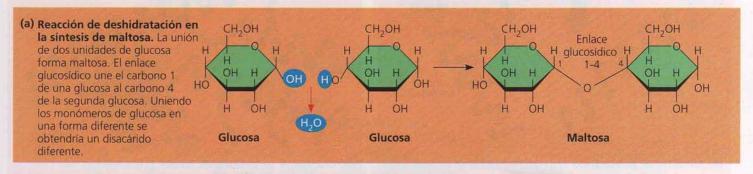
Los azúcares pueden ser aldosas (aldehídos, fila superior) o cetosas (cetonas, fila inferior), de acuerdo con la ubicación del grupo carbonilo (naranja oscuro). Los azúcares también se clasifican de acuerdo con la longitud de sus esqueletos de carbono. Un tercer punto de variación es la disposición espacial alrededor de carbonos asimétricos (compare, por ejemplo, las porciones púrpura de la glucosa y la galactosa).

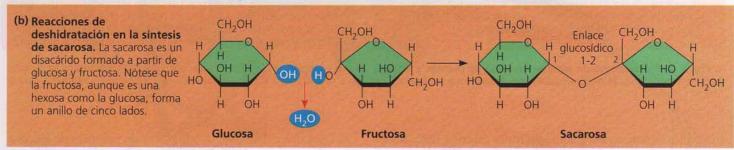
H O
$$\frac{1}{1}$$
 $\frac{1}{1}$ $\frac{1}{1}$

(a) Formas lineal y anular. El equilibrio químico entre las estructuras lineal y anular favorece enormemente la formación de anillos. Para formar el anillo de glucosa, el carbono 1 se enlaza al oxígeno unido al carbono 5.

(b) Estructura anular abreviada. Cada esquina representa un carbono. El borde más grueso del anillo indica que se está mirando el anillo de canto, con los componentes unidos al anillo por encima o debajo del plano del anillo.

▲ Fig. 5-4. Formas lineal y anular de la glucosa.





▲ Fig. 5-5. Ejemplos de síntesis de disacáridos.

Polisacáridos

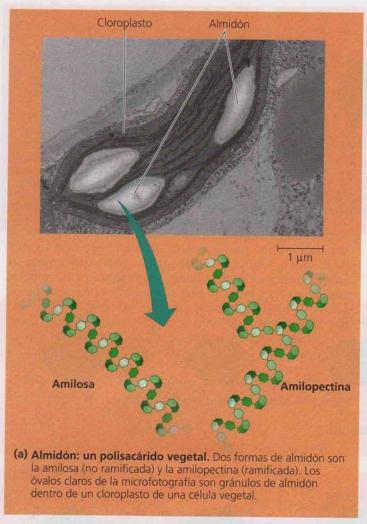
Los **polisacáridos** son macromoléculas, polímeros con unos pocos cientos a miles de monosacáridos unidos por uniones glucosídicas. Algunos polisacáridos sirven como material de almacenamiento, que se hidroliza cuando es necesario proporcionar azúcar para las células. Otros polisacáridos sirven como material para estructuras que protegen la célula o todo el organismo. La arquitectura y la función de un polisacárido se determinan por sus monómeros de azúcar y por las posiciones de sus enlaces glucosídicos.

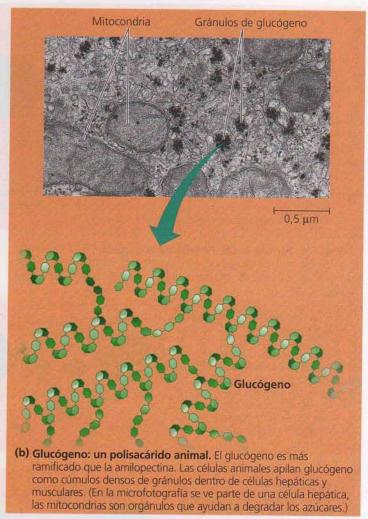
Polisacáridos de almacenamiento

El **almidón**, un polisacárido de almacenamiento de las plantas, es un polímero que se compone en su totalidad en monómeros de glucosa. La mayoría de estos monómeros están unidos

mediante uniones 1-4 (del carbono 1 al carbono 4), como las unidades de glucosa en la maltosa (fig. 5-5a). El ángulo de estos enlaces vuelve al polímero helicoidal. La forma más simple de almidón, la amilasa, no es ramificada. La amilopectina, una forma más compleja de almidón, es un polímero ramificado con uniones 1-6 en los puntos de ramificación.

Las plantas almacenan almidón como gránulos dentro de estructuras celulares denominadas plástidos, que incluyen los cloroplastos (fig. 5-6a). La síntesis del almidón le permite a la planta acumular un superávit de glucosa. Debido a que la glucosa es un importante combustible celular, el almidón representa energía almacenada. Más tarde, el azúcar puede ser separado de su "banco" de hidratos de carbono mediante hidrólisis, que rompe los enlaces entre los monómeros de glucosa. La mayoría de los animales, entre ellos los seres humanos, también tienen enzimas que pueden hidrolizar el almidón vegetal, para que la glucosa esté disponible como nutriente para las células. Los





▲ Fig. 5-6. Polisacáridos de almacenamiento de plantas y animales. Estos ejemplos, el almidón y el glucógeno, están compuestos en su totalidad de monómeros de glucosa, aquí representados por hexágonos. Debido a su estructura molecular, las cadenas de polímeros tienden a formar hélices.

tubérculos de patata y los granos —los frutos del trigo, maíz, arroz y otros cereales— son las principales fuentes de almidón de la dieta humana.

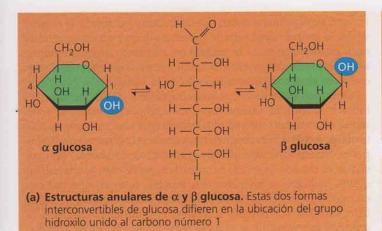
Los animales almacenan un polisacárido llamado glucógeno, un polímero de glucosa que es similar a la amilopectina pero que está más ramificado (fig. 5-6b). Los seres humanos y otros vertebrados almacenan glucógeno, principalmente en sus células hepáticas y musculares. La hidrólisis del glucógeno en estas células libera glucosa cuando se incrementa la demanda del azúcar. Sin embargo, este combustible almacenado no puede sustentar un animal por mucho tiempo. En los seres humanos, por ejemplo, las reservas de glucógeno se consumen en alrededor de un día a menos que se reabastezcan mediante el consumo de alimentos.

Polisacáridos estructurales

Los organismos construyen materiales fuertes a partir de polisacáridos estructurales. Por ejemplo, un polisacárido llamado **celulosa** es el componente principal de las fuertes paredes que encierran las células vegetales. A escala global, las plantas producen casi 10¹¹ (100 mil millones) toneladas de celulosa por año; es el compuesto orgánico más abundante en la Tierra.

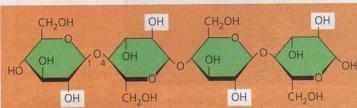
Al igual que el almidón, la celulosa es un polímero de glucosa, pero las uniones glucosídicas en estos dos polímeros difieren. La diferencia se basa en el hecho de que en realidad existen dos estructuras de anillo levemente diferentes para la glucosa (fig. 5-7a). Cuando la glucosa forma un anillo, el grupo hidroxilo unido al carbono 1 se posiciona por debajo o por encima del plano del anillo. Estas dos formas de anillo de la glucosa se denominan alfa (α) y beta (β), respectivamente. En el almidón, todos los monómeros de la glucosa se encuentran en la configuración α (fig. 5-7b), el orden que se vio en las figuras 5-4 y 5-5. Por el contrario, todos los monómeros de glucosa de la celulosa se encuentran en la configuración β , lo que determina cada monómero de glucosa esté al revés con respecto a sus vecinos (fig. 5-7c).

Los diferentes enlaces glucosídicos del almidón y la celulosa confieren a las dos moléculas distintas formas tridimensionales. Mientras que una molécula de almidón es predominantemente helicoidal, una molécula de celulosa es recta (y nunca ramificada), y sus grupos hidroxilo son libres de establecer enlaces de hidrógeno con los hidroxilos de otras moléculas de celulosa que son paralelas a ella. En las paredes celulares vegetales, las moléculas paralelas de celulosa que se mantienen unidas de esta forma se agrupan en unidades llamadas microfibrillas (fig. 5-8).

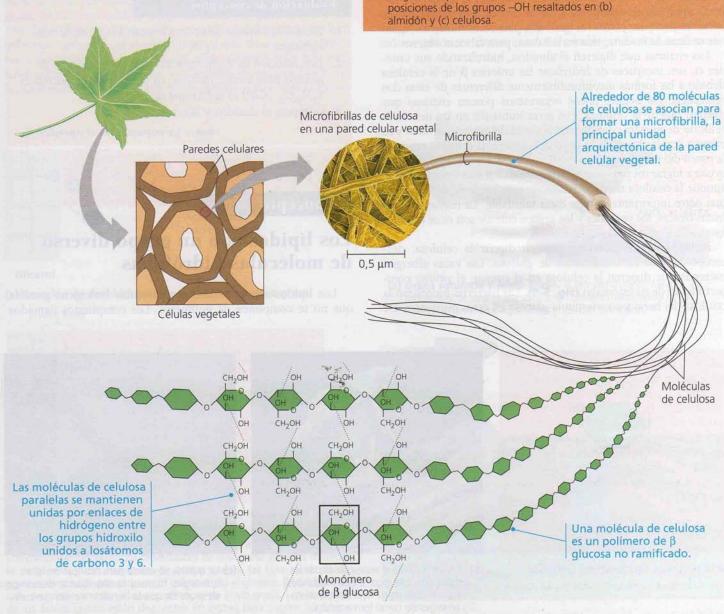


▲ Fig. 5-7. Estructuras del almidón y la celulosa.

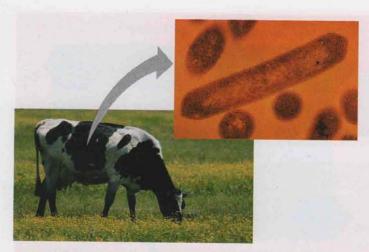




(c) Celulosa: unión 1-4 de monómeros de β glucosa. Los ángulos de los enlaces que conectan los anillos determinan que cada monómero de glucosa quede invertido con respecto a sus vecinos. Compare las posiciones de los grupos –OH resaltados en (b)



▲ Fig. 5-8. Organización de la celulosa en las paredes celulares vegetales.



▲ Fig. 5-9. Las bacterias que digieren la celulosa se encuentran en los animales de pastoreo, como esta vaca.

Estas microfibrillas similares a cables son un fuerte material de construcción para plantas al igual que para seres humanos, quienes utilizan la madera, rica en celulosa, para fabricar objetos.

Las enzimas que digieren el almidón, hidrolizando sus uniones α , son incapaces de hidrolizar las uniones β de la celulosa debido a las formas inconfundiblemente diferentes de estas dos moléculas. De hecho, pocos organismos poseen enzimas que puedan digerir la celulosa. Los seres humanos no las tienen; la celulosa de nuestra comida pasa a través del tracto digestivo y se elimina con las heces. A lo largo del camino, la celulosa erosiona la pared del tracto digestivo y estimula la secreción de moco, que ayuda a lograr un paso suave de la comida a través del tracto. Así, aunque la celulosa no es un nutriente para los seres humanos, es una parte importante de una dieta saludable. La mayoría de las frutas frescas, los vegetales y los granos enteros son ricos en celulosa.

Algunos microorganismos pueden digerir la celulosa, descomponiéndola en monómeros de glucosa. Las vacas albergan bacterias que digieren la celulosa en el rumen, el primer compartimento de su estómago (fig. 5-9). Las bacterias hidrolizan la celulosa del heno y convierten la glucosa en otros nutrientes. De manera similar, una termita, que es incapaz de digerir la celulosa por sí misma, tiene microorganismos que viven en su intestino y pueden convertir la madera en alimento. Algunos hongos también pueden digerir la celulosa y ayudar a reciclar elementos químicos dentro de los ecosistemas de la Tierra.

Otro polisacárido estructural importante es la quitina, el hidrato de carbono utilizado por los artrópodos (insectos, arácnidos, crustáceos y miriápodos) para constituir sus exoesqueletos (fig. 5-10). Un exoesqueleto es una funda dura que rodea las partes blandas del animal. La quitina pura es blanda, pero se endurece cuando se recubre con carbonato de calcio, una sal. La quitina también se encuentra en muchos hongos, que utilizan este polisacárido en lugar de la celulosa como material de construcción para sus paredes celulares. La quitina es similar a la celulosa, excepto en que el monómero de la glucosa de la quitina tiene un apéndice que contiene nitrógeno (fig. 5-10a).

Evaluación de conceptos

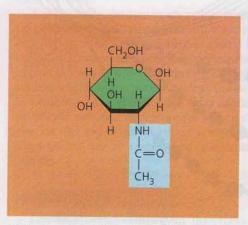
- Escriba la fórmula de un monosacárido que tiene tres carbonos.
- 2. Una reacción de deshidratación une dos moléculas de glucosa para formar maltosa. La fórmula de la glucosa es C₆H₁₂O₆. ¿Cuál es la fórmula de la maltosa?
- 3. Compare el almidón y la celulosa.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 5-3

Los lípidos son un grupo diverso de moléculas hidrófobas

Los lípidos son una clase de moléculas biológicas grandes que no se componen de polímeros. Los compuestos llamados



(a) La estructura del monómero de quitina.



(b) La quitina forma el exoesqueleto de los artrópodos. Esta cigarra está mudando, despojándose de su viejo exoesqueleto y emergiendo como forma adulta.



(c) La quitina se utiliza para fabricar un hilo quirúrgico fuerte y flexible que se descompone después de que la herida o incisión se cure.

lípidos se agrupan juntos porque comparten un rasgo importante: todos tienen poca o ninguna afinidad por el agua. El comportamiento hidrófobo de los lípidos se basa en su estructura molecular. Aunque pueden tener algunos enlaces polares asociados con el oxígeno, los lípidos se componen sobre todo de hidrocarburos. Más pequeños que las verdaderas macromoléculas (poliméricas), los lípidos son un grupo altamente variado tanto en forma como en función. Los lípidos incluyen las ceras y ciertos pigmentos, pero nos centraremos en los tipos de lípidos más importantes desde el punto de vista biológico: grasas, fosfolípidos y esteroides.

Grasas

Aunque las grasas no son polímeros, son moléculas grandes y se ensamblan a partir de moléculas más pequeñas mediante reacciones de deshidratación. Una grasa se forma a partir de dos tipos de moléculas más pequeñas: el glicerol y los ácidos grasos (fig. 5-11a). El glicerol es un alcohol con tres carbonos, cada uno de los cuales lleva un grupo hidroxilo. Un ácido graso tiene un esqueleto largo de carbono, generalmente de 16 o 18 átomos de carbono. En un extremo del ácido graso hay un grupo carboxilo, el grupo funcional que da a estas moléculas el nombre ácido graso. Unido al grupo carboxilo hay una larga cadena hidrocarbonada. Los enlaces no polares C—H en las cadenas hidrocarbonadas de los ácidos grasos son la razón

H—C—OH

Glicerol

(a) Reacción de deshidratación en la síntesis de una grasa

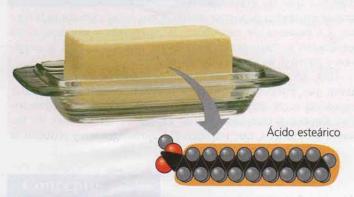
(b) Molécula de grasa (triacilglicerol)

▲ Fig. 5-11. Síntesis y estructura de una grasa o triacilglicerol. Los componentes químicos moleculares de una grasa son una molécula de glicerol y tres moléculas de ácidos grasos. (a) Una molécula de agua es eliminada por cada ácido graso unido al glicerol. (b) Una molécula de grasa con tres unidades idénticas de ácido graso. Los carbonos de los ácidos grasos están dispuestos en zigzag para sugerir las orientaciones reales de los cuatro enlaces simples que se extienden desde cada carbono (fig. 4-3a).

por la cual las grasas son hidrófobas. Las grasas se separan del agua porque las moléculas de agua establecen enlaces de hidrógeno entre sí y excluyen las grasas. Un ejemplo común de este fenómeno es la separación de aceite vegetal (una grasa líquida) de la solución acuosa de vinagre en una botella de condimento para ensaladas.

Al constituir una grasa, tres moléculas de ácido graso se unen, cada una, al glicerol mediante una unión éster, un enlace entre el grupo hidroxilo y el grupo carboxilo. La grasa resultante, también denominada triacilglicerol, está compuesta por tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol (otro nombre para una grasa es triglicérido, una palabra a menudo hallada en la lista de ingredientes de las comidas empaquetadas). Los ácidos grasos en una grasa pueden ser iguales, como en la figura 5-11b, o bien de dos o tres tipos diferentes.

Los ácidos grasos varían en la longitud y en el número y la ubicación de sus dobles enlaces. Los términos grasas saturadas y grasas insaturadas se utilizan por lo general en el contexto de la nutrición (fig. 5-12). Estos términos se refieren a la estructura de las cadenas hidrocarbonadas de los ácidos grasos. Si no hay dobles enlaces entre los átomos de carbono que componen la cadena, entonces tantos átomos de hidrógeno como sean posi-



(a) Grasa saturada y ácido graso. A temperatura ambiente, las moléculas de una grasa saturada como la mantequilla están estrechamente empaquetadas y forman un sólido.



▲ Fig. 5-12. Ejemplos de grasas y ácidos grasos saturados e insaturados.

dificarse debido a la torsión de sus colas de ácidos grasos

lípidos se agrupan juntos porque comparten un rasgo importante: todos tienen poca o ninguna afinidad por el agua. El comportamiento hidrófobo de los lípidos se basa en su estructura molecular. Aunque pueden tener algunos enlaces polares asociados con el oxígeno, los lípidos se componen sobre todo de hidrocarburos. Más pequeños que las verdaderas macromoléculas (poliméricas), los lípidos son un grupo altamente variado tanto en forma como en función. Los lípidos incluyen las ceras y ciertos pigmentos, pero nos centraremos en los tipos de lípidos más importantes desde el punto de vista biológico: grasas, fosfolípidos y esteroides.

Grasas

Aunque las grasas no son polímeros, son moléculas grandes y se ensamblan a partir de moléculas más pequeñas mediante reacciones de deshidratación. Una grasa se forma a partir de dos tipos de moléculas más pequeñas: el glicerol y los ácidos grasos (fig. 5-11a). El glicerol es un alcohol con tres carbonos, cada uno de los cuales lleva un grupo hidroxilo. Un ácido graso tiene un esqueleto largo de carbono, generalmente de 16 o 18 átomos de carbono. En un extremo del ácido graso hay un grupo carboxilo, el grupo funcional que da a estas moléculas el nombre ácido graso. Unido al grupo carboxilo hay una larga cadena hidrocarbonada. Los enlaces no polares C—H en las cadenas hidrocarbonadas de los ácidos grasos son la razón

H—C—OH

Glicerol

(a) Reacción de deshidratación en la síntesis de una grasa

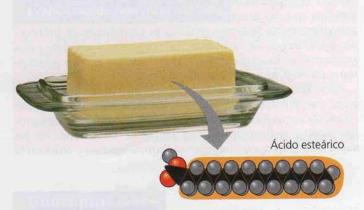
(b) Molécula de grasa (triacilglicerol)

▲ Fig. 5-11. Síntesis y estructura de una grasa o triacilglicerol. Los componentes químicos moléculares de una grasa son una molécula de glicerol y tres moléculas de ácidos grasos. (a) Una molécula de agua es eliminada por cada ácido graso unido al glicerol. (b) Una molécula de grasa con tres unidades idénticas de ácido graso. Los carbonos de los ácidos grasos están dispuestos en zigzag para sugerir las orientaciones reales de los cuatro enlaces simples que se extienden desde cada carbono (fig. 4-3a).

por la cual las grasas son hidrófobas. Las grasas se separan del agua porque las moléculas de agua establecen enlaces de hidrógeno entre sí y excluyen las grasas. Un ejemplo común de este fenómeno es la separación de aceite vegetal (una grasa líquida) de la solución acuosa de vinagre en una botella de condimento para ensaladas.

Al constituir una grasa, tres moléculas de ácido graso se unen, cada una, al glicerol mediante una unión éster, un enlace entre el grupo hidroxilo y el grupo carboxilo. La grasa resultante, también denominada **triacilglicerol**, está compuesta por tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol (otro nombre para una grasa es *triglicérido*, una palabra a menudo hallada en la lista de ingredientes de las comidas empaquetadas). Los ácidos grasos en una grasa pueden ser iguales, como en la **figura 5-11b**, o bien de dos o tres tipos diferentes.

Los ácidos grasos varían en la longitud y en el número y la ubicación de sus dobles enlaces. Los términos grasas saturadas y grasas insaturadas se utilizan por lo general en el contexto de la nutrición (fig. 5-12). Estos términos se refieren a la estructura de las cadenas hidrocarbonadas de los ácidos grasos. Si no hay dobles enlaces entre los átomos de carbono que componen la cadena, entonces tantos átomos de hidrógeno como sean posi-



(a) Grasa saturada y ácido graso. A temperatura ambiente, las moléculas de una grasa saturada como la mantequilla están estrechamente empaquetadas y forman un sólido.



(b) Acidos insaturados y acidos grasos. A temperatura ambiente, las moléculas de una grasa insaturada como el aceite de oliva no pueden amontonarse lo suficientemente cerca como para solidificarse debido a la torsión de sus colas de ácidos grasos.

▲ Fig. 5-12. Ejemplos de grasas y ácidos grasos saturados e insaturados.

bles están unidos al esqueleto de carbono. Esa estructura se describe como saturada con hidrógeno, por lo que el ácido graso resultante se denomina ácido graso saturado (fig. 5-12a). Un ácido graso insaturado tiene uno o más dobles enlaces, formados por la eliminación de átomos de hidrógeno del esqueleto de carbono. El ácido graso tendrá un retorcimiento en su cadena de hidrocarburos dondequiera que se presente un doble enlace cis (fig. 5-12b).

Una grasa producida a partir de ácidos grasos saturados se llama grasa saturada. La mayoria de las grasas animales son saturadas: la cadena hidrocarbonada de sus ácidos grasos -las "colas" de las moléculas- carecen de enlaces dobles y las moléculas pueden empaquetarse más estrechamente, una al lado de la otra. Las grasas animales saturadas -como la manteca de cerdo y la mantequilla- son sólidas a temperatura ambiente. Por el contrario, las grasas de las plantas y de los peces generalmente son insaturadas, lo que significa que están constituidas por uno o más tipos de ácidos grasos no saturados. A menudo líquidas a temperatura ambiente, las grasas de los vegetales y de los peces se denominan aceites, por ejemplo, el aceite de oliva y el aceite de hígado de bacalao. Las torciones donde se ubican los dobles enlaces cis evitan que las moléculas se amontonen de forma suficientemente estrecha como para solidificarse a temperatura ambiente. La frase "aceites vegetales hidrogenados" en las etiquetas de alimentos significa que las grasas insaturadas han sido convertidas en grasas saturadas de forma sintética por la adición de hidrógeno. La manteca de cacahuete, la margarina y muchos otros productos se hidrogenan para evitar que los lípidos se separen y pasen a su forma líquida (aceite).

Una dieta rica en grasas saturadas es uno de los muchos factores que pueden contribuir a la enfermedad cardiovascular conocida como aterosclerosis. En esta enfermedad se desarrollan depósitos llamados placas dentro de las paredes de los vasos sanguíneos, que impiden el flujo sanguíneo y reducen la elasticidad de los vasos. Estudios recientes han revelado que el proceso de hidrogenación de aceites vegetales produce no solo grasas saturadas, sino también grasas insaturadas con dobles enlaces *trans*. Estas moléculas de grasas *trans* pueden contribuir aún más que las grasas saturadas a la aterosclerosis y a otros problemas (véase cap. 42).

Las grasas han llegado a tener una connotación tan negativa en nuestra cultura que quizá usted se pregunte si las grasas sirven para algún propósito útil. La principal función de las grasas es la acumulación de energía. Las cadenas hidrocarbonadas de las grasas son similares a las moléculas de gasolina e igualmente ricas en energía. Un gramo de grasa almacena más del doble de la energía que un gramo de un polisacárido, como el almidón. Debido a que las plantas están relativamente inmóviles pueden funcionar con almacenamiento de energía voluminoso en la forma de almidón (los aceites vegetales se suelen obtener a partir de las semillas, en las que un almacenamiento más compacto es un valor para la planta). Los animales, sin embargo, deben transportar sus reservas de energía, por lo que existe una ventaja en tener un reservorio de combustible más compacto: la grasa. Los seres humanos y otros mamíferos acumulan sus reservas de alimento de largo plazo en células adiposas (véase fig. 4-6b), que se dilatan y se contraen a medida que la grasa se deposita y se extrae del almacenamiento. Además de almacenar energía, el tejido adiposo también amortigua órganos vitales como los riñones, y una capa de grasa debajo de la piel aísla el cuerpo. Esta capa subcutánea es especialmente gruesa en las ballenas, las focas y la mayoría de los mamíferos marinos, y los protege del agua fría del océano.

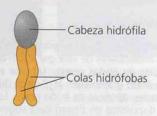
Fosfolípidos

Un **fosfolípido**, como se muestra en la **figura 5-13**, es similar a una grasa, pero tiene solo dos ácidos grasos unidos al glice-

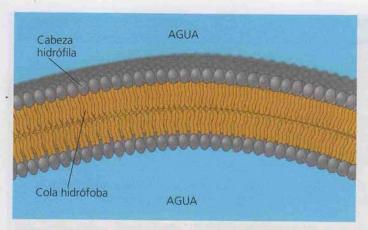
Separation (a) Formula estructural (b) Modelo espacial

▼ Fig. 5-13. Estructura de un fosfolípido.

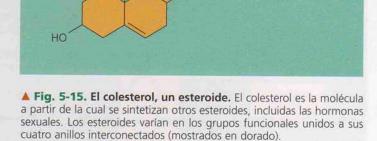
Un fosfolípido tiene una cabeza hidrófila (polar) y dos colas hidrófobas (no polares). La diversidad fosfolipídica se basa en diferencias en los dos ácidos grasos y en los grupos unidos al grupo fosfato de la cabeza. Este fosfolípido particular, llamado fosfatidilcolina, tiene unido un grupo colina. La torsión de una de sus colas se debe al doble enlace cis. (a) La fórmula estructural sigue una convención química común de omitir los carbonos y los hidrógenos unidos de las colas hidrocarbonadas. (b) En el modelo espacial, negro = carbono, gris = hidrógeno, rojo = oxígeno, amarillo = fósforo y azul = nitrógeno. (c) Este símbolo, que representa un fosfolípido, se emplea en todo el libro.



(c) Símbolo de fosfolípido



▲ Fig. 5-14. Estructura de bicapa formada por el autoensamblaje de fosfolípidos en un ambiente acuoso. La bicapa fosfolipídica mostrada aquí es la principal estructura de las membranas biológicas. Nótese que las cabezas hidrófilas de los fosfolípidos están en contacto con el agua en esta estructura, mientras que las colas hidrófobas están en contacto mutuo y lejos del agua.



rol en lugar de tres. El tercer grupo hidroxilo del glicerol está unido a un grupo fosfato, que tiene una carga eléctrica negativa. Moléculas pequeñas adicionales, por general cargadas o polares, pueden unirse a los grupos fosfato para formar una variedad de fosfolípidos.

Los fosfolípidos muestran un comportamiento ambivalente con el agua. Sus colas de hidrocarburos son hidrófobas y son excluidas del agua. Sin embargo, el grupo fosfato y sus anexos forman una cabeza hidrófila que tiene afinidad por el agua. Cuando se añaden fosfolípidos al agua, se autoensamblan formando una capa doble —bicapa— que protege sus porciones hidrófobas del agua (fig. 5-14).

En la superficie de una célula, los fosfolípidos están dispuestos en una bicapa similar. Las cabezas hidrófilas de las moléculas se encuentran en la parte externa de la bicapa, en contacto con las soluciones acuosas dentro y fuera de la célula. Las colas hidrófobas apuntan hacia el interior de la bicapa, lejos del agua. Las bicapas fosfolipídicas forman un límite entre las células y sus medios externos; de hecho, los fosfolipidos son los componentes principales de todas las membranas celulares. Este comportamiento proporciona otro ejemplo del modo en que la forma coincide con la función a nivel molecular.

Esteroides

Los esteroides son lípidos que se caracterizan por un esqueleto de carbono formado por cuatro anillos fusionados (fig. 5-15). Diferentes esteroides varían en los grupos funcionales unidos a este conjunto de anillos. Un esteroide, el colesterol, es un componente común de las membranas celulares animales y también es el precursor a partir del cual se sintetizan otros esteroides. Muchas hormonas, como las hormonas sexuales de los vertebrados, son esteroides producidos a partir del colesterol (fig. 4-9). Por lo tanto, el colesterol es una molécula crucial en los animales, aunque un alto nivel del mismo en la sangre puede contribuir a la aterosclerosis. Tanto las grasas saturadas como las grasas *trans* tienen su impacto negativo en la salud al afectar a los niveles de colesterol.

Evaluación de conceptos 5-3

- Compare la estructura de una grasa (triglicérido) con la de un fosfolípido.
- 2. ¿En qué difieren las grasas saturadas de las grasas insaturadas, tanto en estructura como en comportamiento?
- 3. ¿Por qué se considera que las hormonas sexuales humanas son lípidos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 5-4

Las proteínas tienen muchas estructuras, que dan como resultado un amplio espectro de funciones

La importancia de las proteínas está implícita en su nombre, que proviene de la palabra griega *proteios*, que significa "primer lugar". Las proteínas representan más del 50% de la masa seca de la mayoría de las células e intervienen en casi todo lo que los organismos efectúan. Algunas proteínas aceleran las reacciones químicas, mientras que otras desempeñan un papel en el sostén estructural, el almacenamiento, el transporte, las comunicaciones celulares, el movimiento y la defensa contra sustancias extrañas (cuadro 5-1).

El tipo más importante de proteína son, quizá, las enzimas. Las proteínas enzimáticas regulan el metabolismo al actuar como catalizadores, agentes químicos que aceleran en forma selectiva las reacciones químicas en la célula sin ser consumidas por la reacción (fig. 5-16). Debido a que una enzima puede realizar su función una y otra vez, estas moléculas pueden considerarse como caballos de tiro que mantienen a las células en funcionamiento llevando a cabo los procesos de la vida.

Tipo de proteína	Función	Ejemplos
Proteínas enzimáticas	Aceleración selectiva de reacciones químicas	Las enzimas digestivas catalizan la hidrólisis de los polímeros en los alimentos.
Proteínas estructurales	Sostén	Los insectos y las arañas usan las fibras de seda para elaborar sus capullos y tela- rañas, respectivamente. El colágeno y la elastina proporcionan un entramado fibroso en tejidos conectivos animales. La queratina es la proteína del pelo, los cuernos, las plumas y otros apéndices de la piel.
Proteínas de almacenamiento	Almacenamiento de aminoácidos	La ovoalbúmina es la proteína de la clara de huevo, usada como una fuente de aminoácidos para el desarrollo embrionario. La caseína, la proteína de la leche, es la principal fuente de aminoácidos para las crías de los mamíferos. Las plantas tienen proteínas de almacenamiento en sus semillas.
Proteínas de transporte	Transporte de otras sustancias	La hemoglobina, la proteína de la sangre de vertebrados que contiene hierro, transporta oxígeno desde los pulmones hacia otras partes del cuerpo. Otras proteínas transportan moléculas a través de las membranas celulares.
Proteínas hormonales	Coordinación de las actividades de un organismo	La insulina, una hormona secretada por el páncreas, ayuda a regular la concentración de azúcar en la sangre de vertebrados.
Proteínas receptoras	Respuesta de la célula a un estímulo químico	Los receptores que se encuentran dentro de la membrana de una célula nerviosa detectan señales químicas liberadas por otras células nerviosas.
Proteínas motoras y contráctiles	Movimiento	La actina y la miosina son responsables del movimiento de los músculos. Otras proteínas son responsables de las ondulaciones de los orgánulos denominados cilios y flagelos.
Proteínas defensivas	Protección contra enfermedades	Los anticuerpos combaten a bacterias y virus.

Un ser humano tiene decenas de miles de proteínas diferentes, cada una con una estructura y función específica; las proteínas, de hecho, son las moléculas estructuralmente más complejas que se conocen. Conforme con sus diversas funciones, varían ampliamente en estructura y cada tipo de proteína tiene una forma tridimensional, o conformación, única.

Polipéptidos

Diversas como son, todas las proteínas son polímeros sintetizados a partir del mismo conjunto de 20 aminoácidos. Los polímeros de los aminoácidos se denominan **polipéptidos**. Una **proteína** se compone de uno o más polipéptidos plegados y enrollados en conformaciones específicas.

Monómeros de aminoácidos

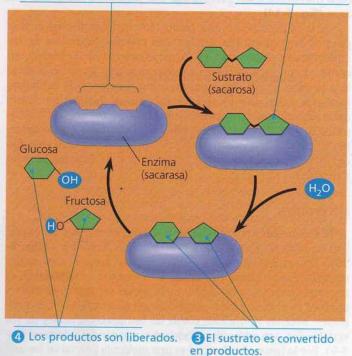
Los aminoácidos son moléculas orgánicas portadoras de grupos carboxilo y amino (véase cap. 4). La ilustración de la derecha muestra la fórmula general de un aminoácido. En el centro del aminoácido se encuentra un átomo de carbono asimétrico denominado carbono alfa (α) . Sus cuatro compañeros



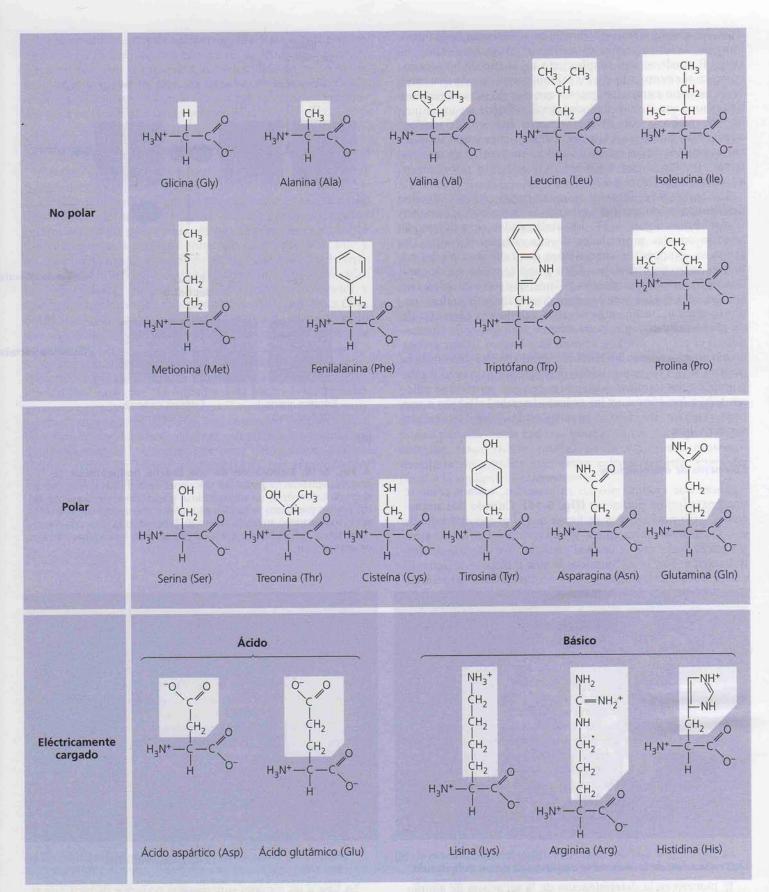
diferentes son un grupo amino, un grupo carboxilo, un átomo de hidrógeno y un grupo variable simbolizado por la R. El grupo R, también denominado cadena lateral, difiere en cada aminoácido. La **figura 5-17** muestra los 20 aminoácidos que las células utilizan para sintetizar sus miles de proteínas.

 El sitio activo está disponible para una molécula de sustrato, el reactivo sobre el cual actúa la enzima.

El sustrato se une a la enzima.



▲ Fig. 5-16. Ciclo catalítico de una enzima. La enzima sacarasa acelera la hidrólisis de la sacarosa en glucosa y fructosa. Al actuar como un catalizador, la proteína sacarasa no se consume durante el ciclo, sino que está disponible para catálisis ulteriores.



▲ Fig. 5-17. Los 20 aminoácidos de las proteínas. Los aminoácidos se agrupan aquí de acuerdo con las propiedades de sus cadenas laterales (grupos R), destacados en blanco. Los aminoácidos se muestran en sus formas iónicas predominantes a pH 7,2, el pH de la célula. Las abreviaturas de tres letras para los aminoácidos están entre paréntesis. Todos los aminoácidos utilizados en las proteínas son el mismo enantiómero, llamado forma L, icomo se muestra aquí (fig. 4-7). Aquí, los grupos amino y carboxilo se representan en la forma ionizada, la forma en que existen en el pH de una célula. El grupo R puede ser tan simple como un átomo de hidrógeno, como en el aminoácido glicina (el único aminoácido que carece de carbono asimétrico, puesto que dos de sus compañeros de carbono son átomos de hidrógeno), o puede ser un esqueleto de carbono con diversos grupos funcionales unidos, como en la glutamina. (Los organismos tienen otros aminoácidos, algunos de los cuales a veces se encuentran en las proteínas. Debido a que éstos son relativamente raros, no se muestran en la figura 5-17.)

Las propiedades físicas y químicas de las cadenas laterales determinan las características únicas de un aminoácido en particular. En la figura 5-17, los aminoácidos se agrupan de acuerdo con las propiedades de sus cadenas laterales. Un grupo se compone de aminoácidos con cadenas laterales no polares, que son hidrófobas. Otro grupo se compone de aminoácidos con cadenas laterales polares, que son hidrófilas. Los aminoácidos ácidos son aquellos con cadenas laterales que, por lo general, tienen carga negativa debido a la presencia de un grupo carboxilo que, normalmente, está disociado (ionizado) en el pH celular. Los aminoácidos básicos tienen grupos amino en sus cadenas laterales que, generalmente, tienen carga positiva (todos los aminoácidos tiene grupos carboxilo y grupos amino; los términos ácido y básico en este contexto se refieren solo a los grupos en las cadenas laterales). Debido a que están cargadas, las cadenas laterales ácidas y básicas también son hidrófilas.

Polímeros de aminoácidos

Ahora que examinamos los aminoácidos, veamos cómo se unen para formar polímeros (fig. 5-18). Cuando dos aminoácidos están posicionados de forma que el grupo carboxilo de uno se encuentra adyacente al grupo amino del otro, una enzima puede hacer que se unan al catalizar una reacción de deshidratación, con la eliminación de una molécula de agua. El enlace covalente resultante se denomina enlace peptídico. Repetido una y otra vez, este proceso produce un polipéptido, un polímero de muchos aminoácidos conectados por enlaces peptídicos. En un extremo de la cadena polipeptídica se encuentra un grupo amino libre; en el extremo opuesto se encuentra un grupo carboxilo libre. Por tanto, la cadena tiene un extremo amino (N-terminal) y un extremo carboxilo (C-terminal). La secuencia repetitiva de átomos de color púrpura de la figura 5-18b se denomina columna vertebral polipeptídica. Unidos a esta columna vertebral hay diferentes tipos de anexos, las cadenas laterales de los aminoácidos. Los polipéptidos abarcan en longitud desde unos pocos monómeros hasta miles de ellos. Cada polipéptido específico tiene una secuencia lineal única de aminoácidos. La inmensa variedad de polipéptidos de la naturaleza ilustra un concepto importante descrito con anterioridad: que las células pueden sintetizar diferentes polímeros al conectar un grupo limitado de monómeros en secuencias diversas.

Determinación de la secuencia aminoácida de un polipéptido

El pionero en la determinación de la secuencia de aminoácidos de las proteínas fue Frederick Sanger, quien, con sus colegas en la Universidad de Cambridge en Inglaterra, investigó la hormona insulina al final de la década de 1940 y principios de la de 1950. Su técnica consistió en utilizar enzimas

Enlace peptídico OH SH CH₂ CH₂ CH₂ (a) OH Cadenas laterales OH **Enlace** peptídico CH₂ CH₂ Columna vertebral Ö Extremo amino Extremo carboxilo (N-terminal) (C-terminal) (b)

▲ Fig. 5-18. Elaboración de una cadena polipeptídica. (a) Los enlaces peptídicos formados por reacciones de deshidratación conectan el grupo carboxilo de un aminoácido al grupo amino del siguiente. (b) Los enlaces peptídicos se forman de a uno, comenzando con el aminoácido en el extremo amino (N-terminal). El polipéptido tiene una columna vertebral polipeptídica (violeta) al cual se unen las cadenas laterales de aminoácidos.

capaces de digerir proteínas y otros catalizadores que rompen los polipéptidos en lugares específicos, en lugar de hidrolizar completamente las cadenas de aminoácidos. El tratamiento con uno de esos compuestos escinde un polipéptido en fragmentos (cada uno formado por múltiples subunidades de aminoácidos) que pueden separarse mediante una técnica denominada cromatografía. La hidrólisis con un compuesto diferente rompe el polipéptido en diferentes sitios y produce un segundo grupo de fragmentos. Sanger utilizó métodos químicos para determinar la secuencia de aminoácidos en estos pequeños fragmentos. Luego buscó regiones que se superponen entre las partes, obtenidas al hidrolizarlas con los diferentes compuestos. Considere, por ejemplo, dos fragmentos con las siguientes secuencias:

Cis-Ser-Leu-Tir-Gln-Leu Tir-Gln-Leu-Glu-Asn

En base a las regiones superpuestas podemos deducir que el polipéptido intacto contiene en su estructura primaria los siguientes segmentos:

Cis-Ser-Leu-Tir-Gln-Leu-Glu-Asn

Al igual que podríamos reconstruir una frase a partir de un conjunto de fragmentos con secuencias de letras superpuestas, Sanger y col. fueron capaces, tras varios años de esfuerzo, de reconstruir la estructura primaria completa de la insulina. Desde entonces, se han automatizado la mayoría de los pasos implicados en la secuenciación de un polipéptido.

Conformación y función proteica

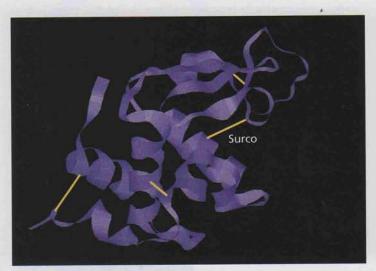
Una vez que conocemos la secuencia de aminoácidos de un polipéptido, ¿qué puede decirnos ésta sobre la conformación y la función proteica? El término polipéptido no es exactamente un sinónimo del término proteína. Incluso para una proteína compuesta de un polipéptido simple, la relación es en cierta forma análoga a la existente entre una larga cadena de hilo y un jersey de tamaño y forma particular que uno puede tejer utilizando el hilo. Una proteína funcional no es solo una cadena polipeptídica, sino uno o más polipéptidos, plegados y enrollados con precisión en una molécula de forma única (fig. 5-19). La secuencia de aminoácidos de un polipéptido es lo que determina la conformación tridimensional que tomará la proteína.

Cuando una célula sintetiza un polipéptido, la cadena generalmente se pliega de forma espontánea y adquiere la conformación funcional para esa proteína. Este plegamiento se dirige y refuerza por la formación de una variedad de enlaces entre partes de una cadena, que, a su vez, dependen de la secuencia de aminoácidos. Muchas proteínas son globulares (aproximadamente, esféricas), mientras que otras tienen forma fibrosa. Incluso dentro de estas vastas categorías hay innumerables variaciones posibles.

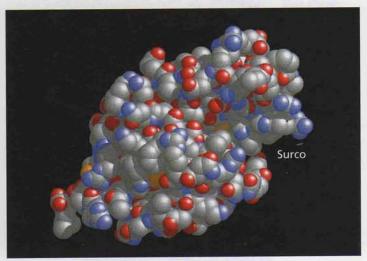
La conformación específica de una proteína determina cómo funciona. En casi todos los casos, la función de una proteina depende de su capacidad para reconocer y unirse a alguna otra molécula. Por ejemplo, un anticuerpo (una proteína) se une a una sustancia extraña en particular que invade el cuerpo y una enzima (otro tipo de proteína) reconoce y se une a su sustrato, la sustancia sobre la cual trabaja la enzima. En el capítulo 2 aprendió que las moléculas de señalización naturales llamadas endorfinas se unen a proteínas receptoras específicas sobre la superficie de las células cerebrales en los seres humanos, y producen euforia o alivian el dolor. La morfina, la heroína y otras drogas narcóticas son capaces de imitar a las endorfinas porque todas comparten una forma similar con las endorfinas y, por lo tanto, pueden unirse y encajarse en los receptores endorfínicos del cerebro. Este encaje es muy específico, similar a la llave y la cerradura (fig. 2-17). Por lo tanto, la función de una proteína -por ejemplo, la capacidad de un receptor proteico para identificar y asociarse con una molécula de señalización que alivia el dolor- es una propiedad emergente del sofisticado orden molecular.

Cuatro niveles de la estructura proteica

En la compleja arquitectura de una proteína podemos reconocer niveles de estructura superpuestos, conocidos como estructura primaria, secundaria y terciaria. Un cuarto nivel, la estructura cuaternaria, surge cuando una proteína está compuesta por dos o más cadenas polipeptídicas. La **figura 5-20** describe estos cuatro niveles de la estructura proteíca. Asegúrese de estudiar esta figura exhaustivamente antes de pasar a la siguiente sección.



(a) Un modelo de cintas muestra el modo en que la única cadena polipeptídica se pliega y se enrolla para formar la proteína funcional (las líneas amarillas representan un tipo de enlace químico que estabiliza la forma de la proteína).



(b) Un modelo espacial muestra con mayor claridad la forma globular vista en muchas proteínas, al igual que la conformación exclusiva de la lisozima.

▲ Fig. 5-19. Conformación de una proteína, la enzima lisozima. La lisozima está presente en nuestra transpiración, lágrimas y saliva; es una enzima que ayuda a evitar las infecciones mediante la unión y la destrucción de moléculas específicas de la superficie de muchos tipos de bacterias. El surco es la parte de la proteína que reconoce y se une a las moléculas diana de las paredes bacterianas.

Exploración de los niveles de la estructura proteica



ESTRUCTURA PRIMARIA

La estructura primaria de una proteína es su secuencia única de aminoácidos. Como ejemplo, consideremos la transtiretina, una proteína globular que se encuentra en la sangre que transporta vitamina A y una
hormona tiroidea concreta en todo el cuerpo. Cada una de las cuatro
cadenas polipeptídicas que juntas constituyen la transtiretina, está compuesta de 127 aminoácidos. Aquí se muestra una de estas cadenas
desenrollada para poder observar con mayor detalle su estructura primaria. Cada uno de los 20 aminoácidos, indicado aquí por su abreviatura de tres letras, ocupa cada una de las 127 posiciones a lo largo de la
cadena. La estructura primaria es similar al orden de letras en una palabra muy larga. Si fuera por azar, habría 20127 formas diferentes de construir una cadena polipeptídica de 127 aminoácidos de largo. Sin
embargo, la estructura primaria precisa de una proteína está determinada no por la unión aleatoria de aminoácidos, sino por la información
genética heredada.

ESTRUCTURA SECUNDARIA

La mayoría de las proteínas tienen segmentos de sus cadenas polipeptídicas enrolladas o plegadas repetidamente en patrones que contribuyen a la conformación global de la proteína. Estos enrollamientos y plegamientos, colectivamente denominados estructura secundaria, son el resultado de los enlaces de hidrógeno entre los constituyentes repetitivos de la columna vertebral polipeptídica (no las cadenas laterales de aminoácidos). Tanto los átomos de oxígeno como los de nitrógeno de la columna vertebral son electronegativos, con cargas parciales negativas (fig. 2-15). El átomo de hidrógeno débilmente positivo unido al átomo de nitrógeno, tiene una afinidad por el átomo de oxígeno de un enlace peptídico cercano. Individualmente, estos enlaces de hidrógeno son débiles, pero debido a que se repiten muchas veces a lo largo de una región relativamente extensa de la cadena polipeptídica pueden sostener una forma particular para esa parte de la proteína. Una de estas estructuras secundarias es la hélice o un envoltamiento.

Una de estas estructuras secundarias es la **hélice** α , un enrollamiento delicado que se mantiene unido mediante enlaces de hidrógeno cada cuatro aminoácidos, mostrado antes para la transtiretina. Aunque la transtiretina tiene solo una región helicoidal α (véase estructura terciaria), otras proteínas globulares tienen múltiples tramos de hélices α separadas por regiones no helicoidales. Algunas proteínas fibrosas, como la α -queratina, la proteína estructural del cabello, tienen la formación de hélice α a lo largo de la mayor parte de su longitud.

El otro tipo principal de estructura secundaria es la hoja o lámina plegada β . Como se muestra arriba, en esta estructura, dos o más regiones de la cadena polipeptídica que se extienden lado a lado están conectadas por enlaces de hidrógeno entre partes de las dos columnas vertebrales polipeptídicas paralelas. Las hojas plegadas constituyen el núcleo de muchas proteínas globulares, como es el caso de la transtiretina, y dominan algunas proteínas fibrosas, entre ellas, la proteína de la seda de una telaraña. El trabajo conjunto de tantos enlaces de hidrógeno vuelve a cada fibra de seda más fuerte que una hebra de acero del mismo peso.

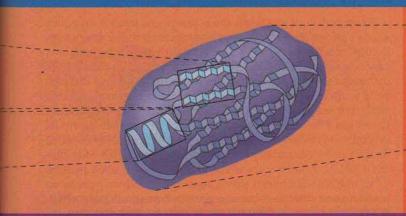
Las glándulas abdominales de la araña secretan fibras de seda que forman la red.

Las hebras radiantes, constituidas de fibras secas de seda, mantienen la forma de la red.

Las hebras espirales (hebras de captura) son elásticas, se estiran en respuesta al viento, la lluvia y el contacto de los insectos.



Telaraña: una proteína estructural que contiene hojas plegadas β



ESTRUCTURA TERCIARIA

ESTRUCTURA CUATERNARIA

Superpuesta a los patrones de la estructura secundaria se encuentra la estructura terciaria, mostrada arriba para el polipéptido transtiretina. En lugar de involucrar interacciones entre los constituyentes de la columna vertebral, la estructura terciaria es la forma global de un polipéptido resultante de las interacciones entre las cadenas laterales (grupos R) de los diversos aminoácidos. Un tipo de interacción que contribuye a la estructura terciaria se denomina —en cierta forma engañosa— una interacción hidrófoba. A medida que un polipéptido se pliega en su conformación funcional, los aminoácidos con cadenas laterales

hidrófobas (no Interacciones polares) genehidrófobas e ralmente interacciones terminan de van der Waals en agrupa-Columna vertebral ciones en polipeptídica el centro de la proteína, Enlace de fuera del conhidrógeno tacto con el agua. CH, Por tanto, lo que llamamos una interacción Puente disulfuro hidrófoba es en realidad causada por la CH2-NH2+ TO-C-CH2 acción de moléculas de agua, que excluyen las Enlace iónico sustancias no polares a medida que forman enlaces de hidrógeno entre sí y

ína. Una vez que las cadenas laterales de aminoácidos están cercanas, las interacciones de van der Waals ayudan a mantenerlas juntas. Mientras tanto, los enlaces de hidrógeno entre las cadenas laterales polares y los enlaces iónicos entre cadenas laterales cargadas positiva y negativamente también ayudan a estabilizar la estructura terciaria. Éstas son todas interacciones débiles, pero su efecto acumulativo ayuda a conferir a la proteína una forma única.

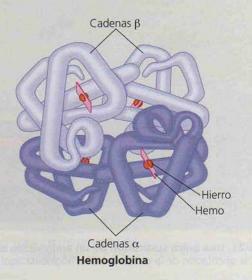
con las partes hidrófilas de la prote-

La conformación de una proteína puede ser reforzada aún más por enlaces covalentes llamados **puentes disulfuro**. Los puentes disulfuro se forman donde dos monómeros de cisteína, aminoácidos con grupos sulfhidrilo (—SH) sobre sus cadenas laterales, se acercan por el plegamiento de la proteína. El azufre de una cisteína se une al azufre del segundo y el puente disulfuro (—S—S—) mantiene partes de la proteína juntas (véanse las líneas amarillas en la figura 5-19a). Todos estos tipos de enlaces pueden encontrarse en una proteína, como se muestra arriba en una pequeña parte de una proteína hipotética.

Algunas proteínas se componen de dos o más cadenas polipeptídicas agregadas en una macromolécula funcional. La estructura cuaternaria es la estructura proteica global que resulta de la acumulación de estas subunidades polipeptídicas. Por ejemplo, arriba se muestra la proteína globular transtiretina completa, constituida por sus cuatro polipéptidos.

Otro ejemplo es el colágeno, que se muestra a la derecha, una proteína fibrosa que tiene subunidades helicoidales entrelazadas que forman una triple hélice más grande, que confiere a las fibras largas gran fuerza. Esto es apropiado para la función de las fibras de colágeno como vigas del tejido conectivo en la piel, los huesos, los tendones, los ligamentos y otras partes del cuerpo (el colágeno representa el 40% de las proteínas del cuerpo humano). La hemoglobina, la proteína que fija el oxígeno de los glóbulos rojos mostrados abajo, es otro ejemplo de una proteína globular con estructura cuaternaria. Se compone de cuatro subunidades polipeptídicas, dos de un tipo (cadenas α y dos de otro tipo (cadenas β). Tanto las subunidades α como las β consisten principalmente de la estructura secundaria hélice α. Cada subunidad tiene un componente no polipeptidico, llamado hemo, con un átomo de hierro que fija oxígeno.





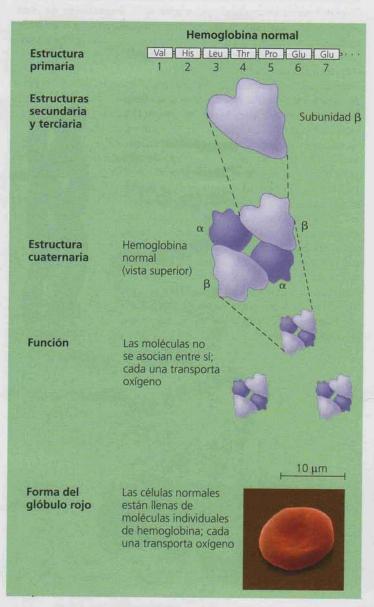
Anemia falciforme: un cambio simple en la estructura primaria

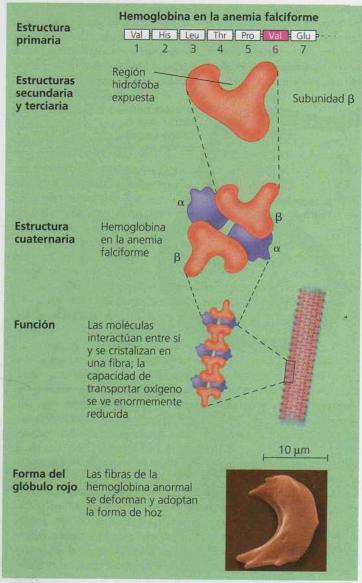
Incluso un pequeño cambio en la estructura primaria puede afectar a la conformación de una proteína y a su capacidad para funcionar. Por ejemplo, la sustitución de un aminoácido (valina) por el aminoácidonormal (ácido glutámico) en una posición en particular de la estructura primaria de la hemoglobina, la proteína que transporta oxígeno en los glóbulos rojos, puede causar anemia falciforme, un trastorno sanguíneo hereditario. Los glóbulos rojos normales tienen forma de disco pero, en la anemia falciforme, las moléculas de hemoglobina anormales tienden a cristalizarse y deformar algunas de las células hasta darles forma de hoz (fig. 5-21). La vida de una persona con la enfermedad se ve interrumpida por las "crisis de anemia falciforme", que tienen lugar cuando las células angulares obstruyen pequeños vasos sanguíneos e impiden el flujo sanguíneo. El número de víctimas cobrado en estos pacientes es un trágico ejemplo de cómo un simple cambio en la estructura proteica puede tener efectos devastadores en la función proteica.

¿Qué determina la conformación proteica?

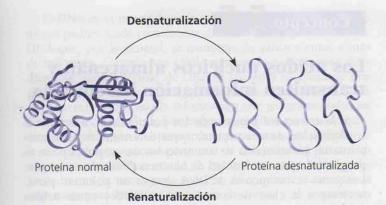
Ya aprendió que una forma única provee una función específica a cada proteína. Pero, ¿cuáles son los factores clave que determinan la conformación proteica? Ya sabe gran parte de la respuesta: una cadena polipeptídica de una secuencia de aminoácidos dada puede, de manera espontánea, adoptar una forma tridimensional determinada y mantenerla mediante las interacciones responsables de la estructura secundaria y terciaria. Normalmente, este plegamiento tiene lugar a medida que la proteína se está sintetizando dentro de la célula. Sin embargo, la conformación proteica también depende de las condiciones físicas y químicas del medio proteico. Si se alteran el pH, la concentración salina, la temperatura u otros aspectos de su ambiente, la proteína puede llegar a desenrollarse y perder su conformación nativa, un cambio llamado desnaturalización (fig. 5-22). Debido a esta deformación, la proteína desnaturalizada es biológicamente inactiva.

La mayoría de las proteínas se desnaturalizan si se trasladan de un medio acuoso a un solvente orgánico, como el éter o el clo-





▲ Fig. 5-21. Una única sustitución de un aminoácido en una proteína causa la anemia falciforme. Para mostrar la formación de fibras claramente, la orientación de la molécula de hemoglobina aquí es diferente a la de la figura 5-20.



▲ Fig. 5-22. Desnaturalización y renaturalización de una proteína. Las altas temperaturas de diversos tratamientos químicos desnaturalizarán una proteína y determinarán que pierda su conformación y, por tanto, su capacidad para funcionar. Si la proteína desnaturalizada permanece disuelta, con frecuencia puede renaturalizarse cuando los aspectos químicos y físicos de su ambiente vuelven a la normalidad.

roformo; la cadena polipeptídica se vuelve a plegar de forma que sus regiones hidrófobas se orientan hacia fuera, hacia el solvente. Otras sustancias desnaturalizantes son compuestos químicos que destruyen los enlaces de hidrógeno, los enlaces iónicos y los puentes disulfuro que mantienen la forma de una proteína. La desnaturalización también puede ser resultado de un calor excesivo, que agita la cadena polipeptídica suficientemente como para vencer las interacciones débiles que estabilizan la conformación. La clara de huevo se vuelve opaca durante la cocción debido a que las proteínas desnaturalizadas son insolubles y se solidifican. Esto también explica por qué las fiebres extremadamente altas pueden ser fatales: las proteínas en la sangre comienzan a desnaturalizarse por las temperaturas corporales tan elevadas.

Cuando una proteína de una solución en un tubo de ensayo se ha desnaturalizado mediante calor o compuestos químicos, a menudo regresa a su forma funcional cuando se extrae la sustancia desnaturalizante. Podemos concluir que la información para construir una forma específica es intrínseca a la estructura primaria de una proteína. La secuencia de aminoácidos determina

la conformación: en qué lugar puede formarse una hélice α , dónde pueden suscitarse las hojas plegadas β , dónde se ubican los puentes disulfuro, dónde pueden formarse los enlaces iónicos y demás. Sin embargo, en el atestado ambiente que existe dentro de la célula lograr un plegamiento correcto puede ser un problema mayor que en un tubo de ensayo.

El problema del plegamiento de las proteínas

Los bioquímicos ahora conocen las secuencias de aminoácidos de más de 875 000 proteínas y las formas tridimensionales de cerca de 7 000. Se podría pensar que al correlacionar las estructuras primarias de muchas proteínas con sus conformaciones sería relativamente fácil descubrir las reglas del plegamiento proteico. Lamentablemente el problema del plegamiento de proteínas no es tan simple. La mayoría de las proteínas probablemente atraviesan varios estados intermedios en su camino hacia una conformación estable y observar la conformación madura no revela las etapas de plegamiento requeridas para lograr esa forma. Sin embargo, los bioquímicos desarrollaron métodos para el seguimiento de una proteína a través de sus etapas intermedias de plegamiento. Asimismo, los investigadores descubrieron, las chaperoninas (también llamadas proteínas chaperonas), moléculas proteicas que ayudan a otras proteínas a lograr un plegamiento apropiado (fig. 5-23). Las chaperoninas no especifican la estructura final de un polipéptido. En su lugar, trabajan manteniendo los nuevos polipéptidos segregados de "malas influencias" en el medio citoplasmático, mientras se pliegan espontáneamente. La chaperonina bien estudiada de la bacteria E. coli, que se muestra en la figura 5-23, es un complejo multiproteico gigante con forma de cilindro hueco. La cavidad proporciona un refugio para el plegamiento de polipéptidos de diversos tipos.

Incluso cundo los científicos tienen una proteína real en su poder, la determinación de su estructura tridimensional exacta no es simple, ya que una molécula proteica simple está constituida por miles de átomos. La cristalografía de rayos X es un método importante que se emplea para determinar la estructura tridimensional de una proteína (fig. 5-24). Otro método que recientemente se ha aplicado a este problema es la espectroscopia por resonancia magnética nuclear (Rmn), que no requiere la cristalización de proteínas. Estas técnicas han contribuido enormemente a nuestra comprensión de la estructura proteíca y también nos han proporcionado valiosas claves acerca del funcionamiento de las proteínas.

Fig. 5-23. Una chaperonina en acción. El gráfico de ordenador (izquierda) muestra un gran complejo proteico de chaperonina con un espacio interno que proporciona un refugio para el plegamiento apropiado de polipéptidos recién constituidos. El complejo está formado por dos proteínas: una proteína es un cilindro hueco; la otra es un casquete que puede encajar en cualquier extremo.

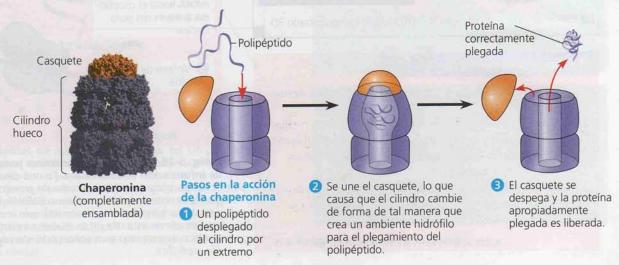


Figura 5-24

illetado de muestigación Cristalografía de

ravos)

APLICACIÓN

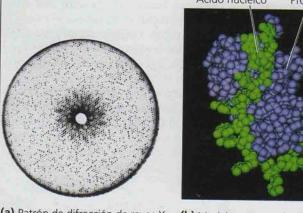
Los científicos utilizan la cristalografía de rayos X para determinar la estructura tridimensional de macromoléculas como los ácidos nucleicos y las proteínas. En esta figura examinaremos el modo en que los investigadores de la Universidad de California, en Riverside, determinaron la estructura de la proteína ribonucleasa, una enzima cuya función implica la unión a una molécula de ácido nucleico.

Los investigadores dirigen un haz de rayos X a través de la proteína cristalizada. Los átomos del cristal difractan (desvían) los rayos X en una disposición ordenada. Los rayos X difractados son expuestos a una placa fotográfica y se produce un patrón de puntos conocido como patrón de difracción de rayos X.



de difracción de rayos X, al igual que la secuencia de aminoácidos determinada por métodos químicos, los científicos construyen un modelo computarizado tridimensional (3D) de la proteína, como este modelo de la proteína ribonucleasa (violeta) unido a una cadena corta de ácidos nucleicos (verde).

Ácido nucleico Proteína



(a) Patrón de difracción de rayos X

(b) Modelo computarizado 3D

Evaluación de conceptos

- ¿Por qué no funciona normalmente una proteína desnaturalizada?
- Diferencie entre estructura secundaria y terciaria mediante la descripción de las partes de una cadena polipeptidica que participa en los enlaces que mantienen juntos cada nivel de estructura.
- 3. Una mutación genética puede cambiar la estructura primaria de una proteína. ¿Cómo puede destruir esto la función proteica?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

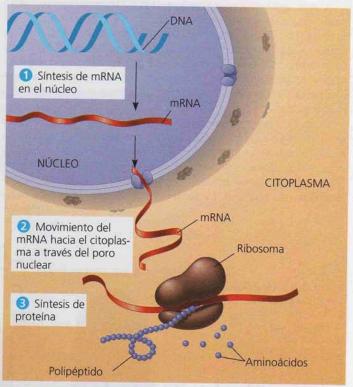
Concepto 5-5

Los ácidos nucleicos almacenan y transmiten información hereditaria

Si la estructura primaria de los polipéptidos determina la conformación de una proteína, ¿qué determina su estructura primaria? La secuencia de aminoácidos de un polipéptido es programada por una unidad de herencia conocida como gen. Los genes se componen de DNA, que es un polímero perteneciente a la clase de compuestos conocidos como ácidos nucleicos.

Las funciones de los ácidos nucleicos

Existen dos tipos de ácidos nucleicos: ácido desoxirribonucleico (DNA) y ácido ribonucleico (RNA). Éstas son las moléculas que permiten a los organismos vivos reproducir sus complejos componentes de una generación a la siguiente. Única entre las moléculas, el DNA proporciona direcciones para su propia replicación. El DNA también dirige la síntesis de RNA y, a través del RNA, controla la síntesis proteica (fig. 5-25).



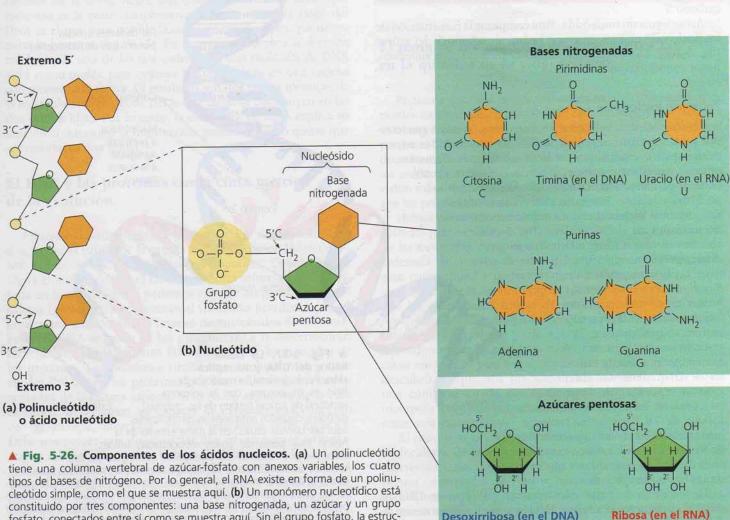
A Fig. 5-25. DNA → RNA → proteína: panorama general del flujo de información en una célula. En una célula eucarionte, el DNA en el núcleo programa la producción de proteínas en el citoplasma dirigiendo la síntesis de RNA mensajero (mRNA), el cual viaja al citoplasma y se une a los ribosomas. A medida que un ribosoma (enormemente amplificado en este dibujo) se mueve a lo largo del mRNA, el mensaje genético es traducido a un polipéptido con una secuencia de aminoácidos específica.

El DNA es el material genético que los organismos heredan de sus padres. Cada cromosoma contiene una larga molécula de DNA que, por lo general, se compone de varios cientos a más de mil genes. Cuando una célula se reproduce a sí misma dividiéndose, sus moléculas de DNA se copian y se pasan de una generación de células a la siguiente. En la estructura del DNA se encuentra codificada la información que programa todas las actividades de la célula. Sin embargo, el DNA no está directamente involucrado en ejecutar las operaciones de la célula, de la misma manera que un programa de computación por sí solo no puede imprimir un estado de cuenta bancaria o leer el código de barras de una caja de cereales. Al igual que se necesita la impresora para imprimir un estado de cuenta y se requiere un escáner para leer un código de barras, se necesitan proteínas para desarrollar programas genéticos. El hardware molecular de la célula –las herramientas para la mayoría de las funciones biológicas- se compone de proteínas. Por ejemplo, el transportador de oxígeno de la sangre es la hemoglobina, no el DNA que especifica su estructura.

¿De qué forma el RNA, el otro tipo de ácido nucleico, actúa en la transmisión de información genética desde el DNA a las proteínas? Cada gen incluido en una molécula de DNA dirige la síntesis de un tipo de RNA, llamado RNA mensajero (mRNA). Luego, la molécula de mRNA interactúa con la maquinaria sintetizadora de proteínas para dirigir la producción de un polipéptido. Podemos resumir el flujo de información genética como DNA \rightarrow RNA \rightarrow proteína (fig. 5-25). Los sitios reales de la síntesis de proteínas son las estructuras celulares llamadas ribosomas. En una célula eucarionte, los ribosomas se localizan en el citoplasma, pero el DNA reside en el núcleo. El RNA mensajero transmite las instrucciones genéticas para construir proteínas desde el núcleo al citoplasma. Las células procariontes carecen de núcleo, pero también utilizan RNA para enviar un mensaje desde el DNA a los ribosomas y otros orgánulos de la célula que traducen la información codificada en secuencias de aminoácidos.

La estructura de los ácidos nucleicos

Los ácidos nucleicos son macromoléculas que existen como polímeros llamados polinucleótidos (fig. 5-26a). Como indica su nombre, cada polinucleótido se compone de monómeros llamados nucleótidos. Un nucleótido está compuesto por tres partes: una base nitrogenada, una pentosa (azúcar de cinco carbonos) y un grupo fosfato (fig. 5-26b). La porción de esta unidad sin el grupo fosfato se llama nucleósido.



fosfato, conectados entre sí como se muestra aquí. Sin el grupo fosfato, la estruc-Desoxirribosa (en el DNA) tura resultante se denomina nucleósido (c) Los componentes de los nucleósidos incluyen una base nitrogenada (una purina o una pirimidina) y un azúcar pentosa

(una desoxirribosa o una ribosa).

Monómeros de nucleótidos

Para construir un nucleótido consideremos primero los dos componentes del nucleósido: la base nitrogenada y el azúcar (fig. 5-26c). Existen dos familias de bases nitrogenadas: las pirimidinas y las purinas. Una pirimidina tiene un anillo de seis miembros de átomos de carbono y nitrógeno (los átomos de nitrógeno tienden a incorporar H+ de la solución, lo que explica el término base nitrogenada). Los miembros de la familia de las pirimidinas son la citosina (C), la timina (T) y el uracilo (U). Las purinas son más grandes, con un anillo de seis miembros fusionados con un anillo de cinco miembros. Las purinas son la adenina (A) y la guanina (G). Las pirimidinas y las purinas difieren en los grupos funcionales unidos a los anillos. La adenina, la guanina y la citosina se encuentran en ambos tipos de ácidos nucleicos; la timina se encuentra solo en el DNA y el uracilo, solo en el RNA.

La pentosa conectada a la base nitrogenada es la **ribosa** en los nucleótidos del RNA y la **desoxirribosa**, en el DNA (fig. 5-26c). La única diferencia entre estos dos azúcares es que la desoxirribosa carece de un átomo de oxígeno del segundo carbono en el anillo, de ahí su nombre. Debido a que los átomos tanto en la base nitrogenada como en el azúcar están numerados, los átomos de azúcar tienen una tilde (') después del número para distinguirlos. Así, el segundo carbono en el anillo de azúcar es el carbono 2' ("2 prima") y el carbono que se levanta del anillo se llama carbono 5'.

Así se forma un nucleósido. Para completar la construcción de un nucleótido unimos un grupo fosfato al carbono 5' del azúcar (fig. 5-26b). La molécula es ahora un nucleósido monofosfato, mejor conocido como nucleótido.

Polímeros nucleótidos

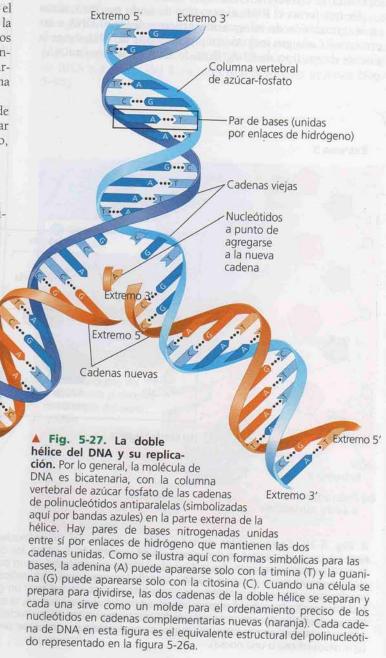
Ahora podemos ver cómo se unen entre sí estos nucleótidos para construir un polinucleótido. Los nucleótidos adyacentes están unidos por enlaces covalentes llamados uniones fosfodiéster entre el grupo -OH sobre el carbono 3' de un nucleótido y el fosfato sobre el carbono 5' del siguiente. Este enlace da como resultado una columna vertebral con un patrón repetitivo de unidades de azúcar-fosfato (fig. 5-26a). Los dos extremos libres del polímero son diferentes el uno del otro. Un extremo tiene un fosfato unido a un carbono 5' y el otro extremo tiene un grupo hidroxilo sobre un carbono 3': nos referimos a ellos como el extremo 5' y el extremo 3', respectivamente. Por tanto, Extremo 3 podemos decir que la cadena de DNA tiene una dirección incorporada a lo largo de su columna vertebral de azúcar-Extremo 5 fosfato, de 5'a 3', de forma similar a la de una calle de un único sentido. Todo a lo largo de esta columna vertebral de fosfato hay anexos que consisten de las bases nitrogenadas.

La secuencia de bases a lo largo del polímero de DNA (o mRNA) es única para cada gen. Debido a que los genes tienen de cientos a miles de nucleótidos de largo el número de posibles secuencias de base es en efecto ilimitado. El significado de un gen para la célula está codificado en su secuencia específica de las

cuatro bases de DNA. Por ejemplo, la secuencia AGGTAACTT significa una cosa, mientras que la secuencia CGCTTAAC tiene un significado diferente (los genes reales, por supuesto, son mucho más largos). El orden lineal de bases en un gen especifica la secuencia de aminoácidos —la estructura primaria— de una proteína, la que a su vez especifica la estructura tridimensional y la función de esa proteína en la célula.

La doble hélice de DNA

Las moléculas de RNA de las células se componen de una única cadena de polinucleótidos, como la que se muestra en la figura 5-26. En contraste, las moléculas de DNA celular tienen dos polínucleótidos que giran en espiral alrededor de un eje imaginario y forman una doble hélice (fig. 5-27). En 1953, James Watson y Francis Crick, propusieron por primera vez



mientras trabajaban en la Universidad de Cambridge la doble hélice como la estructura tridimensional de DNA. Las dos columnas vertebrales de azúcar fosfato se orientan en direcciones 5'→3' opuestas entre sí, una configuración que se conoce como antiparalela, en cierta forma parecida a una autopista dividida. Las columnas vertebrales de azúcar fosfato se encuentran en el exterior de la hélice y las bases nitrogenadas están apareadas en el interior de la hélice. Los dos polinucleótidos, o cadenas, se mantienen juntas por los enlaces de hidrógeno entre las bases apareadas y las interacciones de van der Waals entre las bases apiladas. La mayoría de las moléculas de DNA son muy largas, con miles o incluso millones de pares de bases que conectan las dos cadenas. Una doble hélice de DNA larga incluye muchos genes, cada uno, un segmento particular de la molécula.

Solo ciertas bases de la doble hélice son compatibles entre sí. La adenina (A) siempre se aparea con la timina (T) y la guanina (G) siempre se aparea con la citosina (C). Si pudiéramos ver la secuencia de bases a lo largo de una cadena a medida que recorriéramos la longitud de la doble hélice, conoceríamos la secuencia de bases a lo largo de la otra cadena. Si una extensión de una cadena tiene la secuencia de bases 5'-AGGTCCG-3', las reglas de apareamiento de bases nos dicen que la misma extensión de la otra cadena debe tener la secuencia 3'-TCCAGGC-5'. Las dos cadenas de la doble hélice son complementarias, es decir, que cada una es la parte complementaria de la otra. Este rasgo del DNA es el que hace posible la copia exacta de genes que determina la herencia (fig. 5-27). En la preparación para la división celular, cada una de las dos cadenas de una molécula de DNA sirve como molde para ordenar los nucleótidos en una cadena complementaria nueva. El resultado son dos copias idénticas de la molécula bicatenaria de DNA, que luego se distribuyen en las dos células hijas. Por lo tanto, la estructura de DNA explica su función al transmitir la información genética cuando quiera que se reproduzca una célula.

El DNA y las proteínas como cinta métrica de la evolución

Estamos acostumbrados a pensar en los rasgos compartidos, como el cabello y la producción de leche en los mamíferos, como evidencias de ancestros comunes. Debido a que ahora entendemos que el DNA transporta información hereditaria en forma de genes, podemos ver que los genes y sus productos (proteínas) documentan el trasfondo hereditario de un organismo. Las secuencias lineales de nucleótidos de las moléculas de DNA se pasan de los progenitores a la descendencia; estas secuencias determinan las secuencias de aminoácidos de las proteínas. Los hermanos tienen una similitud más grande en sus DNA y en las proteínas que los individuos no emparentados de la misma especie. Si la visión evolutiva de la vida es válida, deberíamos ser capaces de extender este concepto de "genealogía molecular" en las relaciones entre especies. Debemos prever que dos especies que parecen estar estrechamente relacionadas, sobre la base de fósiles y evidencia anatómica, también comparten una mayor proporción de su DNA y sus secuencias proteicas que dos especies relacionadas de modo más remoto. De hecho, eso es cierto. Por ejemplo, si comparamos una cadena polipeptídica de hemoglobina humana con el correspondiente polipéptido de la hemoglobina de otros cinco vertebrados, encontramos lo siguiente. En esta cadena de 146 aminoácidos, los seres humanos y los gorilas difieren en apenas 1 aminoácido, los seres humanos y los gibones difieren en 2 aminoácidos y los seres humanos y los macacos de la India difieren en 8 aminoácidos. Las especies menos relacionadas tienen cadenas menos similares. Los seres humanos y los ratones difieren en apenas 27 aminoácidos y los seres humanos y las ranas difieren en 67 aminoácidos. La biología molecular ha agregado una nueva cinta métrica al conjunto de herramientas que los biólogos utilizan para evaluar el parentesco evolutivo.

Evaluación de conceptos



- En la figura 5-26a, numere todos los carbonos en los azúcares de los tres nucleótidos superiores; dibuje un círculo alrededor de las bases nitrogenadas y señale los fosfatos con un asterisco.
- 2. En una doble hélice de DNA, una región a lo largo de una cadena de DNA tiene esta secuencia de bases nitrogenadas: 5'-TAGGCCT-3'. Escriba la secuencia de bases a lo largo de la otra cadena de la molécula e indique claramente los extremos 5' y 3' de la cadena.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

El tema de las propiedades emergentes en la química de la vida: resumen

Recuerde que toda la vida está organizada en una jerarquía de niveles estructurales (fig. 1-3). Con cada nivel de orden creciente emergen nuevas propiedades además de las de las partes componentes. En los capítulos 2 a 5 hemos examinado detenidamente la química de la vida utilizando la estrategia de los reduccionistas. Pero también comenzamos a desarrollar una visión más integrada de la vida a medida que vimos cómo emer-

gen las propiedades con el orden creciente.

Hemos visto que el comportamiento inusual del agua, tan esencial para la vida en la Tierra, resulta de las interacciones de las moléculas de agua, al ser ellas mismas una disposición ordenada de átomos de hidrógeno y oxígeno. Redujimos la gran complejidad y diversidad de los compuestos orgánicos a las características químicas del carbono, pero también vimos que las propiedades únicas de los compuestos orgánicos se relacionan con la configuración estructural específica de los esqueletos de carbono y de sus grupos funcionales anexos. Aprendimos que las pequeñas moléculas orgánicas con frecuencia se ensamblan para formar moléculas gigantes, pero también descubrimos que una macromolécula no se comporta como una combinación de sus monómeros sino que, en cambio, incorpora propiedades adicionales debido a las interacciones entre esos monómeros.

Al completar nuestro panorama general de los fundamentos moleculares de la vida con una introducción a las clases de macromoléculas importantes que constituyen las células vivas hemos construido un puente hacia la Unidad 2, en la que estudiaremos la estructura y la función de las células. Mantendremos nuestro equilibrio entre la necesidad de reducir la vida a un conglomerado de procesos más simples y la satisfacción final de considerar esos procesos en un contexto integrado.

× × ×

Revisión del capítulo 5

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



La mayoría de las macromoléculas son polímeros constituidos a partir de monómeros

- La síntesis y la descomposición de los polímeros (pp. 68-69). Los hidratos de carbono, los lípidos, las proteínas y los ácidos nucleicos son las cuatro clases principales de compuestos orgánicos en las células. Muchos de estos compuestos son moléculas muy grandes. La mayoría de las macromoléculas son polímeros, cadenas de monómeros idénticos o símilares. Los monómeros forman moléculas más grandes mediante reacciones de condensación, en las cuales se liberan moléculas de agua (deshidratación). Los polímeros pueden desensamblarse mediante el proceso inverso, la hidrólisis.
- ▶ La diversidad de los polímeros (p. 69). Cada clase de polímeros se forma a partir de un conjunto específico de monómeros. Aunque los organismos comparten el mismo número limitado de tipos de monómeros, cada organismo es único debido al orden específico de los monómeros en polímeros. Una inmensa variedad de polímeros pueden construirse a partir de un pequeño conjunto de monómeros.



Los hidratos de carbono sirven como combustible y material estructural

- Azúcares (pp. 70-71). Los azúcares, los hidratos de carbono más pequeños, sirven como combustible y fuente de carbono. Los monosacáridos son los azúcares más simples. Se los utiliza como combustible, convertidos en otras moléculas orgánicas o combinados en polímeros. Los disacáridos se componen de dos monosacáridos conectados por una unión glucosídica.
- Polisacáridos (pp. 71-74). Los polisacáridos, polímeros de azúcar, tienen funciones estructurales y de almacenamiento. Los monómeros de polisacáridos están conectados mediante uniones glucosídicas. El almidón en las plantas y el glucógeno en los animales son ambos polímeros de almacenamiento de glucosa. La celulosa es un polímero estructural importante de glucosa en las paredes celulares vegetales. El almidón, el glucógeno y la celulosa difieren en las posiciones y orientaciones de sus uniones glucosídicas.



Los lípidos son un grupo diverso de moléculas hidrófobas

- Grasas (pp. 75-76). Las grasas almacenan grandes cantidades de energía. También conocidas como triacilgliceroles, las grasas se construyen por la unión de una molécula de glicerol a tres ácidos grasos mediante reacciones de deshidratación. Los ácidos grasos saturados tienen el número máximo de átomos de hidrógeno. Los ácidos grasos insaturados (presentes en aceites) tienen uno o más enlaces dobles en sus cadenas hidrocarbonadas.
- Fosfolípidos (pp. 76-77). Los fosfolípidos, que son componentes importantes de las membranas celulares, están compuestos por dos ácidos grasos y un grupo fosfato unido a un glicerol. Por tanto, la "cabeza" de un fosfolípido es hidrófila y la cola es hidrófoba.
- Esteroides (p. 77). Los esteroides incluyen colesterol y ciertas hormonas. Los esteroides tienen una estructura básica de cuatro anillos fusionados de átomos de carbono.

Concepto 5-4

Las proteínas tienen muchas estructuras, que dan como resultado un amplio espectro de funciones

- Polipéptidos (pp. 78-81). Un polipéptido es un polímero de aminoácidos conectados en una secuencia específica. Una proteína se compone de una o más cadenas polipeptídicas plegadas en una conformación tridimensional específica. Los polipéptidos se forman a partir de 20 aminoácidos diferentes, cada uno con una cadena lateral característica (grupo R). Los grupos carboxilo y amino de aminoácidos adyacentes se conectan entre sí en enlaces peptídicos.
- Primaria de una proteína es su secuencia única de aminoácidos. La estructura secundaria es el plegamiento o enrollamiento del polipéptido en configuraciones repetitivas, principalmente, las hélices α y las hojas plegadas β, que resultan de enlaces de hidrógeno entre partes de la columna vertebral polipeptídica. La estructura terciaria es la forma tridimensional global de un polipéptido y es el resultado de las interacciones entre los grupos R de aminoácidos. Las proteínas constituidas por más de una cadena polipeptídica tienen un nivel cuaternario de estructura. La forma proteíca es determinada en última instancia por su estructura primaria, pero la estructura y la función de una proteína es sensible a condiciones físicas y químicas.



Los ácidos nucleicos almacenan y transmiten información hereditaria

- Las funciones de los ácidos nucleicos (pp. 86-87). El DNA almacena información para la síntesis de proteínas específicas. El RNA (específicamente, mRNA) transporta su información genética hasta la maquinaria de sintetización proteica.
- La estructura de los ácidos nucleicos (pp. 87-88). Cada monómero nucleotídico está constituido por una pentosa unida de forma covalente a un grupo fosfato y a una de cuatro bases nitrogenadas diferentes (A, G, C y T o U). El RNA tiene ribosa como su pentosa; el DNA tiene desoxirribosa. El RNA tiene U; DNA, T. En un polinucleótido, los nucleótidos están unidos formando una columna vertebral polipeptídica de azúcar fosfato a partir del cual se proyectan las bases nitrogenadas. Cada hebra de polinucleótidos tiene polaridad, con un extremo 5' y un extremo 3'. La secuencia de bases a lo largo de un gen define la secuencia de aminoácidos de una proteína en particular.
- ▶ La doble hélice de DNA (pp. 88-89). El DNA es una macromolécula helicoidal bicatenaria con bases que se proyectan hacia el interior de la molécula desde las dos cadenas de polinucleótidos antiparalelas. Debido a que A siempre se une mediante un enlace de hidrógeno a T y C a G, las secuencias de nucleótidos de las dos cadenas son complementarias. Una cadena puede servir como molde para la formación de la otra. Este rasgo único del DNA proporciona un mecanismo para la continuidad de la vida.
- El DNA y las proteínas como cinta métrica de la evolución (p. 89). Las comparaciones moleculares ayudan a los biólogos a clasificar las conexiones evolutivas entre especies.
- ▶ El tema de las propiedades emergentes en la química de la vida: resumen (p. 89) Los niveles superiores de organización dan como resultado la aparición de nuevas propiedades. La organización es la clave de la química de la vida.

Autoevaluación

- L ¿Qué término incluye todos los demás de la lista?
 - Monosacárido. d. Hidrato de carbono.
 - b. Disacárido.
- e. Polisacárido.
- c. Almidón.
- I La formula molecular de la glucosa es C₆H₁₂O₆. ¿Cuál sería la fórmula molecular de un polímero formado por la unión de diez moléculas de glucosa juntas mediante reacciones de deshidratación?
 - a C₆₀H₁₂₀O₆₀
- d. C₆₀H₁₀₀O₅₀
- b. C.H, O.
- e. C₆₀H₁₁₁O₅₁
- C. C .0 H 100 O 51
- 3. La enzima amilasa puede romper uniones glucosídicas entre monómeros de glucosa solo si los monómeros son de la forma α. ¿Cuál de los siguientes podría degradar la amilasa? (elija todos los posibles).
 - = Celulosa
- d. Almidón.
- b. Quitina.
- e. Amilopectina.
- c. Glucógeno.
- 4. Elija los dos términos que completan correctamente esta frase:
 - Los nucleótidos son a los/las ___ como los/las ___ son a las proteínas a Acidos nucleicos; aminoácidos.
 - b. Aminoácidos, polipéptidos.
 - c. Uniones glucosídicas; uniones peptídicas.
 - d. Genes; enzimas.
 - e. Polímeros; polipéptidos.
- 5. ¿Cual de las siguientes afirmaciones sobre las grasas insaturadas es
 - a. Son más comunes en animales que en plantas.
 - b. Tienen dobles enlaces en las cadenas carbonadas de sus ácidos
 - c. Generalmente se solidifican a temperatura ambiente.
 - d. Contienen más hidrógeno que las grasas saturadas y tienen el mismo número de átomos de carbono.
 - e. Tienen pocas moléculas de ácidos grasos por molécula grasa.
- 6. El nivel estructural de una proteína menos afectado por la interrupción en sus enlaces de hidrógeno es el
 - a. Nivel primario.
 - b. Nivel secundario.
 - c. Nivel terciario.
 - d. Nivel cuaternario.
 - e. Todos los niveles estructurales son igualmente afectados.
- 7. ¿Cuál de los siguientes pares de secuencias de bases podría formar un corto tramo de una doble hélice de DNA normal?
 - a. 5'-purina-pirimidina-purina-pirimidina-3' con 3'-purina-pirimidina-purina-pirimidina-5'
 - b. 5'-A-G-C-T-3' con 5'-T-C-G-A-3'
 - c. 5'-G-C-G-C-3' con 5'-T-A-T-A-3'
 - d. 5'-A-T-G-C-3' con 5'-G-C-A-T-3'
 - e. a, b y d son correctas.

- 8. Las enzimas que degradan el DNA catalizan la hidrólisis de los enlaces covalentes que conectan a los nucleótidos entre sí. ¿Qué le pasaría a la molécula de DNA tratada con estas enzimas?
 - a. Las dos cadenas de la doble hélice se separarían.
 - b. Los enlaces fosfodiésteres entre las desoxirribosas se romperían.
 - c. Las purinas se separarían de las desoxirribosas.
 - d. Las pirimidinas se separarían de las desoxirribosas.
 - e. Todas las bases se separarían de las desoxirribosas.
- 9. De los siguientes componentes, ¿cuál no es una proteína?
 - a. Hemoglobina. d. Una enzima.
 - b. Colesterol. e. Insulina.
 - c. Un anticuerpo.
- 10. ¿Cuáles de las siguientes afirmaciones acerca del extremo 5' de una hebra de polinucleótido es correcta?
 - a. El extremo 5' tiene un grupo hidroxilo.
 - b. El extremo 5' tiene un grupo fosfato.
 - c. El extremo 5' es idéntico al extremo 3'
 - d. El extremo 5' es antiparalelo al extremo 3'.
 - e. El extremo 5' es la quinta posición de una de las bases nitrogenadas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Las comparaciones de las secuencias de aminoácidos de las proteínas o de las secuencias de nucleótidos de los genes pueden arrojar luz sobre divergencia evolutiva de organismos relacionados. ¿Esperaría usted que todas las proteínas o genes de un grupo dado de organismos que viven actualmente sobre la Tierra mostraran el mismo grado de divergencia? ¿Por qué sí o por qué no?

Problemas científicos

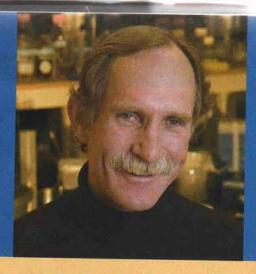
Durante las guerras napoleónicas a principios de 1800 había escasez de azúcar en Europa debido a que los barcos de abastecimiento estaban bloqueados en los puertos. Para crear edulcorantes artificiales, los científicos alemanes hidrolizaron almidón de maíz. Realizaron esto adicionando ácido clorhídrico a soluciones de almidón calentadas, lo que causó que algunas de las uniones glucosídicas entre los monómeros de glucosa se rompieran. Sin embargo, el proceso rompió solo el 50% de las uniones glucosídicas por lo que el endulzante fue menos dulce que el azúcar. Además, los consumidores se quejaron de un suave amargor resultante de los subproductos de la reacción. Esquematice una unión glucosídica en el almidón usando las figuras 5-5a y 5-7b de referencia. Muestre cómo el ácido fue capaz de romper este enlace. ¿Por qué piensa usted que el ácido rompió solo el 50% de las uniones en el almidón de maíz?

Ciencia, tecnología y sociedad

Algunos atletas profesionales y amateur toman esteroides anabólicos para aumentar la masa muscular o la fuerza. Los riesgos de salud de esta práctica están extensamente documentados. Aparte de las consideraciones de salud, ¿qué piensa usted respecto del uso de compuestos químicos para aumentar el rendimiento atlético? ¿Piensa usted que un atleta que toma esteroides anabólicos está engañando, o el uso de estos compuestos químicos es solo parte de la preparación requerida para alcanzar éxito en una competencia deportiva? Explique su respuesta.



La célula



Peter Agre

En 2003, Peter Agre recibió el Premio Nobel de Química por el descubrimiento de las acuaporinas, las proteínas de los "canales de agua" que permiten a las moléculas de agua atravesar rápidamente la membrana celular (compartió el premio con Roderick MacKinnon de la Rockefeller University, quien trabajó en otro de los aspectos esenciales de la "fontanería" celular: el transporte de iones). Doctor en medicina, y también investigador en ciencias básicas, el doctor Agre es profesor del Departamento de Química Biológica y Medicina en John's Hopkins University School of Medicine.

¿Cómo se inició en la ciencia?

En realidad cuando era pequeño. Me crié en Northfield, Minnesota, donde mi padre enseñaba química en el St. Olaf College. Los niños de nuestra familia tuvimos una vida idilica, jugando en huertos de manzanos y vagando por el campo. Viviamos enfrente del laboratorio de mi padre, un laboratorio muy hermoso con estudiantes entusiasmados que hacían investigaciones en verano. Hice algunos pequeños experimentos con la ayuda de mi padre. Cambiábamos el pH de una solución, y el colorante indicador se volvía rosa o azul: ¡era fascinante!. En la adolescencia ya no quise tener nada que ver con esas cosas. Pero la primera medalla que gané como Boy Scout fue en química. Entonces comencé a interesarme por la medicina.

¿Qué lo atrajo de la medicina?

En parte, la gente. Los médicos locales eran realmente gente interesante y atractiva, y me parecía que realizaban muchas cosas buenas.

En el colegio secundario me desvié un poco: era un poco indisciplinado. Mis amigos y yo comenzamos a trabajar en un periódico clandestino (esto fue en 1967 y yo pensaba que iba a producirse una revolución). No me esforcé demasiado en mi trabajo escolar. Entonces me invitaron a dejar el colegio. Fui a una escuela nocturna y después al Augsberg College.

¿Qué lo inclinó hacia la investigación?

Durante mis estudios de medicina, pasé tiempo en un laboratorio de investigación y realmente me entusiasmó. Conseguí trabajar con un grupo de científicos apasionados de todas las partes del mundo. Aprendí que se pueden abordar problemas complejos a nivel molecular: biología reduccionista. Purificamos una variante de la toxina del cólera producida por ciertas cepas de la bacteria E. coli. Al igual que la toxina de la verdadera bacteria del cólera (Vibrio cholerae), ésta podía causar una diarrea terrible, a veces mortal.

Si los jóvenes vieran a los científicos de la manera que yo los conocí en ese laboratorio, todos querrían ser científicos. Demasiada gente todavía tiene una idea estereotipada y negativa de los científicos, algo así como el personaje de Doc en la película Regreso al futuro. Temo que así hemos perdido grandes modelos de la ciencia, Y muy frecuentemente los científicos estamos tan presionados tratando de obtener las becas y subsidios que financien nuestras investigaciones que nuestro trabajo no les resulta atractivo a los estudiantes.

La gente necesita darse cuenta de que la ciencia es verdaderamente un esfuerzo social. Los científicos tienen personalidades e intereses y temores y limitaciones. No somos máquinas cibernéticas. Y cooperamos entre nosotros. A menos que uno esté en el mismo nivel que Leonardo da Vinci, se obtienen muchas ideas de otra gente.

Coméntenos cómo se puede combinar la práctica médica con la investigación básica

Hasta 1993, trabajé aquí como hematólogo. Dejé de hacerlo, en parte, porque estaba preparando un nuevo programa para graduados en medicina celular y molecular (provee formación como Ph.D. en ciencias básicas, pero con relevancia médica directa). Combinar la práctica médica con la investigación básica es un desafío porque el día tiene solo unas pocas horas. Estoy casado y tengo cuatro hijos, y a pesar de que me gusta atender a los pacientes, mi corazón estaba más ligado a la investigación. Al practicar la

medicina, usted puede ayudar a unos pocos pacientes, pero con la investigación es posible realizar un descubrimiento que ayudará a miles de pacientes. Cuando estudiaba dudaba de tener lo necesario para que me fuera bien en las ciencias básicas, pero quise intentarlo.

Todavía tengo mi licencia de médico, que utilizo para atender en campamentos de boy scouts, en la esquina del ring como médico de luchadores no profesionales, y a niños de los barrios más necesitados. De todas maneras, mi mujer no está convencida de que yo siga investigando hasta que me retire. Puede ser que tenga razón. Pienso que en la vida es mejor no estar demasiado seguro de nada.

Hablemos de la investigación que llevó al descubrimiento de las acuaporinas

Soy especialista en la sangre (hematólogo) y mi interés particular han sido las proteínas que se encuentran en la membrana plasmática de los glóbulos rojos. La membrana plasmática es una bicapa fosfolipídica con moléculas de colesterol insertadas, proteínas "integrales" que atraviesan la doble capa, y proteínas asociadas a la membrana que se unen a la superficie interna de la membrana. En los glóbulos rojos es fácil purificar la membrana plasmática y hay trastornos interesantes que se asocian con defectos en las proteínas.

Cuando ingresé en la docencia en John's Hopkins comencé a estudiar los antígenos Rh de la sangre. Los antígenos de los grupos sanguíneos son glucoproteínas de membrana de los glóbulos rojos que existen en la población en dos o más formas. Las diferencias pueden estar en los hidratos de carbono adheridos, como sucede con los antígenos de los grupos sanguíneos ABO (véase el capítulo 43), o bien en la proteína central. El Rh es importante en medicina por la incompatibilidad Rh, que se produce cuando las madres Rh negativas tienen hijos Rh positivos y se sensibilizan al antígeno Rh. A menos que la madre se trate, se corre un riesgo significativo de que en los siguientes embarazos su sistema inmunitario ataque a los glóbulos rojos de su hijo. Sorprendentemente, el antígeno Rh recién se aisló a fines de la década de 1980.

Es realmente complicado trabajar con las proteínas que atraviesan la membrana. Pero elaboramos un método para aislar y purificar parcialmente la proteína Rh. Nuestra muestra parecía estar formada por dos proteínas, pero pensábamos que la más pequeña era un producto de la degradación de la más grande. Estábamos completamente equivocados porque se trataba de una proteína que formaba un canal para el agua, que más denominamos tarde acuaporina 1.

¿Cómo se dio cuenta?

Tardé mucho tiempo en convencerme de que esta proteína era un nuevo descubrimiento. Utilizando anticuerpos que elaboramos contra la proteína demostramos que era una de las proteínas más abundantes en las membranas de los glóbulos rojos (¡200 000 copias por célula!) y era aún más abundante en ciertas células del riñón. Hablé con alrededor de 15 bioquímicos de membranas: ¿qué podría ser? Aunque mucha gente había estudiado los glóbulos rojos, ninguno había visto esta proteína porque no se tiñe con los colorantes habitualmente utilizados para la tinción de proteinas. Fue John Parker, un destacado hematólogo y fisiológo de los glóbulos rojos quien sugirió: "Quizás esta proteína esté implicada en el transporte de agua"

Para poner a prueba esta hipótesis realizamos un simple experimento utilizando ovocitos de rana. Inyectamos las células con mRNA que las células tradujeron en acuaporina y encontramos que podíamos transformar las células desde casi impermeables al agua (sin acuaporina) hasta muy permeables al agua (con acuaporina). Las células con acuaporina se hinchaban y explotaban en agua destilada como resultado de la ósmosis. Con acuaporinas, la membrana celular se torna permeable al agua, pero no a las sustancias disueltas en ella (solutos), de manera que el

agua atraviesa la membrana desde el lado con menor cantidad de solutos (agua destilada) hacia el lado que tiene más (el interior de la célula).

Como científico uno puede ser un poco como Huckleberry Finn. Debe explorar en cierto grado su fantasía y, si algo interesante se destaca, es bueno ir hacia allá.

¿Por qué las células tienen canales proteicos para el agua?

No todas las células los tienen. Sin embargo, antes de nuestro descubrimiento muchos fisiólogos pensaban que la difusión a través de la bicapa fosfolipídica era suficiente para que el agua entrara y saliera de todas las células. Otros decian que esto no podía ser suficiente, especialmente en aquellas células con una permeabilidad al agua muy elevada o regulada; por ejemplo, las células que forman los túbulos de los riñones, que controlan la concentración de la orina. Muchos investigadores habían realizado observaciones que indicaban que la difusión a través de bicapa fosfolipídica no era el único mecanismo. Pero había un gran escepticismo hasta que nuestro experimento con los huevos de rana terminó con la controversia.

El transporte de agua es muy importante en el organismo. Por ejemplo, nuestros riñones deben filtrar y reabsorber muchos litros de agua todos los días. Si no reabsorbemos el agua, morimos por deshidratación. Las acuaporinas nos permiten reabsorber suficiente agua, sin reabsorber iones.

¿Cómo funcionan las acuaporinas?

La estructura de una molécula de acuaporina ayuda a explicar cómo funcionan. La protefna tiene el aspecto de un reloj de arena que atraviesa la membrana. Las dos mitades son simétricas, con orientaciones opuestas. Un reloj de arena funciona igualmente bien si está colocado hacia arriba o hacia abajo, y las acuaporinas trabajan igualmente bien en la captación o liberación de agua. La fuerza impulsora no es ningún tipo de acción de bombeo, sino simplemente ósmosis. Una acuaporina permite que la ósmosis se produzca con extremada rapidez. Las moléculas con un tamaño mayor a las de agua no pueden atravesar el canal. Además, se impide el paso de los iones, incluidos a los pequeños como los iones hidronio (H₃O+) formados por la combinación de H+ con H₂O (véase p. 51), que son repelidos por los aminoácidos cargados positivamente ubicados en la parte más estrecha del canal.

¿Qué pasa cuando las mutaciones impiden la acción de las acuaporinas?

Las mutaciones en los genes de las acuaporinas pueden producir problemas de salud. Las personas cuyas células renales tienen moléculas defectuosas de acuaporina 2 deben tomar 20 litros de agua por día para impedir la deshidratación. No pueden concentrar su orina lo suficiente. Los individuos que tienen acuaporina 1 defectuosa generalmente no tienen trastornos en su vida cotidiana, pero se deshidratan más rápidamente que las otras personas. Además muchas personas producen demasiada acuaporina, lo que ocasiona que retengan demasiado líquido. La retención de líquidos en mujeres embarazadas se debe a la síntesis de demasiada acuaporina 2.

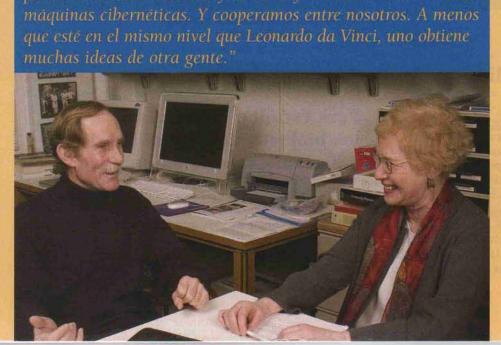
El conocimiento de las acuaporinas puede contribuir en el futuro a la solución de problemas médicos. Algunas acuaporinas específicas, como las del parásito del paludismo, podrían ser dianas adecuadas útiles de nuevos medicamentos.

¿Qué ha revelado el estudio de las acuaporinas sobre la evolución?

Hasta el momento ya se conocen varios cientos de acuaporinas. Las plantas son las que más tienen; el arroz tiene cerca de 50, mientras que los mamíferos tienen solo alrededor de 10. Aparentemente, las acuaporinas son aun más importantes en las plantas que en los animales. La presencia de las acuaporinas en la mayor parte de los organismos y las semejanzas entre las moléculas sugieren que las acuaporinas aparecieron en las etapas iniciales de la evolución.

¿Cuáles son sus objetivos actuales?

Actualmente es muy importante para el éxito de la nueva generación de científicos. Como científicos, hay tres cosas que debemos tener en cuenta: los descubrimientos originales, el respeto hacia nuestros colegas y el entrenamiento de futuros científicos (y quizás esta última sea la más importante a largo plazo). Casi todo lo que logramos los científicos es exclusivamente revisado. Con frecuencia adoptamos una línea de investigación y la desarrollamos durante un tiempo hasta que otro científico la continúa. Por eso la educación de los científicos jóvenes es un tema importante, como también lo es poner el conocimiento científico al alcance de todos.





Un viaje por la célula

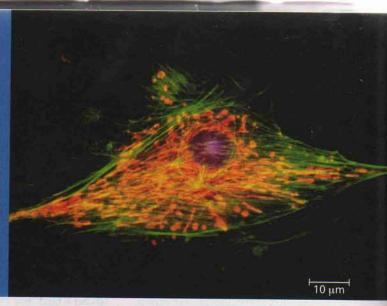


Fig. 6-1. Una célula y su esqueleto mediante microscopia de fluorescencia.

Conceptos clave

- Para estudiar las células, los biólogos utilizan microscopios y herramientas de bioquímica
- Las células eucariontes tienen membranas internas que compartimentan sus funciones
- Las instrucciones genéticas de la célula eucarionte se albergan en el núcleo y son llevadas a cabo por los ribosomas
- 6-4 El sistema de endomembranas regula el tránsito de las proteínas y desempeña funciones metabólicas dentro de la célula
- 6-5 Las mitocondrias y los cloroplastos transforman la energía
- El citoesqueleto es una red de fibras que organiza las estructuras y las actividades de la célula
- Los componentes extracelulares y las conexiones entre las células contribuyen a coordinar las actividades celulares

decida dar vuelta la página, las células nerviosas transmitirán esta decisión desde el cerebro a las células musculares de la mano. Todo lo que hace un organismo se produce fundamentalmente a nivel celular.

La célula es un microcosmos donde se manifiestan la mayoría de las propiedades de los seres vivos que se presentaron en el capítulo 1. La vida a nivel celular surge del orden estructural, lo que refuerza el concepto de las propiedades emergentes y la correlación entre estructura y función. Por ejemplo, el movimiento de una célula animal depende de la interacción de las intrincadas estructuras que constituyen el esqueleto celular (verde y rojo en la microfotografía de la figura 6-1). Otro tema recurrente en la biología es la interacción de los organismos con su medio ambiente. Las células perciben estímulos y responden a las fluctuaciones del ambiente. Debemos considerar un tema que conjuga todos los demás: la evolución. Todas las células están relacionadas entre sí porque descienden de células más primitivas. Sin embargo, se han modificado de manera muy diferente durante la larga historia evolutiva de la vida sobre la Tierra.

Aunque las células pueden ser muy diferentes unas de otras, comparten ciertas características comunes. En este capítulo conoceremos en primer lugar las herramientas y los enfoques experimentales que nos han permitido comprender los detalles subcelulares; luego analizaremos la estructura de la célula y nos familiarizaremos con sus componentes.

Panorama general

La importancia de las células

a célula es fundamental para la biología, como lo son los átomos para la química. Todos los organismos están constituidos por células. En la jerarquía de la organización biológica, la célula es el conjunto de materia más simple que puede vivir. Hay diversas formas de vida que existen como organismos unicelulares. Los organismos más complejos, como las plantas y los animales, son multicelulares; sus cuerpos son conjuntos de varios tipos de células especializadas que no podrían sobrevivir aisladas. Sin embargo, aunque estén ordenadas en niveles más elevados de organización, como tejidos y órganos, las células pueden definirse como las unidades básicas de la estructura y función del organismo. La contracción de las células musculares mueven los ojos al leer esta frase; cuando usted

Concepto 6-1



Para estudiar las células. los biólogos utilizan microscopios y herramientas de bioquímica

Puede ser difícil de entender cómo una célula, habitualmente demasiado pequeña para ser observada a simple vista, pueda ser tan compleja. ¿Cómo pueden investigar los biólogos celulares el funcionamiento interno de estas diminutas entidades? Antes de iniciar nuestro viaje por la célula, nos va a resultar de gran ayuda aprender cómo se estudian las células.

Microscopia

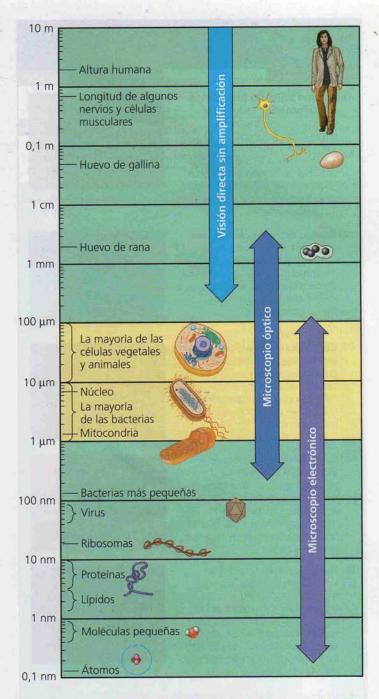
A menudo, el progreso en un campo científico transcurre en forma paralela al desarrollo de instrumentos que amplifican los sentidos del hombre. El descubrimiento y los primeros estudios de las células avanzaron con la invención del microscopio en 1590 y su mejoramiento durante el siglo XVII. Los microscopios de diferentes tipos todavía resultan indispensables para el estudio de las células.

Los primeros microscopios utilizados por los científicos del Renacimiento, así como los microscopios que probablemente usted utilice en el laboratorio, eran microscopios ópticos (MO). La luz visible atraviesa el preparado y luego las lentes de vidrio. La lente refracta (desvía) la luz de manera que la imagen del espécimen se magnifica cuando se proyecta hacia el ojo, sobre una película fotográfica, o hacia una pantalla de vídeo (véase el diagrama de la estructura del microscopio en el apéndice C).

Dos parámetros importantes en la microscopia son la magnificación o aumento y el poder de resolución, o resolución. La magnificación en microscopia es la relación de la imagen de un objeto con su tamaño real. La resolución es una medida de la definición de la imagen; es la mínima distancia entre dos puntos de manera que puedan distinguirse como dos objetos separados. Por ejemplo, una estrella en el cielo, que a simple vista parece ser única, puede observarse por la resolución de un telescopio como

dos estrellas gemelas. Así como el poder de resolución del ojo humano es limitado, también es limitada la resolución de los telescopios y microscopios. Los microscopios pueden diseñarse para magnificar los objetos tantas veces como se desee, pero el microscopio óptico no puede resolver detalles menores de 0,2 micrómetros (μm), o 200 nanómetros (nm), el tamaño de una pequeña bacteria (fig. 6-2). La resolución se ve limitada por la longitud de onda más corta de la luz utilizada para iluminar el espécimen. Los microscopios ópticos pueden aumentar hasta alrededor de 1000 veces el tamaño real del espécimen; con aumentos mayores, la imagen se vuelve cada vez más borrosa. La mayoría de los avances en microscopia óptica a partir del comienzo del siglo xx implicaron nuevos métodos para realzar el contraste, que mejoran la resolución de los detalles (fig. 6-3). Además, los científicos han desarrollado métodos de tinción o de marcación de componentes celulares particulares para poder visualizarlos.

Aunque las células fueron descubiertas por Robert Hooke en 1665, la estructura de la célula no se llegó a conocer hasta la década de 1950. La mayor parte de las estructuras subcelulares, los orgánulos, son demasiado pequeños para la resolución del microscopio óptico. La biología avanzó rápidamente en la década de 1950 con la introducción del microscopio electrónico. En lugar de utilizar la luz visible, el microscopio electrónico (ME) enfoca un haz de electrones en la superfice del espécimen o a través de éste (véase apéndice C). La resolución es inversamente proporcional a la longitud de onda de la radiación que un microscopio utiliza para obtener la imagen, y los haces de electrones tienen longitudes de onda mucho más cortas que la luz visible. Los microscopios electrónicos modernos puede alcanzar teóricamente una resolución de 0,002 nm, pero el límite práctico en el caso de las estructuras biológicas es generalmente de alrededor de solo 2 nm; aun así, representa una mejoría de cien veces con respecto al microscopio óptico. Los biólogos utilizan el término ultraestructura celular para referirse a la anatomía de la célula que revela el microscopio electrónico.



Medidas

1 centímetro (cm) = 10^{-2} metros (m) = 0,4 pulgadas

1 milímetro (mm) = 10^{-3} m

1 micrómetro (μ m) = 10^{-3} mm = 10^{-6} m

1 nanómetro (nm) = $10^{-3} \mu m = 10^{-9} m$

A Fig. 6-2. Intervalo de tamaño de las células. La mayoría de las células tienen entre 1 y 100 μm de diámetro (parte amarilla de la figura) y, por tanto, son visibles solo con un microscopio. Obsérvese que la escala del eje de la izquierda es logarítmica para que se adapte al intervalo de tamaños mostrados. Comenzando en la parte superior de la escala con 10 m y descendiendo de forma progresiva, cada medición de referencia representa una disminución igual a 10 veces en diámetro o longitud. Para consultar un cuadro completo del sistema métrico véase el apéndice B.

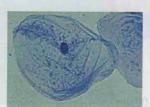
Figura 6-3

Metodo de investigación Microscopia óptica

- (a) Campo brillante (espécimen no coloreado). La luz pasa directamente a través del espécimen. A menos que la célula esté naturalmente pigmentada o teñida de forma artificial, la imagen tiene poco contraste [las imágenes (a)-(d) muestran una célula epitelial de la mejilla humana].
- (b) Campo brillante (espécimen coloreado). La tinción con varios colorantes refuerza el contraste, pero la mayoría de los procedimientos de tinción exigen que las células sean fijadas (preservadas).
- (c) Contraste de fases. Aumenta el contraste en las células no coloreadas amplificando las variaciones en la densidad dentro del espécimen; es especialmente útil para examinar células vivas, no pigmentadas.
- (d) Contraste de interferencia diferencial (Nomarski). Como el microscopio de contraste de fases, utiliza modificaciones ópticas para exagerar las diferencias de densidad, lo que hace que la imagen parezca casi tridimensional.
- (e) Fluorescencia. Muestra la localización de moléculas específicas en la célula marcándolas con colorantes o anticuerpos fluorescentes. Estas sustancias fluorescentes absorben la radiación ultravioleta y emiten luz visible, como se muestra aquí en una célula de una arteria.
- (f) Confocal. Utiliza láseres y ópticas especiales para la "sección óptica" de especímenes teñidos con sustancias fluorescentes. Solo se ilumina un único plano del foco; la fluorescencia fuera de foco por arriba y por abajo de este plano se sustrae mediante ordenador. El resultado es una imagen más nítida, como se ve en el tejido nervioso teñido (arriba), donde las células nerviosas son de color verde, la guías es de color rojo, y las regiones que se superponen son amarillas. Una microfotografía obtenida mediante fluorescencia estándar (abajo) de este tejido relativamente grueso aparece

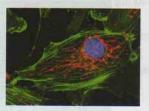


50 µm









50 µm

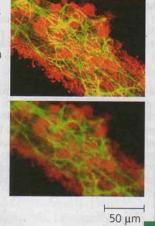
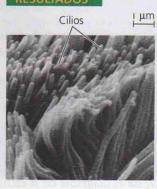
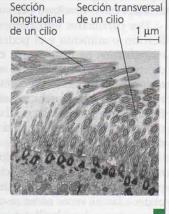


Figura 6-4

Metada de investigación Microscopia electrónica

- (a) Microscopio electrónico de barrido (MEB). Las microfotografías obtenidas mediante microscopio electrónico de barrido muestran una imagen tridimensional de la superficie de un espécimen. Este MEB muestra la superficie de una célula traqueal de conejo recubierta por orgánulos móviles que se denominan cilios. E movimiento de los cilios desplaza los residuos inhalados hacia arriba en dirección a la garganta.
- (b) Microscopio electrónico de transmisión (MET). Con el microscopio electrónico de transmisión se obtiene la imagen de una sección delgada del espécimen. Aquí vemos una sección a través de una célula traqueal, que revela su ultraestructura. Al preparar la sección de la muestra, algunos cilios se cortan a lo largo de su extensión, lo que origina secciones longitudinales, mientras que otros cilios se cortan perpendicularmente, y originando secciones transversales.





Existen dos tipos básicos de microscopios electrónicos: el microscopio electrónico de barrido (MEB) y el microscopio electrónico de transmisión (MET). El MEB es especialmente útil para los estudios detallados de la superficie de un espécimen (fig. 6-4a). El haz de electrones barre la superficie de la muestra, que previamente se ha recubierto con una delgada película de oro. El haz excita a los electrones de la superficie de la muestra, y estos electrones secundarios son detectados por un aparato que transforma el patrón de los electrones en una señal electrónica que se proyecta en una pantalla. El resultado es una imagen de la topografía del espécimen. El MEB tiene una gran profundidad de campo, que produce una imagen que aparece como tridimensional.

Los biólogos celulares utilizan el MET para estudiar la ultraestructura interna de las células (fig. 6-4b). El MET emite un haz de electrones que atraviesa una sección muy delgada del espécimen, similar a la forma en que un microscopio óptico transmite la luz a través de un portaobjetos. Previamente, es necesario teñir el espécimen con átomos de metales pesados, que se adhieren a ciertas estructuras celulares y aumentan así la densidad electrónica de algunas partes de la célula en relación con otras. Los electrones que atraviesan el espécimen se dispersan más en las regiones más densas, de modo que se transmiten menos electrones. La imagen se crea mediante el patrón de electrones transmitidos. En lugar de utilizar lentes de vidrio, el MET utiliza electroimanes como lentes para desviar la trayectoria de los electrones, para finalmente enfocar la imagen en una pantalla o en una película

fotográfica. Algunos microscopios están equipados con una cámara digital para fotografiar la imagen de la pantalla; otros están directamente equipados con un detector digital en lugar, la pantalla y la cámara.

Los microscopios electrónicos revelan muchos orgánulos que escapan a la resolución del microscopio óptico. Pero el microscopio óptico tiene ciertas ventajas, especialmente para el estudio de células vivas. Una desventaja del microscopio electrónico es que los métodos que se utilizan para preparar el espécimen matan las células. Además, en todas las técnicas microscópicas, la preparación del espécimen puede introducir artefactos, características estructurales que se ven en las microfotografías que no existen en la célula viva. En este libro identificamos las microfotografías según el tipo de microscopio que las genera: MO para una microfotografía óptica, MEB para una microfotografía electrónica de barrrido y MET para una microfotografía electrónica de transmisión.

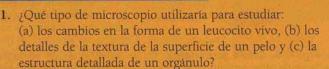
Los microscopios son las herramientas más importantes de la citología, la ciencia que estudia la estructura celular. Pero la simple descripción de los diversos orgánulos dentro de la célula revela muy poco acerca de su función. La biología celular moderna se desarrolló a partir de la integración de la citología con la bioquímica, el estudio de las moléculas y los procesos químicos (metabolismo) de las células. Un método bioquímico denominado fraccionamiento celular ha sido particularmente importante en la biología celular.

Aislamiento de orgánulos mediante fraccionamiento celular

El objetivo del **fraccionamiento celular** es aislar y separar los principales orgánulos de las células **(fig. 6-5)**. El instrumento utilizado para fraccionar las células es la centrífuga, que puede hacer girar los tubos de ensayo a diferentes velocidades. La fuerza centrífuga separa los componentes celulares por tamaño y densidad. Las más potentes, denominadas ultracentrífugas, pueden alcanzar 130 000 revoluciones por minuto (rpm) y ejercer fuerzas sobre las partículas de un millón de veces la fuerza de la gravedad (1 000 000 g).

El fraccionamiento celular permite al investigador preparar componentes celulares en cantidades masivas para estudiar su composición y funciones. Utilizando este método, los biólogos han sido capaces de asignar funciones a los diferentes orgánulos de la célula, una tarea que hubiera sido mucho más difícil con células intactas. Por ejemplo, una fracción celular obtenida por centrifugación tiene enzimas que participan en el proceso metabólico conocido como respiración celular. El microscopio electrónico revela que esta fracción es muy rica en mitocondrias. Esta evidencia permite determinar que las mitocondrias son los sitios donde se realiza la respiración celular. La citología y la bioquímica se complementan para establecer la correlación entre estructura y función celular.

Evaluación de conceptos



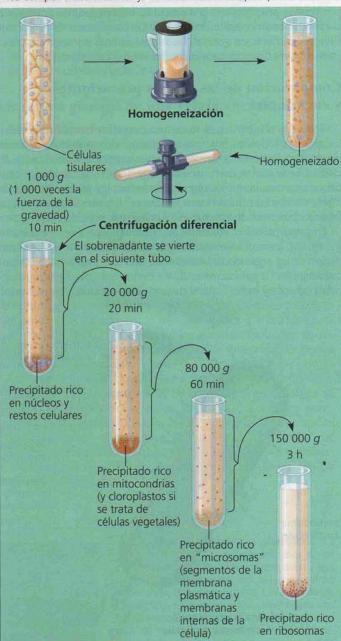
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Figura 6-5 Método de Investigación: Fraccionamiento celular

APLICACION El fraccionamiento celular se utiliza para aislar (fraccionar) diferentes componentes celulares, en función del tamaño y la densidad.

TÉCNICA

En primer lugar, las células se homogenizan en una batidora" para romperlas. La mezcla resultante (homogeneizado celular) se centrifuga a varias velocidades y duraciones para fraccionar los componentes celulares y formar una serie de precipitados.



Inicialmente los investigadores utilizaron un microscopio para identificar los orgánulos en cada precipitado y establecer parámetros de referencia para futuros experimentos. En las siguientes series de experimentos, los investigadores utilizaron métodos bioquímicos para determinar las funciones metabólicas asociadas con cada tipo de orgánulo. Los investigadores actualmente utilizan el fraccionamiento celular para aislar determinados orgánulos con el objeto de estudiar mayores detalles de su funcionamiento.

Concepto 6-2

Las células eucariontes tienen membranas internas que compartimentan sus funciones

La unidad básica estructural y funcional de todo organismo es uno de los dos tipos de células: procariontes o eucariontes. Los organismos de los dominios Bacteria y Archaea están constituidos por células procariontes. Los protistas, los hongos, los animales y las plantas están constituidos por células eucariontes. En este capítulo se describen, en general, las células animales y vegetales, después de haberlas comparado con las células procariontes.

Comparación de las células procariontes y eucariontes

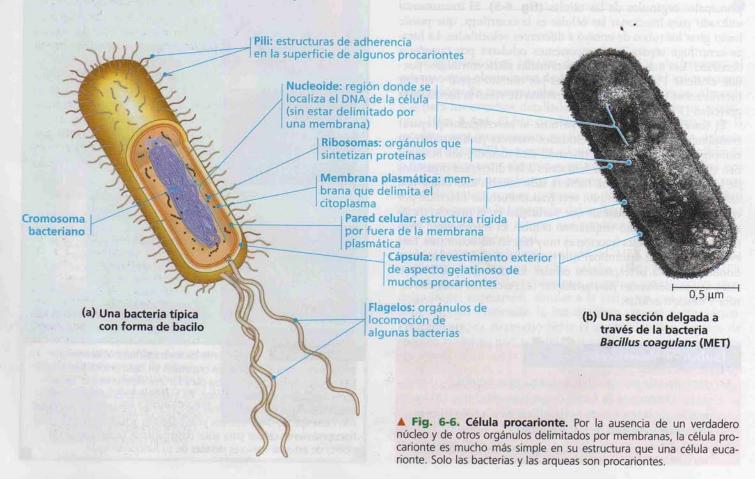
Todas las células tienen varias características básicas en común: todas están rodeadas por una membrana, denominada *membrana plasmática*; dentro de la membrana hay una sustancia semilíquida, el **citosol**, en la cual se encuentran los orgánulos; todas las células contienen *cromosomas*, en los que se encuentran los genes en forma de DNA; y todas las células tienen *ribosomas*, diminutos orgánulos que fabrican proteínas de acuerdo con las instrucciones de los genes.

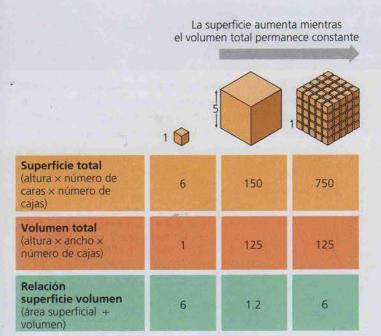
La principal diferencia entre las células procariontes y eucariontes es que los cromosomas de una célula eucarionte se localizan dentro de un orgánulo delimitado por una membrana que se denomina núcleo. La palabra procarionte deriva del griego pro, que significa "antes", y karyon, que significa "grano, semilla", en referencia

al núcleo. En una célula procarionte (fig. 6-6), el DNA está concentrado en una región denominada nucleoide, pero ninguna membrana separa esta región del resto de la célula. Por el contrario, la célula eucarionte (del griego eu, verdadero, y karyon) tiene un núcleo verdadero, limitado por una envoltura nuclear membranosa (fig. 6-9, pp. 100-101). La región que se encuentra entre el núcleo y la membrana plasmática se denomina citoplasma, un término que se utiliza también para definir el interior de una célula procarionte. Dentro del citoplasma de una célula eucarionte, suspendidos en el citosol, hay una variedad de orgánulos delimitados por membranas, de forma y función especializada. Éstos están ausentes en las células procariontes. Por esa razón, la presencia o la ausencia de un núcleo verdadero es solo un ejemplo de la disparidad en la complejidad estructural entre estos dos tipos de células.

Las células eucariontes son generalmente más grandes que las células procariontes (fig. 6-2). El tamaño es un aspecto general de la estructura celular que se relaciona con la función. La logística para llevar a cabo el metabolismo celular pone límites al tamaño celular. En el límite inferior o las células más pequeñas que se conocen son unas bacterias denominadas micoplasmas, que tienen diámetros de entre 0,1 y 1 μm . Son quizás la estructura más pequeña con suficiente DNA como para programar el metabolismo, y con suficientes enzimas y otros componentes celulares como para llevar a cabo las actividades que una célula requiere para mantenerse a sí misma y reproducirse. La mayoría de las bacterias tienen un diámetro entre 1 y 10 μm , una dimensión alrededor de diez veces mayor que la de los micoplasmas. Las células eucariontes suelen tener entre 10 y 100 μm de diámetro.

Las necesidades metabólicas también imponen límites superiores teóricos al tamaño posible de una célula. A medida que un objeto aumenta de tamaño, su volumen crece proporcionalmen-





▲ Fig. 6-7. Relaciones geométricas entre la superficie y el volumen. En este diagrama, las células están representadas como cajas. Utilizando unidades arbitrarias podemos calcular la superficie de la célula (en unidades al cuadrado), el volumen (en unidades al cubo) y la relación entre la superficie y el volumen. Cuanto más pequeña sea la célula, mayor será la relación superficie-volumen. Una relación superficie volumen alta facilita el intercambio de materiales entre la célula y su ambiente.

te más que el área de su superficie (el área es proporcional al cuadrado de una dimensión lineal, mientras que el volumen es proporcional a una dimensión lineal elevada al cubo). Por esa razón, cuanto más pequeño es el objeto, mayor es la relación entre la superficie y el volumen (fig. 6-7).

Delimitando a la célula, la membrana plasmática funciona como una barrera selectiva que permite el paso de oxígeno, nutrientes y desechos que se distribuyen en el volumen total de la célula (fig. 6-8). Por cada micrómetro cuadrado de membrana, solo una determinada cantidad de una sustancia dada puede atravesar la membrana por segundo. Las tasas de intercambio químico con el medio extracelular pueden ser insuficientes para una célula con un citoplasma muy grande. La necesidad de contar con una superficie suficientemente grande como para conte-

ner el volumen ayuda a comprender el tamaño microscópico de la mayoría de las células. Los organismos más grandes no tienen habitualmente células mās grandes que los organismos más pequeños: simplemente tienen más células. Una relación suficientemente alta entre la superficie y el volumen es especialmente importante en las células que intercambian gran cantidad de material con sus alrededores, como las células intestinales. Estas células pueden tener muchas proyecciones largas y delgadas en su superficie, denominadas microvellosidades, que aumentan la superficie sin un aumento apreciable del volumen.

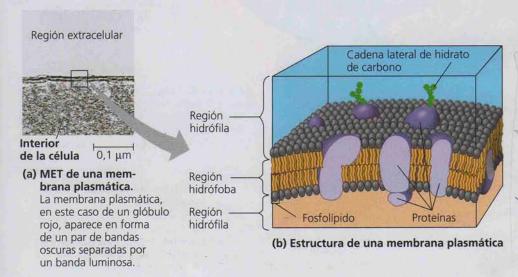
Las células procariontes se describirán con detalle en los capítulos 18 y 27 (en el cuadro 27-2 se hace una comparación entre las células procariontes y las eucariontes), y las relaciones evolutivas posibles entre las células procariontes y eucariontes se discutirán en el capítulo 28. Este capítulo se centra en la estructura celular de las células eucariontes.

Estructura general de una célula eucarionte

Además de la membrana plasmática de su superficie exterior, una célula eucarionte tiene numerosas membranas internas, que dividen a la célula en compartimentos —los orgánulos membranosos mencionados antes—. Estas membranas también participan directamente en el metabolismo de la célula porque muchas enzimas se localizan precisamente en las membranas. Más aun, los compartimentos de la célula proporcionan ambientes diferentes que facilitan las funciones metabólicas específicas, de manera que incluso procesos que serían incompatibles pueden realizarse en forma simultánea en diferentes orgánulos dentro de la misma célula.

Las membranas son fundamentales para la organización de la célula. En general, las membranas biológicas están formadas por una doble capa de fosfolípidos y otros lípidos. Diversas proteínas están embebidas en esta doble capa de lípidos o adheridas a su superficie (fig. 6-8). Por ejemplo, las enzimas incluidas en las membranas de los orgánulos denominados mitocondrias tienen funciones en la respiración celular.

Antes de continuar, observe la estructura general de las células eucariontes en la **figura 6-9**. En este dibujo esquemático se presentan los diferentes orgánulos. La figura 6-9 también compara las células animales con las células vegetales. Al ser ambas células eucariontes, tienen entre sí mucho más en común que cualquiera de ellas con cualquier célula procarionte. Sin embargo, veremos que hay diferencias importantes entre las células animales y las vegetales.



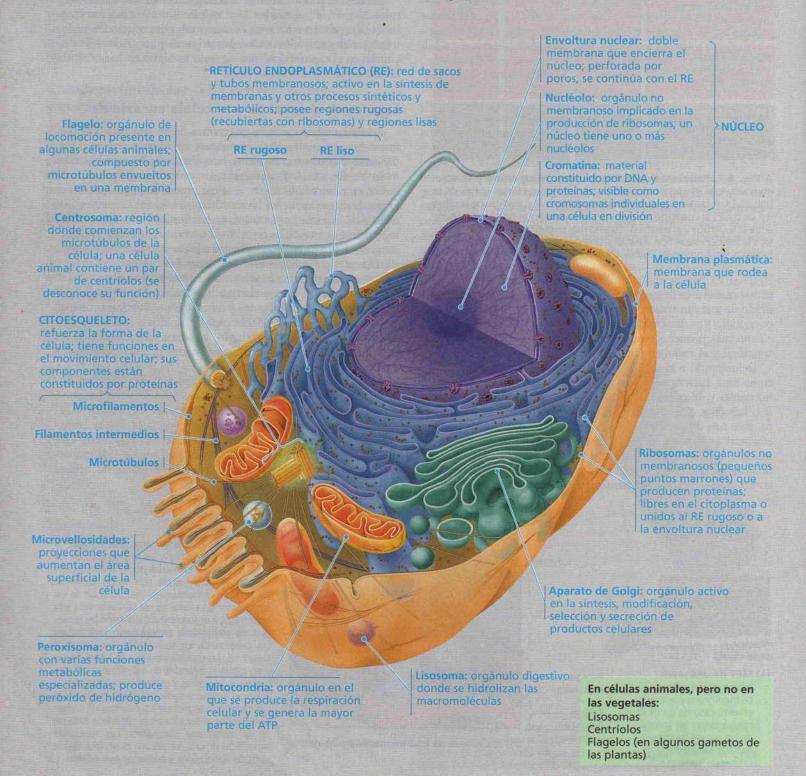
◄ Fig. 6-8. La membrana plasmática. La membrana plasmática y las membranas de los orgánulos están formadas por una doble capa (bicapa) de fosfolípidos con varias proteínas adheridas o embebidas en ella. Las colas de los fosfolípidos en el interior de la membrana son hidrófobas; las porciones internas de las proteínas de membrana también son hidrófobas. Las cabezas de los fosfolípidos, las proteínas exteriores, las partes exteriores de las proteínas y las cadenas laterales de los hidratos de carbono son hidrófilas y están en contacto con la solución acuosa a cada lado de la membrana. Las cadenas laterales de los hidratos de carbono se encuentran solo en la superficie externa de la membrana plasmática. Las funciones específicas de una membrana dependen de los tipos de fosfolípidos y proteínas que posea.

Exploración de las células animales y vegetales

CÉLULA ANIMAL

Este dibujo es una representación esquemática de una célula animal que muestra las estructuras más comunes de las células animales (en realidad, las células, no tienen el aspecto de este dibujo). Como se muestra en este corte, la célula tiene una variedad de orgánulos ("pequeños órganos"), muchos de los cuales están delimitados por membranas. El orgánulo más prominente en las células animales es,

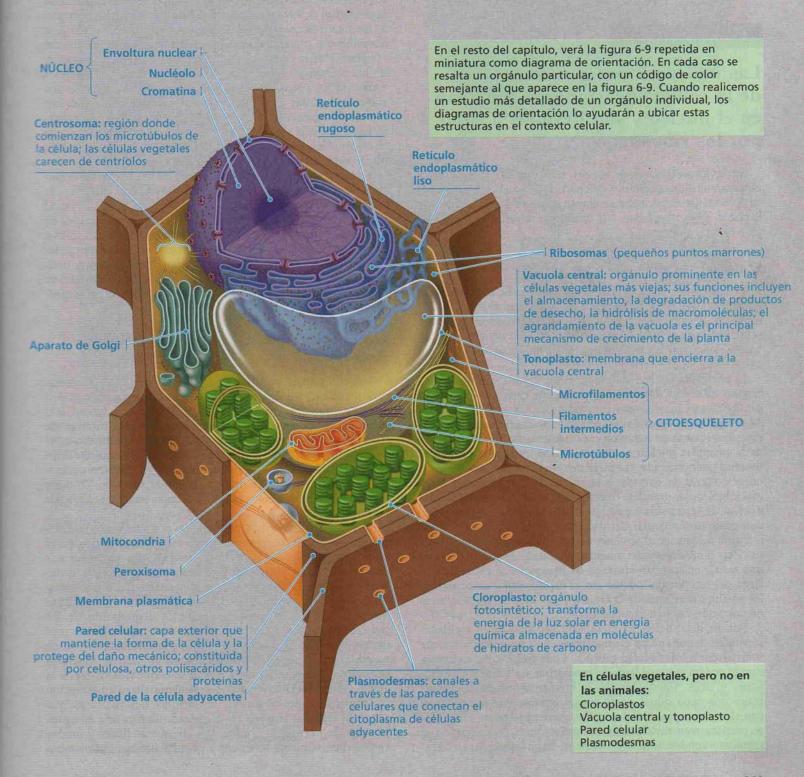
generalmente, el núcleo. La mayoría de las actividades metabólicas de la célula se producen en el citoplasma, la región entre el núcleo y la membrana plasmática. El citoplasma contiene muchos orgánulos suspendidos en un medio semilíquido, el citosol. Un laberinto de membranas denominado retículo endoplasmático (RE) ocupa gran parte del citoplasma.



CÉLULA VEGETAL

Este dibujo esquemático de una célula vegetal muestra las similitudes y las diferencias entre una célula animal y una célula vegetal. Además de la mayoría de las características vistas en una célula animal, la célula vegetal tiene orgánulos delimitados por membranas que se denominan plástidos. El tipo de plástido más importante es el

cloroplasto, que lleva a cabo la fotosíntesis. Muchas células vegetales tienen una gran vacuola central; algunas pueden tener una o más vacuolas más pequeñas. Por fuera de la membrana plasmática de la célula hay una gruesa pared celular, perforada por canales que se denominan plasmodesmas.



Evaluación de conceptos 📴 🦰



 Después de revisar cuidadosamente la figura 6-9, describa en forma breve la estructura y la función de cada uno de los siguientes orgánulos: núcleo, mitocondria, cloroplasto, vacuola central, retículo endoplasmático y aparato de Golgi.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 6-3

Las instrucciones genéticas de la célula eucarionte se albergan en el núcleo y son llevadas a cabo por los ribosomas

En la primera parada de nuestro viaje detallado por la célula observaremos dos orgánulos que participan en el control genético de la célula: el núcleo, que alberga la mayor parte del DNA de la célula, y los ribosomas, que utilizan la información del DNA para fabricar proteínas.

El núcleo: la genoteca de la célula

El núcleo contiene la mayoría de los genes de la célula eucarionte (algunos genes se localizan en las mitocondrias y los cloroplastos). Generalmente, es el orgánulo más conspicuo de una célula eucarionte, con un diámetro promedio de alrededor de 5 μ m. La envoltura nuclear (fig. 6-10) separa su contenido del citoplasma.

La envoltura nuclear es una doble membrana. Las dos membranas, cada una formada por una doble capa de lípidos con proteínas asociadas, están separadas por un espacio de 20 a 40 nm. Poros de cerca de 100 nm de diámetro perforan la envoltura. En el borde de cada poro, las membranas interna y externa de la envoltura nuclear se conectan. Una intrincada estructura proteica, denominada complejo del poro nuclear, reviste cada poro y regula la entrada y la salida de ciertas partículas y macromoléculas grandes. Excepto a nivel de los poros, la cara nuclear de la envoltura está recubierta por la lámina nuclear, una estructura reticular de filamentos proteicos que mantiene la forma del núcleo al sostener de modo mecánico la envoltura nuclear. También existen muchas evidencias de la existencia de una matriz nuclear, un armazón de fibras que se extiende a lo largo del interior del núcleo (en el capítulo 19 examinaremos las posibles funciones de la lámina y de la matriz nuclear en la organización del material genético).

Dentro del núcleo, el DNA está organizado en unidades separadas denominadas cromosomas, que son estructuras que transportan la información genética. Cada cromosoma está constituido por un material llamado cromatina, un complejo de proteínas y DNA. Habitualmente, la cromatina teñida se observa como una masa difusa, tanto con el microscopio óptico como con el microscopio electrónico. Sin embargo, cuando una célula se prepara para dividirse, las delgadas fibras de cromatina se enrollan y condensan progresivamente hasta formar las estructu-

ras individuales que conocemos como cromosomas. Cada especie eucarionte tiene un número característico de cromosomas. Una célula humana típica, por ejemplo, tiene 46 cromosomas en su núcleo; las excepciones son las células sexuales (óvulos y espermatozoides), que en los seres humanos tienen solo 23 cromosomas. Una célula de la mosca de la fruta tiene 8 cromosomas en la mayor parte de las células y 4 cromosomas en las células sexuales.

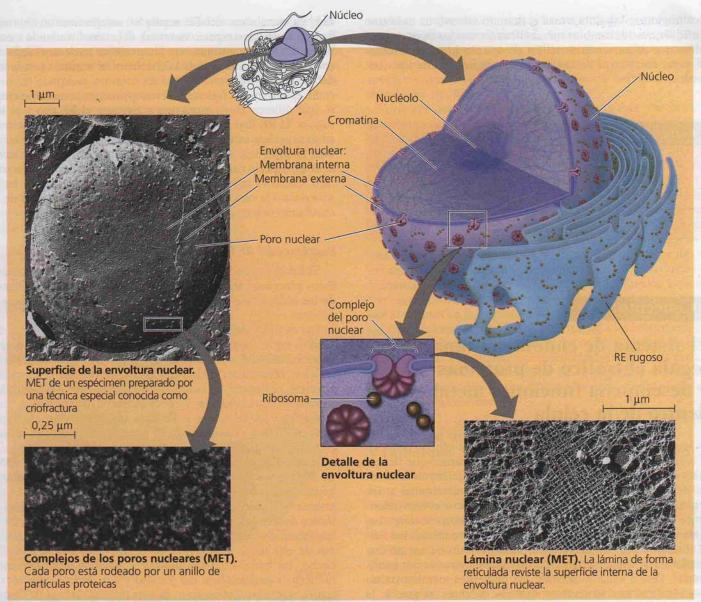
Una estructura prominente en el núcleo que no se está dividiendo es el **nucléolo**, que se observa con el microscopio electrónico como una masa de gránulos densamente teñidos y fibras adyacentes a parte de la cromatina. En el nucléolo se sintetiza un tipo especial de RNA denominado RNA ribosómico (rRNA), a partir de instrucciones del DNA. Además, en el nucléolo el rRNA se ensambla con proteínas ribosómicas específicas, provenientes del citoplasma, para constituir las subunidades grandes y pequeñas de los ribosomas. Éstas posteriormente abandonan el núcleo a través de los poros nucleares hacia el citoplasma, donde una subunidad grande y otra pequeña pueden ensamblarse para formar un ribosoma. A veces, existen dos o más nucléolos; el número depende de la especie y del estadio del ciclo reproductivo de la célula. Estudios recientes sugieren que el nucléolo también puede tener otras funciones adicionales.

Como observamos en la figura 5-25, el núcleo dirige la síntesis proteica sintetizando el RNA mensajero (mRNA) de acuerdo con las instrucciones proporcionadas por el DNA. El mRNA se transporta entonces hacia el citoplasma a través de los poros nucleares. Una vez que una molécula de mRNA alcanza el citoplasma, los ribosomas traducen el mensaje genético del mRNA y generan la estructura primaria de un polipéptido específico. Este proceso de transcripción y traducción de la información genética se describe con detalle en el capítulo 17.

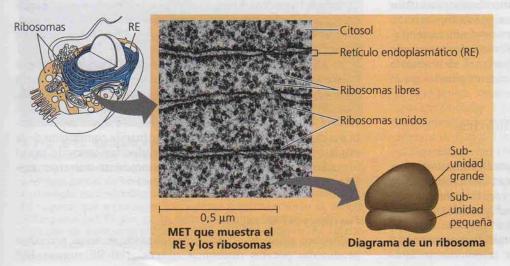
Los ribosomas: las fábricas de proteínas de la célula

Los ribosomas, partículas constituidas por RNA ribosómico y proteínas, son los orgánulos donde se lleva a cabo la síntesis de proteínas (fig. 6-11). Las células que tienen una elevada tasa de síntesis proteica tienen un gran número de ribosomas. Por ejemplo, una célula del páncreas humano tiene varios millones de ribosomas. No es sorprendente que las células muy activas en la síntesis proteica tengan también nucléolos prominentes (a diferencia de la mayor parte de los otros orgánulos ni los nucléolos ni los ribosomas están rodeados por membranas).

Los ribosomas fabrican proteínas en dos sitios citoplasmáticos (fig. 6-11). Los ribosomas libres están suspendidos en el citosol, mientras que los ribosomas unidos están adheridos a la cara externa del retículo endoplasmático o a la envoltura nuclear. La mayoría de las proteínas sintetizadas en los ribosomas libres tienen funciones en el citosol; por ejemplo, las enzimas que catalizan los primeros pasos de la degradación de los hidratos de carbono. Los ribosomas unidos generalmente producen proteínas que están destinadas a la inserción dentro de membranas, como el empaquetamiento en ciertos orgánulos como los lisosomas (fig. 6-9), o para ser exportadas fuera de la célula (secreción). Las células que se especializan en secreción de proteínas -por ejemplo, las células del páncreas que segregan enzimas digestivas- a menudo tienen una alta proporción de ribosomas unidos. Los ribosomas libres y unidos son estructuralmente idénticos y pueden alternar entre ambas



▲ Fig. 6-10. El núcleo y su envoltura. Dentro del núcleo se encuentran los cromosomas, que aparecen como una masa de cromatina (DNA y proteínas asociadas), y uno o más nucléolos, con funciones en la síntesis de ribosomas. La envoltura nuclear, que consiste en dos membranas separadas por un espacio estrecho, está perforada por poros y revestida por la lámina nuclear.



◄ Fig. 6-11. Ribosomas. Esta microfotografía electrónica de parte de una célula pancreática muestra varios ribosomas, tanto libres (en el citosol) como unidos (al retículo endoplasmático). El diagrama simplificado de un ribosoma muestra sus dos subunidades.

localizaciones; la célula ajusta el número relativo de cada uno a medida que los cambios metabólicos alteran los tipos de proteínas que deben sintetizarse. En el capítulo 17 aprenderemos un poco más acerca de la estructura y la función de los ribosomas.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué papel desempeñan los ribosomas para llevar a cabo las instrucciones genéticas?
- 2. Describa la composición de la cromatina y de los nucléolos y la función (funciones) de cada uno de ellos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 6-4

El sistema de endomembranas regula el tráfico de proteínas y desempeña funciones metabólicas dentro de la célula

Muchas de las diferentes membranas de la célula eucarionte son parte de un sistema de endomembranas, que lleva a cabo varias tareas dentro de la célula. Éstas incluyen la síntesis de proteínas y su transporte hacia las membranas y los orgánulos o fuera de la célula, el metabolismo y el movimiento de los lípidos, y la eliminación de sustancias tóxicas. Las membranas de este sistema se relacionan por continuidad física directa o por la transferencia de segmentos de membrana con forma de minúsculas vesículas (sacos formados por membrana). Pese a estas relaciones, las diferentes membranas no son idénticas en estructura y función. Además, el grosor, la composición molecular y los tipos de reacciones químicas llevadas a cabo por proteínas en una determinada membrana no son fijos, sino que se pueden modificar durante la vida de la membrana. El sistema de endomembranas incluye la envoltura nuclear, el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi, los lisosomas, varios tipos de vacuolas y la membrana plasmática (que no es en realidad una endomembrana por su localización física, pero que, no obstante, se relaciona con el retículo endoplasmático y otras membranas internas). Ya hemos comentado la envoltura nuclear y ahora nos ocuparemos del retículo endoplasmático y las otras endomembranas originadas en el retículo endoplasmático.

El retículo endoplasmático: la fábrica biosintética

El retículo endoplasmático (RE) es una red de membranas tan extensa que constituye más de la mitad de la totalidad de las membranas de muchas células eucariontes (la palabra endoplasmático significa "dentro del citoplasma" y retículo proviene de la palabra latina retículum, que significa "pequeña red"). El RE está formado por una red de túbulos membranosos y sacos denominados cisternas (del latín cisterna, reservorio de líqui-

do). La membrana del RE separa el compartimento interno, denominado luz o espacio cisternal, del citosol. Como la membrana del RE se continúa con la envoltura nuclear, el espacio entre las dos membranas de la envoltura se continúa con la luz del RE (fig. 6-12).

En el RE hay dos regiones diferentes, aunque conectadas entre sí, que difieren en su estructura y función: el RE liso y el RE rugoso. El RE liso se denomina así porque carece de ribosomas en su superficie exterior. El RE rugoso tiene ribosomas que recubren la superficie externa de la membrana que, por esa razón, tiene un aspecto rugoso al observarla con el microscopio electrónico. Como ya se ha mencionado, los ribosomas también están adheridos a la cara citoplasmática de la membrana exterior de la envoltura nuclear, que se continúa con el RE rugoso.

Funciones del RE liso

El RE liso tiene funciones en diversos procesos metabólicos. Estos procesos incluyen la síntesis de lípidos, el metabolismo de los hidratos de carbono y la desintoxicación de fármacos y venenos.

Las enzimas del RE liso son importantes para la síntesis de lípidos, entre ellos los aceites, los fosfolípidos y los esteroides. Entre los esteroides producidos por el RE liso en las células animales se encuentran las hormonas sexuales de los vertebrados y varias hormonas esteroideas secretadas por las glándulas suprarrenales. Las células que sintetizan y secretan estas hormonas —en los testículos y en los ovarios, por ejemplo— son ricas en RE liso, una característica estructural que refleja la función de estas células.

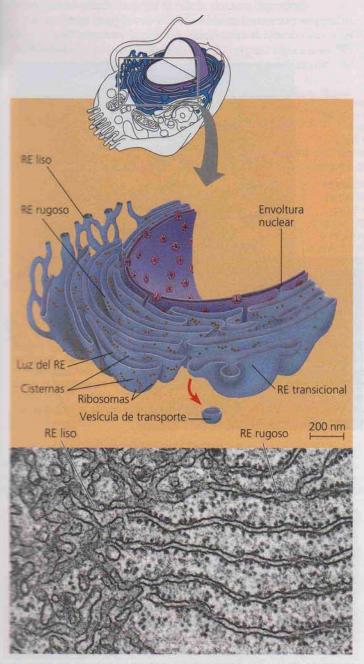
En el RE liso, otras enzimas colaboran en la desintoxicación de fármacos y sustancias tóxicas, en especial, en las células hepáticas. La desintoxicación a menudo implica la adición de grupos hidroxilo a los fármacos, que los hace más solubles y fáciles de eliminar del cuerpo. El sedante fenobarbital y otros barbitúricos son ejemplos de medicamentos que se metabolizan de esta manera en el RE liso de las células hepáticas. De hecho, los barbitúricos, el alcohol y muchos otros fármacos inducen la proliferación del RE liso y sus enzimas desintoxicantes asociadas y aumentan, de esta manera, la tasa de desintoxicación. Esto, a su vez, aumenta la tolerancia a los fármacos, lo que significa que se requieren dosis más elevadas para alcanzar un efecto determinado, como la sedación. Además, dado que algunas de las enzimas desintoxicantes ejercen una acción relativamente amplia, la proliferación del RE liso en respuesta a un fármaco puede también aumentar la tolerancia a otros medicamentos. El abuso de barbitúricos, por ejemplo, puede disminuir la eficacia de ciertos antibióticos y otros medicamentos útiles.

El RE liso también almacena iones de calcio. En las células musculares, por ejemplo, la membrana de RE liso especializado bombea iones de calcio desde el citosol hasta el interior del RE. Cuando una célula muscular es estimulada por un impulso nervioso, los iones de calcio salen rápidamente a través de la membrana del RE hacia el citosol y desencadenan la contracción de la célula muscular. En otros tipos de células, los iones de calcio liberados por el RE liso pueden desencadenar diferentes respuestas.

Funciones del RE rugoso

Muchos tipos de células especializadas secretan proteínas producidas por los ribosomas adheridos al RE rugoso. Por

una hormona, a la corriente sanguínea (fig. 6-11). A medida que una cadena polipeptídica crece a partir de un mosoma, entra a la luz del RE a través de un poro formado un complejo proteico en la membrana del RE. A medida me la nueva proteína ingresa a la luz del RE, se pliega adop-



▲ Fig. 6-12. Retículo endoplasmático (RE). El RE, sistema membranoso de túbulos interconectados y sacos aplanados denominados cisternas, también se continúa con la envoltura nuclear (el dibujo es una vista parcial de un corte). La membrana del RE encierra un compartimento continuo denominado luz del RE (o espacio cisternal). El E rugoso, que en su superfície externa presenta ribosomas, puede distinguirse del RE liso en la microfotografía electrónica (ME). Las esículas de transporte brotan a partir de una región del RE rugoso denominada RE transicional y viajan hacia el aparato de Golgi y otros destinos.

tando su conformación nativa. La mayoría de las proteínas de secreción son **glucoproteínas**, es decir, proteínas que tienen hidratos de carbono unidos a ellas mediante enlaces covalentes. El hidrato de carbono se adhiere a la proteína en el RE mediante moléculas especializadas que se encuentran en la membrana del RE.

Una vez que se han formado las proteínas de secreción, la membrana del RE las mantiene separadas de las otras proteínas, producidas por los ribosomas libres, que permanecerán en el citosol. Las proteínas de secreción salen del RE envueltas en las membranas de vesículas que brotan como burbujas de una región especializada denominada RE transicional (fig. 6-12). Las vesículas en tránsito de una región de la célula a otra se denominan vesículas de transporte; conoceremos su destino en la próxima sección.

Además de producir proteínas de secreción, el RE rugoso es una fábrica de membranas para la célula ya que es capaz de crecer agregando a su propia membrana proteínas y fosfolípidos de membrana. A medida que los polipéptidos destinados a constituir proteínas de membrana crecen en los ribosomas, se insertan por sí mismos en la membrana del RE y se anclan allí por medio de sus porciones hidrófobas. El RE rugoso también fabrica sus propios fosfolípidos de membrana; las enzimas localizadas en la membrana del RE ensamblan los fosfolípidos a partir de precursores del citosol. La membrana del RE se expande y se transfiere en forma de vesículas de transporte a los otros componentes del sistema de endomembranas.

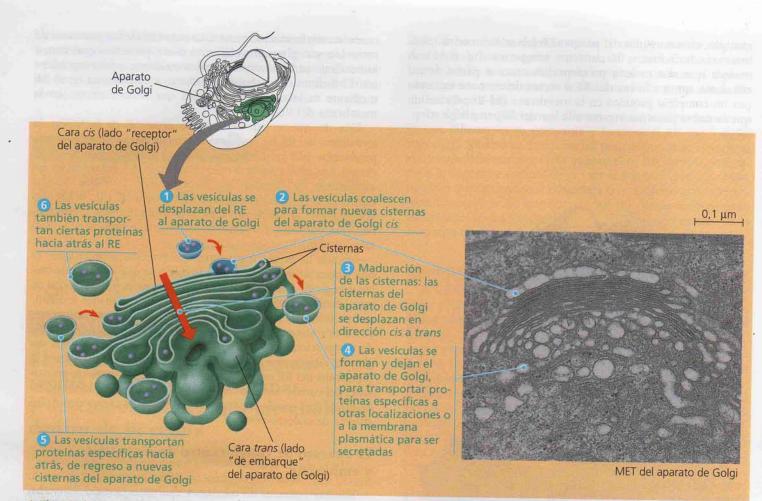
El aparato de Golgi: centro de recepción y embarque

Muchas vesículas de transporte que proceden del RE viajan hasta el aparato de Golgi. Podemos pensar en el aparato de Golgi como en un centro de manufactura, almacenamiento, y secreción de productos. Dentro del aparato de Golgi, los productos del RE se modifican y almacenan, y posteriormente se envían a otros destinos. No es sorprendente que el aparato de Golgi sea abundante en las células especializadas en la función secretora.

El aparato de Golgi se compone de sacos membranosos aplanados –las cisternas– que se parecen a una pila de panes árabes (fig. 6-13). Una célula puede tener varias o cientos de estas pilas. La membrana de cada cisterna de una pila separa su espacio interior del citosol. Las vesículas concentradas en las proximidades del aparato de Golgi están encargadas de la transferencia del material hacia otras estructuras.

Una pila del aparato de Golgi tiene una polaridad definida, y existen diferencias en el grosor y la composición molecular de las membranas de las cisternas en cada una de las caras opuestas de la pila. Los dos polos de una pila del aparato de Golgi se refieren a la cara cis y a la cara trans; estas actúan, respectivamente, como el departamento receptor y emisor del aparato de Golgi. La cara cis se localiza a menudo cerca del RE. Las vesículas de transporte desplazan material desde el RE al aparato de Golgi. Una vesícula que brota del RE puede agregar su membrana y el contenido de su luz a la cara cis, y fusionar-se con una membrana del aparato de Golgi. La cara trans origina las vesículas, que se desprenden del Golgi y viajan hacia otros sitios.

Habitualmente, los productos que provienen del RE se modifican durante su tránsito desde la región *cis* a la región *trans* del aparato de Golgi. A veces, se modifican las proteínas y los fosfolípidos de las membranas. Por ejemplo, varias enzimas



▲ Fig. 6-13. Aparato de Golgi. El aparato de Golgi está formado por pilas de sacos aplanados, o cisternas, que a diferencia de las cisternas del RE, no están físicamente conectadas (el dibujo es una vista parcial de un corte). Una pila del aparato de Golgi recibe y despacha vesículas de transporte y los productos que

ellas contienen. Una pila de este orgánulo tiene una polaridad estructural y funcional, con una cara cis que recibe las vesículas que contienen productos del RE y una cara trans que despacha las vesículas. El modelo de maduración de las cisternas sugiere que las mismas cisternas del aparato de Golgi parecen "madurar" y despla-

zarse de la cara cis a la cara trans al mismo tiempo que transportan algunas proteínas entre ellas. Además, algunas vesículas reciclan enzimas que habían sido transportadas hacia adelante, en las cisternas móviles, "hacia atrás" a una región más nueva donde se requieren sus funciones (MET).

del aparato de Golgi modifican la porción hidrocarbonada de las glucoproteínas. Los hidratos de carbono primero se agregan a las proteínas en el RE rugoso, a menudo durante el proceso de la síntesis polipeptídica. Posteriormente, el hidrato de carbono de la glucoproteína resultante es modificado a medida que atraviesa el resto del RE y el aparato de Golgi. El aparato de Golgi elimina algunos monómeros de azúcar y sustituye otros, produciendo una gran variedad de hidratos de carbono.

Además de su función como empaquetador final de numerosas sustancias, el aparato de Golgi fabrica ciertas macromoléculas. Muchos polisacáridos secretados por las células son productos de este orgánulo, incluidas las pectinas y ciertos polisacáridos no celulósicos producidos por células vegetales e incorporados junto con la celulosa a sus paredes celulares (la celulosa es producida por enzimas localizadas dentro de la membrana plasmática, que depositan este polisacárido directamente sobre la superficie externa). Los productos del aparato de Golgi que serán secretados parten desde la cara trans de este orgánulo dentro de las vesículas de transporte que, con el tiempo, se fusionan con la membrana plasmática.

El aparato de Golgi fabrica y modifica sus productos en etapas, y diferentes cisternas entre las regiones cis y trans contienen conjuntos específicos de enzimas. Hasta hace muy poco tiempo se consideraba al aparato de Golgi una estructura estática. Investigaciones recientes dan lugar a un nuevo modelo del aparato de Golgi como una estructura más dinámica. Según el modelo denominado modelo de maduración de las cisternas, las cisternas de este orgánulo progresan hacia delante desde su cara cis a su cara trans, transportando y modificando su carga de proteínas a medida que se mueven. La figura 6-13 muestra los detalles de este modelo.

Antes de que una pila del aparato de Golgi emita sus productos en vesículas que brotan de la cara trans, selecciona y marca estos productos para varias partes de la célula. Las etiquetas o rótulos de identificación molecular, como los grupos fosfato que se agregan a los productos del aparato de Golgi, contribuyen a su distribución al actuar como los códigos postales en las direcciones de correo. Por último, las vesículas de transporte que salen del aparato de Golgi pueden tener moléculas externas en sus membranas que reconocen los "sitios de desembarco" en la superficie de orgánulos específicos o en la membrana plasmática.

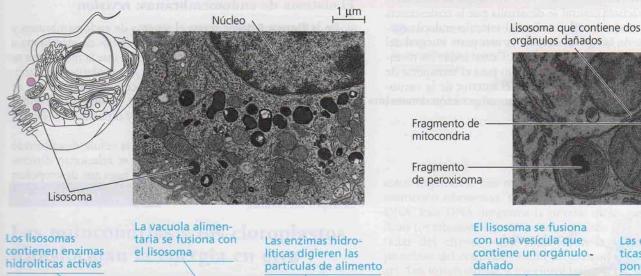
Lisosomas: compartimentos digestivos

Un lisosoma es un saco membranoso compuesto de enzimas hidrolíticas que la célula animal utiliza para digerir diversos tipos de macromoléculas. Las enzimas lisosómicas trabajan mejor en el medio ácido del interior del lisosoma. Si un lisosoma se abre por ruptura o se derrama su contenido, las enzimas liberadas no son muy activas porque el citosol tiene un pH neutro. Sin embargo, la liberación excesiva de enzimas por rotura de un gran número de lisosomas puede destruir la célula por autodigestión.

Las enzimas hidrolíticas y la membrana lisosómica se producen en el RE rugoso y luego son transferidas al aparato de Golgi para continuar su procesamiento. Por lo menos, algunos lisosomas se originarían por brote desde la cara trans del aparato de Golgi (fig. 6-13). Se piensa que las proteínas de la superficie interna de la membrana lisosómica y las propias enzimas digestivas evitan la autodestrucción porque tienen conformaciones tridimensionales que protegen a los enlaces vulnerables del ataque enzimático.

Los lisosomas llevan a cabo la digestión intracelular en una variedad de circunstancias. Las amebas y muchos otros protistas se alimentan englobando organismos más pequeños u otras partículas alimentarias, con un proceso que se denomina fagocitosis (del griego phagein, comer y kytos, vaso, en referencia en este caso a la célula). La vacuola alimentaria formada de esta manera se fusiona luego con un lisosoma, cuyas enzimas digieren el alimento (fig. 6-14a). Los productos de la digestión, entre ellos, hidratos de carbono simples, aminoácidos y otros monómeros, pasan al citosol y se transforman en nutrientes de la célula. Algunas células humanas también realizan fagocitosis. Entre ellas se encuentran los macrófagos, un tipo de leucocito que contribuye a defender el cuerpo captando y destruyendo las bacterias y otros elementos invasores (fig. 6-32).

Los lisosomas también utilizan sus enzimas hidrolíticas para reciclar el material orgánico de la propia célula, proceso que se denomina autofagia. Durante la autofagia, un orgánulo dañado o una pequeña cantidad de citosol es rodeado por una membrana, y un lisosoma se fusiona con esta vesícula (fig. 6-14b). Las enzimas lisosómicas degradan el material encerrado en la nueva vesícula, y los monómeros orgánicos vuelven al citosol para ser reutilizados. Con la ayuda de los lisosomas, la célula se renueva a sí misma continuamente. Una célula hepá-



Lisosoma Membrana plasmática Digestión Vacuola alimentaria

Enzimas digestivas

(a) Fagocitosis: el lisosoma digiere un alimento

▲ Fig. 6-14. Lisosomas. Los lisosomas digieren (hidrolizan) los materiales incorporados por la célula y reciclan los materiales intracelulares. (a) Arriba. En este macrófago (un tipo de glóbulo blanco) de rata, los lisosomas son muy oscuros a causa de un colorante específico que reacciona con uno de

los productos de la digestión en el lisosoma (MET). Los macrófagos ingieren las bacterias y virus, y los destruyen por medio de sus lisosomas. Abajo. Este diagrama muestra un lisosoma que se fusiona con una vacuola alimentaria durante el proceso de la fagocitosis. (b) Arriba. En el citoplasma de esta célula

hepática de rata un lisosoma ha englobado dos orgánulos dañados, una mitocondria y un peroxisoma, mediante el proceso de autofagia (MET). Abajo. Este diagrama muestra un lisosoma que se fusiona con una vesícula que contiene una mitocondria dañada.

Las enzimas hidroliticas digieren los componentes del orgánulo

1 µm

Lisosoma Digestión Vesícula que contiene una mitocondria dañada

(b) Autofagia: el lisosoma digiere un orgánulo dañado

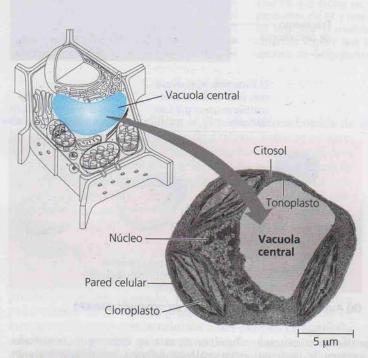
107

tica humana, por ejemplo, recicla la mitad de sus macromoléculas cada semana.

Las células de personas con enfermedades hereditarias de almacenamiento lisosómico carecen de una enzima hidrolítica funcionante que normalmente está presente en los lisosomas. Los lisosomas se llenan de sustratos no digeridos que comienzan a interferir con otras actividades celulares. En la enfermedad de Tay-Sachs, por ejemplo, está ausente o inactiva una enzima que digiere los lípidos y el cerebro se altera por la acumulación de lípidos en las células. Afortunadamente, las enfermedades por almacenamiento lisosómico son infrecuentes en la población general.

Vacuolas: compartimentos de mantenimiento

Una célula de una planta o de un hongo puede tener una o varias vacuolas. Mientras que las vacuolas realizan hidrólisis y, por ello, son similares a los lisosomas, también asumen otras funciones. Las vacuolas alimentarias, formadas por fagocitosis, ya se han mencionado (fig. 6-14a). Muchos protistas de agua dulce tienen vacuolas contráctiles, que bombean el exceso de agua fuera de la célula y mantienen, de esa manera, la concentración adecuada de sales y otras moléculas (fig. 7-14). Las células vegetales maduras contienen una gran vacuola central (fig. 6-15) delimitada por una membrana que se denomina tonoplasto. La vacuola central se desarrolla por la coalescencia de vacuolas más pequeñas, derivadas del retículo endoplasmático y del aparato de Golgi. La vacuola es una parte integral del sistema de endomembranas de la célula. Como todas las membranas celulares, el tonoplasto es selectivo para el transporte de solutos; como resultado, la solución en el interior de la vacuola, llamada jugo o savia celular, difiere en composición con respecto al citosol.



▲ Fig. 6-15. Vacuola de una célula vegetal. Habitualmente la vacuola central es el compartimento más grande de una célula vegetal; el resto del citoplasma queda confinado por lo general a una zona estrecha entre la membrana de la vacuola (tonoplasto) y la membrana plasmática (MET).

La vacuola central de la célula vegetal es un compartimento versátil. Puede contener reservas de importantes compuestos orgánicos, como las proteínas apiladas en las vacuolas de las células de almacenamiento en las semillas. También, para la célula vegetal es el principal almacén de iones inorgánicos, como potasio y cloruro. Muchas células vegetales utilizan sus vacuolas como sitios de eliminación de sus productos metabólicos que dañarían a la célula si se acumularan en el citosol. Algunas vacuolas contienen pigmentos que colorean las células, como los pigmentos rojos y azules de los pétalos que atraen a los insectos polinizadores a las flores. Las vacuolas también pueden ayudar a proteger a la planta contra los predadores, al contener compuestos que son venenosos o de sabor desagradable para los animales. La vacuola desempeña un papel esencial en el crecimiento de las células vegetales, que aumentan de tamaño a medida que sus vacuolas absorben agua y permiten que la célula se haga más grande con una inversión mínima en citoplasma nuevo. Debido a la presencia de la gran vacuola central, generalmente el citosol ocupa sólo una delgada capa entre la membrana plasmática y el tonoplasto, de manera que la relación entre la superficie de la membrana y el volumen del citosol es grande, aun en el caso de una célula vegetal de gran tamaño.

El sistema de endomembranas: revisión

En la **figura 6-16** se revisa el sistema de endomembranas y se muestra el flujo de los lípidos y las proteínas de membrana a través de los diferentes orgánulos. A medida que la membrana se desplaza del RE al aparato de Golgi y luego a cualquier otro sitio, su composición molecular y sus funciones metabólicas se modifican, junto con las de su contenido. El sistema de endomembranas es un componente complejo y dinámico de la organización compartimental de la célula.

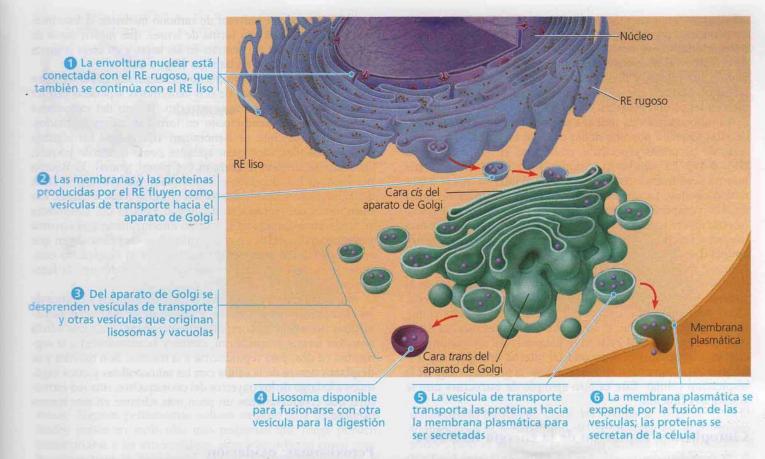
Continuaremos nuestro recorrido por la célula describiendo algunos orgánulos membranosos que *no* se relacionan directamente con el sistema de endomembranas, pero que desempeñan un papel crucial en las transformaciones de energía llevadas a cabo por las células.

Evaluación de conceptos



- 1. Describa las diferencias estructurales y funcionales entre el RE rugoso y el RE liso.
- 2. Imagine una proteína que cumple su función en el RE, pero que requiere una modificación en el aparato de Golgi antes de que pueda realizar esta función. Describa el camino de la proteína en la célula, comenzando con la molécula de mRNA específica o de esta proteína.
- 3. De qué manera sirven las vesículas de transporte para integrar el sistema de endomembranas?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



▲ Fig. 6-16. Revisión: relaciones entre los orgánulos del sistema de endomembranas. Las flechas rojas muestran algunas de las vías de migración de las membranas y de los materiales que ellas encierran.

Concepto 6-5

Las mitocondrias y los cloroplastos transforman la energía en otra

Los organismos transforman la energía que adquieren del exterior. En las células eucariontes, las mitocondrias y los cloroplastos son los orgánulos que convierten la energía en formas que la célula puede utilizar para su trabajo. Las mitocondrias son los sitios de la respiración celular, el proceso metabólico que genera ATP extrayendo energía de los hidratos de carbono, las grasas y otros combustibles con la ayuda del oxígeno. Los cloroplastos, que se encuentran solo en las plantas y las algas, son los sitios donde tiene lugar la fotosíntesis. Éstos transforman la energía solar en energía química, al absorber la luz solar y utilizarla para impulsar la síntesis de los compuestos orgánicos como los hidratos de carbono a partir del dióxido de carbono y el agua.

Aunque las mitocondrias y los cloroplastos están delimitados por membranas, no forman parte del sistema de endomembranas. A diferencia de los orgánulos del sistema de endomembranas, cada uno de estos orgánulos tiene una doble membrana que separa su interior del citosol. Sus proteínas de membrana no son fabricadas por el RE, sino por los ribosomas libres del citosol y por los propios ribosomas que contienen

estos orgánulos. Las mitocondrias y los cloroplastos no solo contienen ribosomas, sino también una pequeña cantidad de DNA. Este DNA programa la síntesis de las proteínas que realizan los ribosomas propios del orgánulo (las proteínas importadas del citosol –que constituyen la mayor parte de las proteínas del orgánulo– están programadas por el DNA nuclear). Las mitocondrias y los cloroplastos son orgánulos semiautónomos que crecen y se reproducen dentro de la célula. En los capítulos 9 y 10 estudiaremos en detalle cómo funcionan las mitocondrias y los cloroplastos. Consideraremos la evolución de estos orgánulos en el capítulo 28. En este capítulo estudiaremos, principalmente, la estructura de estos transformadores de energía.

En esta sección también consideraremos al **peroxisoma**, un orgánulo oxidativo que no forma parte del sistema de endomembranas. Como las mitocondrias y los cloroplastos, el peroxisoma importa sus proteínas principalmente del citosol.

Mitocondrias: transformación de la energía química

Las mitocondrias se encuentran en casi todas las células eucariontes, entre ellas, las de las plantas, los animales, los hongos y los protistas. Algunas células tienen una mitocondria única, de gran tamaño, pero normalmente una célula tiene cientos o incluso miles de mitocondrias; el número se correlaciona con el nivel de actividad metabólica. Por ejemplo, las

células móviles o contráctiles tienen, proporcionalmente, más mitocondrias por volumen que las células menos activas. Las mitocondrias tienen cerca de 1 a 10 μm de largo. Las imágenes de células vivas muestran a las mitocondrias moviéndose, cambiando sus formas y dividiéndose en dos, a diferencia de los cilindros estáticos que se observan con el microscopio electrónico en las células muertas.

La mitocondria está rodeada por dos membranas, cada una de ellas formada por una doble capa de fosfolípidos con una serie de proteínas específicas embebidas en las membranas (fig. 6-17). La membrana externa es lisa, pero la membrana interna tiene numerosos pliegues hacia el interior que se denominan crestas. La membrana interna divide a la mitocondria en dos compartimentos internos. El primero es el espacio intermembrana, una región estrecha entre las membranas interna y externa. El segundo compartimento, la matriz mitocondrial, está delimitado por la membrana interna. La matriz contiene muchas enzimas diferentes, así como DNA mitocondrial y ribosomas. Algunas de las reacciones metabólicas de la respiración celular son catalizadas por las enzimas de la matriz. Otras proteínas, que cumplen funciones en la respiración, incluida la enzima que produce ATP, están localizadas en la membrana interna. Al estar muy plegadas, las crestas proporcionan a la membrana mitocondrial interna una gran superficie para estas proteínas, aumentando así la productividad de la respiración celular. Éste es otro ejemplo de estructura que se adapta a la función.

Cloroplastos: captación de la energía luminosa

El cloroplasto es un miembro especializado de una familia de orgánulos vegetales denominados **plástidos**. Los *amiloplastos* son plástidos incoloros que almacenan almidón (amilosa) particularmente en las raíces y los tubérculos. Los *cromoplastos* tienen pigmentos que les dan a los frutos y a las flores sus matices anaranjado y amarillo. Los *cloroplastos* contienen el pigmento verde clorofila, junto con enzimas y otras moléculas que cumplen la

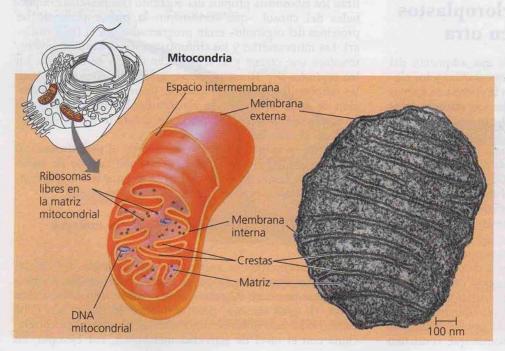
función de producir hidratos de carbono mediante la fotosíntesis. Estos orgánulos con forma de lentes, que miden cerca de $2~\mu m$ por $5~\mu m$, se encuentran en las hojas y en otros órganos verdes de las plantas y en las algas **(fig. 6-18)**.

El contenido de un cloroplasto está separado del citosol por una envoltura compuesta de dos membranas separadas por un espacio intermembrana muy estrecho. Dentro del cloroplasto hay otro sistema membranoso en forma de sacos aplanados, interconectados, que se denominan tilacoides. En algunas regiones los tilacoides están apilados como fichas de póquer; cada pila se denomina granum (en plural, grana). El líquido por fuera de los tilacoides es el estroma, que contiene el DNA del cloroplasto y las ribosomas, así como muchas enzimas. Las membranas del cloroplasto dividen el espacio del cloroplasto en tres compartimientos: el espacio intermembrana, el estroma y el espacio tilacoidal. En el capítulo 10 se verá el modo en que esta organización compartimental permite al cloroplasto convertir la energía lumínica en energía química durante la fotosíntesis.

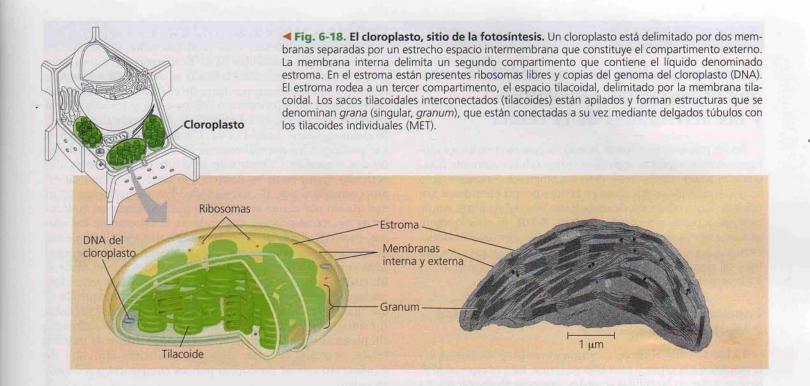
Al igual que las mitocondrias, la apariencia rígida y estática de los cloroplastos en las microfotografías o en los diagramas esquemáticos no refleja su comportamiento dinámico en una célula viva. Sus formas se modifican, crecen y, ocasionalmente, se segmentan en dos, para reproducirse a sí mismos. Son móviles y se desplazan dentro de la célula con las mitocondrias y otros orgánulos a lo largo de los trayectos del citoesqueleto, una red estructural que consideraremos un poco más adelante en este mismo capítulo.

Peroxisomas: oxidación

El peroxisoma es un compartimento metabólico especializado, delimitado por una única membrana **(fig. 6-19)**. Los peroxisomas contienen enzimas que transfieren hidrógeno de varios sustratos al oxígeno y producen peróxido de hidrógeno (H_2O_2) como subproducto, a partir del cual se deriva el nombre de este orgánulo. Estas reacciones pueden tener muchas funciones dife-



▼Fig. 6-17. La mitocondria, sitio de la respiración celular. Las membranas interna y externa de la mitocondria son evidentes en el dibujo y en la microfotografía (MET). Las crestas son pliegues hacia adentro de la membrana interna. El dibujo del corte parcial muestra los dos compartimentos delimitados por las membranas; el espacio intermembrana y la matriz mitocondrial. Se ven ribosomas libres en la matriz, junto con una a varias copias del genoma mitocondrial (DNA). Las moléculas de DNA son generalmente circulares y están adheridas a la membrana mitocondrial interna.



rentes. Algunos peroxisomas utilizan oxígeno para degradar los ácidos grasos en moléculas más pequeñas que luego pueden, transportarse a las mitocondrias, donde se utilizan como combustibles para la respiración celular. Los peroxisomas en el hígado desintoxican el alcohol y otros compuestos nocivos,

Peroxisoma Mitocondria

▲ Fig. 6-19. Peroxisomas. Los peroxisomas son esféricos y, por lo general, tienen un centro granular o cristalino que se piensa que es una colección de moléculas enzimáticas densas. Este peroxisoma pertenece a la célula de una hoja. Obsérvese su proximidad a dos cloroplastos y a una mitocondria. Estos orgánulos cooperan con los peroxisomas en ciertas funciones metabólicas (MET).

transfiriendo hidrógeno desde las toxinas al oxígeno. El $\rm H_2O_2$ formado por el metabolismo del peroxisoma es, en sí mismo, tóxico, pero el orgánulo posee una enzima que transforma el $\rm H_2O_2$ en agua. Que ambas enzimas, la que produce peróxido de hidrógeno y la que elimina este compuesto tóxico, se encuentren encerradas en el mismo espacio es otro ejemplo de por qué la estructura compartimentada de la célula es esencial para sus funciones.

En los tejidos que almacenan grasas de las semillas vegetales se encuentran peroxisomas especializados que se denominan glioxisomas. Estos orgánulos contienen enzimas que inician la transformación de los ácidos grasos en hidratos de carbono, que la planta emergente puede utilizar como una fuente de energía y carbono hasta que sea capaz de producir sus propios hidratos de carbono por fotosíntesis.

A diferencia de los lisosomas, los peroxisomas no brotan a partir del sistema de endomembranas. Crecen aumentando de tamaño, mediante la incorporación de proteínas producidas primariamente en el citosol, lípidos producidos en el RE y lípidos sintetizados en el mismo peroxisoma. Cuando alcanzan cierto tamaño, los peroxisomas pueden escindirse en dos y de esta manera aumentar su número.

Evaluación de conceptos

1 µm



- Describa por lo menos dos características comunes de los cloroplastos y las mitocondrias.
- Explique las características de las mitocondrias y los cloroplastos que los colocan en una categoría aparte en relación con los otros orgánulos del sistema de endomembranas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 6-6

El citoesqueleto es una red de fibras que organiza las estructuras y las actividades de la célula

En los primeros tiempos de la microscopia electrónica los biólogos pensaban que los orgánulos de una célula eucarionte flotaban libremente en el citosol. Pero los progresos realizados tanto en la microscopia óptica como en la microscopia electrónica han revelado la presencia del citoesqueleto, una red de fibras que se extiende a través del citoplasma (fig. 6-20). El citoesqueleto, que desempeña un papel importante en la organización de las estructuras y las actividades de la célula, está compuesto por tres tipos de estructuras moleculares: microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios (cuadro 6-1).

Funciones del citoesqueleto: sostén, motilidad y regulación

La función más obvia del citoesqueleto es proporcionar soporte mecánico a la célula y mantener su forma. Esto es especialmente importante en las células animales, que carecen de paredes. La fuerza y elasticidad del citoesqueleto en conjunto se basa en su estructura. Como una cúpula geodésica, el citoesqueleto se estabiliza por un equilibrio entre fuerzas opuestas ejercidas por sus elementos. Y así, igual que el esqueleto de un animal contribuye a fijar las posiciones de otras partes del cuerpo, el citoesqueleto proporciona un anclaje para muchos orgánulos e incluso moléculas enzimáticas del citosol. Sin embargo, el citoesqueleto es más dinámico que el esqueleto de un animal. Rápidamente, puede desmantelarse en una región de la célula y volver a ensamblarse en una nueva localización, modificando la forma de la célula.

El citoesqueleto participa también en varios tipos de motilidad (movimiento) de la célula. El término motilidad celular incluye tanto las modificaciones de la localización de la célula como los movimientos más limitados de partes de la célula. La motilidad celular exige generalmente la interacción del citoesqueleto con proteínas que se denominan proteínas motoras.

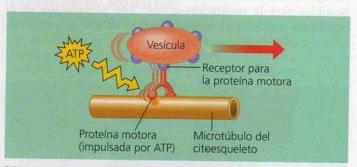
Microtúbulo

0,25 µm Microfilamentos

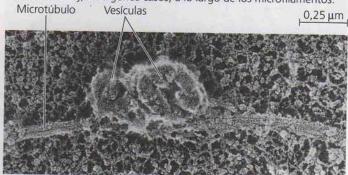
▲ Fig. 6-20. El citoesqueleto. En esta MET, preparada por un método conocido como de grabado profundo, son visibles los microtúbuolos, más gruesos y huecos, y los microfilamentos, más delgados y sólidos. Un tercer componente del citoesqueleto, los filamentos intermedios, no son evidentes en esta microfotografía.

Los ejemplos de esta motilidad celular son abundantes. Los elementos del citoesqueleto y las proteínas motoras trabajan en conjunto con las moléculas de la membrana plasmática para permitir que la totalidad de la célula se desplace a lo largo de fibras que se encuentran por fuera de ella. Las proteínas motoras producen los movimientos de los cilios y los flagelos, al adherirse los microtúbulos dentro de esos orgánulos, impulsándolos a pasarse unos a otros. Un mecanismo similar en el que participan los microfilamentos genera la contracción de las células musculares. Dentro de la célula, muchas veces, las vesículas viajan hacia su destino a lo largo de "monorraíles" proporcionados por el citoesqueleto. Por ejemplo, éste es el mecanismo por el que las vesículas que contienen las moléculas de neurotransmisores migran hacia el extremo de los axones, prolongaciones de las células nerviosas que liberan estas moléculas como señales químicas hacia las células nerviosas adyacentes (fig. 6-21). Las vesículas que se evaginan desde el RE viajan hacia el aparato de Golgi a lo largo de trayectos formados por elementos del citoesqueleto. Es el citoesqueleto el que manipula a la membrana plasmática para formar vacuolas alimentarias durante la fagocitosis. Por último, la corriente citoplasmática, en la que circulan materiales dentro de muchas células vegetales de gran tamaño, es también otro tipo de movimiento celular producido por los componentes del citoesqueleto.

El último agregado a la lista de las posibles funciones del citoesqueleto es la regulación de las actividades bioquímicas de la



(a) Las proteínas motoras que se adhieren a los receptores en los orgánulos pueden hacer "trasladar" a los orgánulos a lo largo de los microtúbulos y, en algunos casos, a lo largo de los microfilamentos.



(b) Las vesículas que contienen neurotransmisores migran hacia los extremos de los axones de las células nerviosas mediante el mecanismo detallado en (a). En esta MEB de un axón gigante de calamar pueden verse dos vesículas desplazándose a lo largo de un microtúbulo (otra parte del experimento proporcionó la evidencia de que en efecto se estaban desplazando).

▲ Fig. 6-21. Proteínas motoras y el citoesqueleto.

Propiedad	Microtúbulos (polímeros de tubulina)	Microfilamentos (filamentos de actina)	Filamentos intermedios
Estructura	Tubos huecos; las paredes están constituidas por 13 columnas de moléculas de tubulina	Dos hebras entrelazadas de actina, cada una formada por un polímero de subunidades de actina	Proteínas fibrosas superenrolladas formando cables más gruesos
Diametro	25 nm con una luz de 15 nm	7 nm	8-12 nm
Subunidades proteicas	Tubulina, constituida por α tubulina y β tubulina	Actina	Una de varias de las diferentes pro- teínas de la familia de las queratinas dependiendo del tipo de célula
Funciones principales	Mantenimiento de la forma de la célula ("vigas" resistentes a la compresión) Motilidad de la célula (como en cilios o flagelos) Movimientos de los cromosomas durante la división celular Movimientos de los orgánulos	Mantenimiento de la forma de la célula (elementos de soporte de tensiones) Cambios en la forma de la célula Contracción muscular Corriente citoplasmática Motilidad celular (como en los seudópodos) División celular (formación del surco de segmentación)	Mantenimiento de la forma de la célula (elementos de soporte de tensiones) Anclaje del núcleo y de otros orgánulos Formación de la lámina nuclear
	10 μm	10 µm	5 μm
Microfotografías de fibroblastos, un tipo de célula favorito para los estudios biológicos. Cada fibroblasto se ha tratado experimentalmente para marcar con fluorescencia la estructura de interés.			
	Columna de dímeros de tubulina	Subunidad de actina	Subunidades proteicas (queratinas) Subunidades fibrosas

célula. Evidencias indirectas sugieren que el citoesqueleto puede transmitir las fuerzas mecánicas ejercidas por moléculas extracelulares por medio de las proteínas de la superficie de la célula hacia su interior; e incluso dentro del núcleo. En un experimento, los investigadores utilizaron un aparato de micromanipulación para empujar ciertas proteínas de la membrana plasmática adheridas al citoesqueleto. Un videomicroscopio detecto el casi instantáneo reordenamiento de los nucléolos y otras estructuras del núcleo. De esta manera, la transmisión de las

señales mecánicas que se producen naturalmente en el citoesqueleto podría regular la función celular.

Componentes del citoesqueleto

Observemos ahora con mayor detalle los tres tipos principales de fibras que constituyen el citoesqueleto (véase cuadro 6-1). Los **microtúbulos** son los más gruesos de los tres tipos; los **microfilamentos** (también denominados filamentos de actina) son los más delgados y los **filamentos intermedios** son fibras cuyos diámetros se encuentran en el rango intermedio.

Microtubulos

Los microtúbulos se encuentran en el citoplasma de todas las células eucariotas. Son cilindros huecos que miden alrededor de 25 nm de diámetro, y entre 200 nm y 25 μm de longitud. La pared del tubo hueco está constituida por una proteína globular denominada tubulina. Cada molécula de tubulina es un dímero que consta de dos subunidades polipeptídicas diferentes, α -tubulina y β -tubulina. Un microtúbulo crece en longitud agregando dímeros de tubulina a sus extremos. Los microtúbulos pueden desensamblarse y sus moléculas de tubulina pueden utilizarse para formar microtúbulos en cualquier otro lugar de la célula.

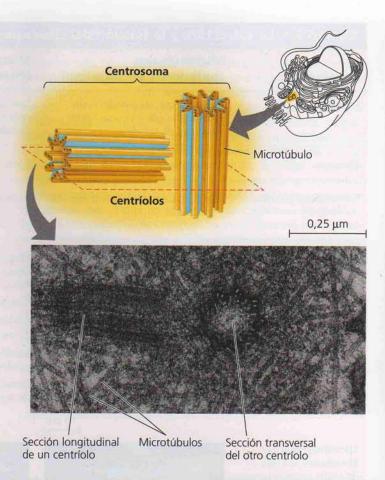
Los microtúbulos confieren forma y soporte a la célula, y también sirven como trayectos a lo largo de los cuales pueden desplazarse los orgánulos equipados con proteínas motoras (fig. 6-21). Por ejemplo, los microtúbulos guían a las vesículas secretoras desde el aparato de Golgi hacia la membrana plasmática. Los microtúbulos también son responsables de la separación de los cromosomas durante la división celular (véase cap. 12).

Centrosomas y centríolos. En muchas células los microtúbulos se desarrollan a partir de un centrosoma, una región que por lo general se localiza cerca del núcleo que se considera un "centro organizador de microtúbulos". Estos microtúbulos funcionan como vigas resistentes a la compresión del citoesqueleto. En el centrosoma de una célula animal hay un par de centríolos, cada uno compuesto por nueve juegos de tripletes de microtúbulos distribuidos en un anillo (fig. 6-22). Antes de que una célula se divida, el centríolo se replica. Aunque los centríolos pueden colaborar en la organización del ensamblaje de microtúbulos, no son esenciales para esta función en todos los eucariontes; los centrosomas de la mayoría de las plantas carecen de centríolos, pero tienen microtúbulos bien organizados.

Cilios y flagelos. En los eucariontes, una disposición especializada de microtúbulos explica el batido de los flagelos y los cilios, apéndices locomotores que protruyen de algunas células. Muchos organismos unicelulares eucariontes se propulsan a través del agua por medio de cilios o flagelos, y los espermatozoides de los animales, las algas y ciertas plantas tienen flagelos. Cuando los cilios o los flagelos se extienden desde las células que se mantienen en su lugar formando parte de una capa de tejido, pueden mover el líquido que se encuentra sobre la superficie del tejido. Por ejemplo, el revestimiento ciliado de la tráquea arrastra el moco que contiene residuos atrapados hacia fuera de los pulmones (fig. 6-4). En el tracto reproductivo de una mujer los cilios que revisten los oviductos (trompas de Falopio) contribuyen a desplazar el óvulo hacia el útero.

Los cilios generalmente se encuentran en gran número sobre la superficie celular. Tienen cerca de 0,25 μm de diámetro y alrededor de 2 a 20 μm de longitud. Los flagelos tienen el mismo diámetro pero son más largos que los cilios; miden entre 10 y 200 μm de longitud. Además, los flagelos a menudo se limitan a apenas uno, o unos pocos, por cada célula.

Los flagelos y los cilios se diferencian en el patrón de sus movimientos (fig. 6-23). Un flagelo tiene un movimiento ondulatorio que genera una fuerza en la misma dirección del eje del flagelo. En contraste, los cilios trabajan más como remos, con golpes alternantes de fuerza y recuperación que generan una fuerza perpendicular al eje del cilio.



A Fig. 6-22. Centrosoma con un par de centríolos. Una célula animal tiene un par de centríolos en su centrosoma, la región próxima al núcleo donde comienzan los microtúbulos de la célula. Los centríolos, cada uno con un diámetro de aproximadamente 250 nm (0,25 μm), se encuentran en ángulo recto uno con respecto al otro, y cada uno está constituido por nueve conjuntos de tres microtúbulos. Las porciones azules del dibujo representan proteínas diferentes de la tubulina que conectan los tripletes de microtúbulos (MET).

Pese a su diferencia en longitud, número por célula y patrón de sacudidas, los cilios y los flagelos comparten una ultraestructura común. Un cilio o flagelo tiene un núcleo de microtúbulos envainados en una extensión de la membrana plasmática (fig. 6-24). Nueve dobletes de microtúbulos, de los cuales los miembros de cada par comparten parte de sus paredes, se distribuyen en un anillo. En el centro del anillo hay dos microtúbulos únicos. Esta disposición, que se conoce como patrón "9 + 2", se encuentra en casi todos los flagelos y cilios eucariontes (los flagelos de los procariontes móviles, que se estudian en el capítulo 27, no poseen microtúbulos). Son "ruedas de carro" flexibles, constituidas por el entrecruzamiento de proteínas, espaciadas con regularidad a lo largo de la extensión del cilio o del flagelo, que se conectan entre sí con los dobletes externos (el borde de la rueda) y con los dos microtúbulos centrales (los radios de la rueda). Cada doblete externo tiene también pares de brazos laterales espaciados a lo largo de su extensión y que alcanzan al doblete vecino; estos brazos son las proteínas motoras. El ensamblaje de microtúbulos de un cilio o flagelo está anclado a la célula por un cuerpo basal, que estructuralmente es igual a un centríolo. De hecho, en muchos animales (incluido el ser humano), el cuerpo basal del flagelo del espermatozoide fertilizante se introduce en el óvulo y constituye un centríolo.

(a) Movimiento de los flagelos. Un flagelo habitualmente se desplaza por movimientos ondulantes, su movilidad semejante a una serpiente impulsa a la célula en la misma dirección que el eje del flagelo. La propulsión de un espermatozoide humano es un ejemplo de la locomoción de un flagelado (MO)



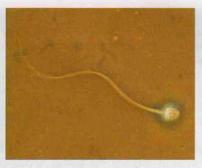


Fig. 6-23.

Comparación del batido de los flagelos y de los cilios.

(b) Movimiento de los cilios. Los cilios tienen una motilidad hacia adelante y hacia atrás que desplaza la célula en una dirección perpendicular al eje del cilio. Una densa capa de cilios, que baten a una frecuencia de aproximadamente 40 a 50 golpes por segundo, recubre a este Colpidium, un protozoo de agua dulce (MEB)





15 µm Doblete exterior 0,1 µm Membrana de microtúbulos plasmática Brazos de dineina Microtúbulo central Entrecruzamiento de proteínas en el interior de los dobletes exteriores Microtúbulos Radio (b) Una sección transversal a través del cilio muestra la Membrana distribución "9 + 2" de los microtúbulos (MET). Los plasmática dobletes de microtúbulos exteriores y los dos microtúbulos centrales se mantienen juntos por medio de proteínasentrecruzadas (violetas en el dibujo), que incluyen los Cuerpo basal rayos radiales. Los dobletes también tienen proteínas motoras adheridas, los brazos de dineína (en el dibujo, de color rojo). 0,5 µm (a) Una sección longitudinal de un cilio muestra los 0,1 µm microtúbulos que se extienden a lo largo de la estructura (MET). Triplete (c) Cuerpo basal: los nueve dobletes exteriores de un cilio o flagelo se extienden dentro del cuerpo basal, donde cada doblete se une a otro microtúbulo para formar un anillo de nueve tripletes. Cada triplete está conectado al próximo mediante proteínas distintas de la tubulina (de color azul). Los dos microtúbulos centrales terminan por encima del cuerpo basal (MET). Sección transversal del cuerpo basal

▲ Fig. 6-24. Ultraestructura de un flagelo o cilio eucarionte.

Cada proteína motora que se extiende desde un doblete de microtúbulos hacia el próximo es una proteína de gran tamaño denominada dineína, que está compuesta por varios polipéptidos. Estos brazos de dineína son los responsables de los movimientos de inclinación de los cilios y los flagelos. Un brazo de dineína realiza un complejo ciclo de movimientos ocasionados por cambios en la conformación de la proteína, modificaciones que requieren energía proporcionada por el ATP (fig. 6-25).

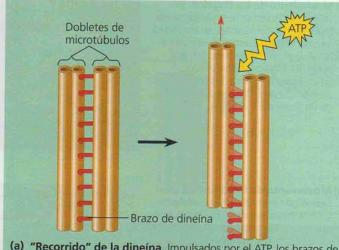
La mecánica de este "recorrido" de la dineína recuerda a un gato que sube por un árbol fijando sus garras, moviendo sus patas, liberando sus garras anteriores y aferrándose otra vez más arriba al tronco del árbol. De forma similar, los brazos de dineína de un doblete se adhieren al doblete adyacente y empujan de manera que los dobletes se deslizan superponiéndose en direcciones opuestas. Entonces, los brazos se desprenden del otro doblete y se afirman adhiriéndose un poco más allá, a lo largo de su longitud. Si no existieran restricciones al movimiento de los dobletes de microtúbulos, un doblete continuaría "trasladándose" y se deslizaría por encima de la superficie del otro, elongando el cilio o flagelo en vez de inclinarlo (fig. 6-25a). Para el movimiento lateral de un cilio o flagelo el "recorrido" de la dineina debe tener algo para empujar, como los músculos de la pierna empujan a los huesos para mover la rodilla. En los cílios y los flagelos, los dobletes de microtúbulos parecen mantenerse en su sitio por el entrecruzamiento de proteínas inmediatamente dentro de los dobletes externos, y por los rayos radiales y otros elementos estructurales. Por esa razón, los dobletes vecinos no pueden deslizarse y sobrepasarse uno al otro demasiado lejos. Por el contrario, las fuerzas ejercidas por los brazos de dineína hacen que los dobletes de curven, inclinando al cilio o flagelo (fig. 6-25b y c).

Microfilamentos (filamentos de actina)

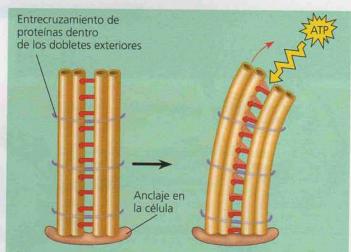
Los microfilamentos son cilindros sólidos de cerca de 7 nm de diámetro. También se denominan filamentos de actina porque están constituidos de moléculas de actina, una proteína globular. Un microfilamento es una doble cadena enroscada de subunidades de actina (véase cuadro 6-1). Además de presentarse como filamentos lineales, los microfilamentos pueden formar redes estructurales debido a la presencia de proteínas que se unen en la parte lateral de un filamento de actina y permiten que un nuevo filamento se extienda como una rama. Los microfilamentos parecen estar presentes en todas las células eucariontes.

A diferencia de la función de resistencia a la compresión de los microtúbulos, el papel estructural de los microfilamentos en el citoesqueleto es soportar tensiones (fuerzas de tracción). La capacidad de los microfilamentos de formar una red tridimensional inmediatamente por dentro de la membrana plasmática contribuye a mantener la forma de la célula. Esta red le confiere a la corteza de la célula (la capa citoplasmática más externa) la consistencia semisólida de un gel, en contraste con el estado más líquido (solución o citosol) del interior del citoplasma. En las células animales especializadas en el transporte de materiales a través de la membrana plasmática, como las células intestinales, los haces de microfilamentos constituyen el núcleo de las microvellosidades, las delgadas proyecciones previamente mencionadas que aumentan el área superficial de la célula (fig. 6-26).

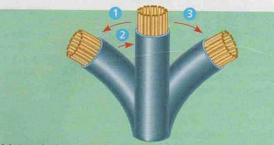
Los microfilamentos son muy conocidos por su papel en la motilidad celular; en particular como parte del aparato contrác-



(a) "Recorrido" de la dineína. Impulsados por el ATP, los brazos de dineína de un doblete de microtúbulos se aferran al doblete adyacente, lo empujan hacia arriba, lo sueltan y luego se aferran nuevamente. Si los dos dobletes de microtúbulos no estuvieran adheridos, se deslizarían uno en relación con el otro

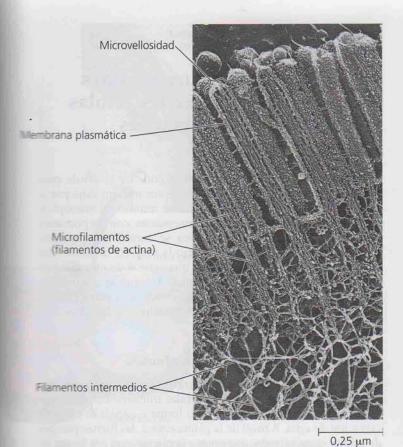


(b) Efecto de las proteínas entrecruzadas. En un cilio o flagelo, dos dobletes adyacentes no pueden deslizarse demasiado lejos porque el entrecruzamiento de proteínas se lo impide físicamente, por esa razón se inclinan (solo se muestran aquí dos de los nueve dobletes exteriores de la figura 6-24b).



(c) Movimiento en forma de ola. La activación localizada y sincronizada de muchos brazos de dineína, probablemente, ocasiona una inclinación que comienza en la base del cilio o el flagelo y se desplaza hacia arriba hasta el extremo. Muchas inclinaciones sucesivas, como las que aquí se muestran, hacia la izquierda y hacia la derecha, producen un movimiento ondulado en forma de ola. En este diagrama no se muestran los dos microtúbulos centrales y las proteínas entrecruzadas.

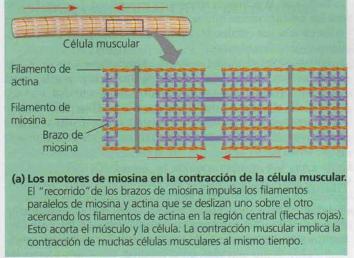
▲ Fig. 6-25. El "recorrido" de la dineína hace que se muevan los flagelos y los cilios.



▲ Fig. 6-26. El papel estructural de los microfilamentos. El área superficial de esta célula intestinal que absorbe nutrientes está aumentada mediante sus numerosas microvellosidades, extensiones celulares reforzadas por fascículos de microfilamentos. Estos filamentos de actina están anclados a un armazón de filamentos intermedios (MET).

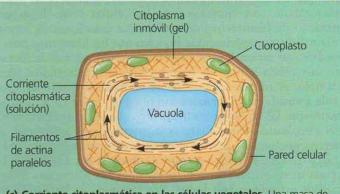
til de las células musculares. Miles de filamentos de actina se distribuyen paralelamente a lo largo de la célula muscular, intercalados con filamentos más gruesos constituidos por una proteína denominada miosina (fig. 6-27a). La miosina actúa como una proteína motora mediante proyecciones (brazos) que "se trasladan" a lo largo de los filamentos de actina. La contracción de la célula muscular resulta del deslizamiento de los filamentos de actina y miosina que se superponen uno sobre el otro, acortando la célula. En otros tipos de células, los filamentos de actina se asocian con la miosina en versiones en miniatura y menos elaboradas que la disposición en las células musculares. Estos agregados de actina-miosina explican las contracciones localizadas de las células. Por ejemplo, un cinturón contráctil de microfilamentos forma el surco de segmentación que divide a una célula animal en dos células hijas.

La contracción localizada llevada a cabo por la actina y la miosina también desempeña un papel importante en el movimiento ameboide (fig. 6-27b) por el cual una célula, como por ejemplo una ameba, se arrastra a lo largo de una superficie extendiéndose y fluyendo mediante extensiones celulares que se denominan seudópodos (del griego pseudes, falso, y pod, pie). Los seudópodos se extienden y contraen por medio del ensamblaje reversible de las subunidades de actina en microfilamentos y de los microfilamentos que forman redes, que con-





(b) Movimiento ameboide. La interacción de los filamentos de actina con la miosina cerca del extremo que la célula remolca (a la derecha) comprime con fuerza el líquido del interior hacia adelante (a la izquierda), adentro del seudópodo.



(c) Corriente citoplasmática en las células vegetales. Una masa de citoplasma circula alrededor de la célula, moviéndose sobre una alfombra de filamentos paralelos de actina. Los motores de miosina adheridos a los orgánulos en el citosol líquido pueden impulsar la corriente interactuando con la actina

▲ Fig. 6-27. Microfilamentos y motilidad. En los tres ejemplos que se muestran en esta figura, se han omitido los núcleos celulares y la mayor parte de los demás orgánulos para mayor claridad.

vierten al citosol en gel. De acuerdo con un modelo ampliamente aceptado, los filamentos cerca del extremo de la célula interactúan con la miosina, lo que causa la contracción. Al igual que la compresión de un pomo de pasta dentífrica, esta contracción fuerza el líquido del interior dentro del seudópodo, donde la red de actina se ha debilitado. El seudópodo se extiende hasta que la actina se reorganiza en una red. Las amebas no son las únicas células que se desplazan arrastrándose; también lo hacen muchas células del cuerpo de los animales, entre ellos, algunos glóbulos blancos.

En las células vegetales, tanto las interacciones actina-miosina como las transformaciones citosol-gel producidas por la actina pueden estar implicadas en la corriente citoplasmática, un flujo circular del citoplasma dentro de las células (fig. 6-27c). Este movimiento, que es particularmente común en células vegetales de gran tamaño, acelera la distribución de los materiales dentro de la célula.

Filamentos intermedios

Los filamentos intermedios se denominan así por su diámetro, de 8 a 12 nm, que es mayor que el diámetro de los microfilamentos pero menor que el de los microtúbulos (véase cuadro 6-1, p. 113). Especializados para soportar tensiones (como los microfilamentos), los filamentos intermedios son otra clase de elementos del citoesqueleto. Cada tipo está construido a partir de una subunidad molecular diferente, que pertenece a una familia de proteínas cuyos miembros incluyen las queratinas. Los microtúbulos y los microfilamentos, por el contrario, tienen un diámetro y una composición uniforme en todas las células eucariontes.

Los filamentos intermedios son componentes celulares más permanentes que los microfilamentos y los microtúbulos que, con frecuencia, se desensamblan y reorganizan en varios sitios de la célula. Incluso después de que las células mueran, persisten a menudo las redes de filamentos intermedios; por ejemplo, la capa exterior de nuestra piel está constituida por células cutáneas muertas llenas de proteínas de queratina. Los tratamientos químicos que eliminan los microfilamentos y los microtúbulos del citoplasma de las células vivas dejan un armazón de filamentos intermedios que mantienen su forma original. Estos experimentos sugieren que los filamentos intermedios son especialmente importantes para reforzar la forma de una célula y fijar en su posición ciertos orgánulos. Por ejemplo, el núcleo habitualmente se localiza dentro de una jaula formada por filamentos intermedios, fijada en su localización por las ramas de los filamentos que se extienden dentro del citoplasma. Otros filamentos intermedios constituyen la lámina nuclear que reviste el interior de la envoltura nuclear (fig. 6-10). En los casos en que la forma de la totalidad de la célula tiene correlación con su función, los filamentos intermedios mantienen esta forma. Por ejemplo, las largas extensiones (axones) de las células nerviosas que transmiten los impulsos son reforzadas por un tipo de filamento intermedio. Por esa razón, los diferentes tipos de filamentos intermedios pueden funcionar como el armazón del citoesqueleto en su totalidad.

Evaluación de conceptos 6-6

- 1. Describa cómo las propiedades de los microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios les permiten determinar la forma de la célula.
- 2. ¿Cómo se curvan los cilios y flagelos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 6-7

Los componentes extracelulares y las conexiones entre las células contribuyen a coordinar las actividades celulares

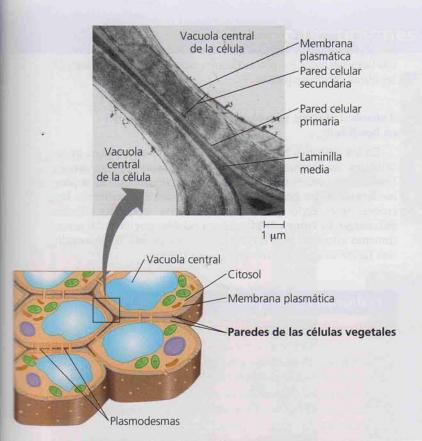
Después de haber atravesado el interior de la célula para explorar diferentes orgánulos completamos nuestro viaje por la célula volviendo a la superficie de este mundo microscópico, donde existen estructuras complementarias con importantes funciones. La membrana plasmática se considera a menudo como el límite de la célula viva, pero la mayoría de las células sintetizan y secretan materiales de una clase o de otra que son exteriores a la membrana plasmática. Aunque se encuentran fuera de la célula, el estudio de estas estructuras extracelulares es esencial para la biología porque participan en muchas funciones celulares.

Las paredes celulares de las plantas

La pared celular es una estructura extracelular de las células vegetales que las diferencia de las células animales. La pared protege a la célula vegetal, mantiene su forma e impide la excesiva captación de agua. A nivel de la planta entera, las fuertes paredes de células especializadas sostienen a la planta contra la fuerza de la gravedad. Los procariontes, los hongos y algunos protistas tienen también paredes celulares, pero pospondremos el tratamiento de este tema hasta la unidad cinco.

Las paredes celulares de las plantas son mucho más gruesas que la membrana plasmática, con un rango que se extiende desde 0,1 µm hasta varios micrómetros. La composición química exacta de la pared varía de una especie a la otra, e incluso de un tipo de célula a otro dentro de la misma planta, pero el diseño básico de la planta es uniforme. Las microfibrillas constituidas por el polisacárido celulosa (fig. 5-8) están embebidas en una matriz de otros polisacáridos y proteínas. Esta combinación de materiales, fibras resistentes en una "sustancia basal" (matriz), es el mismo diseño básico arquitectónico que se encuentra en el hormigón reforzado por acero (hormigón armado) y en la fibra de vidrio.

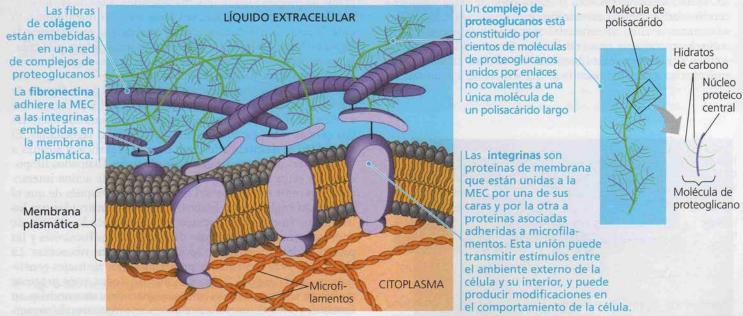
Una célula vegetal joven secreta en primer lugar una pared delgada y flexible denominada pared celular primaria (fig. 6-28). Entre las paredes primarias de células adyacentes se encuentra la lámina media, una delgada capa rica en polisacáridos adherentes llamados pectinas. La lámina media pega entre sí a las células adyacentes (la pectina se utiliza como espesante en mermeladas y gelatinas). Cuando la célula madura y detiene su crecimiento, fortalece su pared. Algunas células vegetales realizan esto simplemente secretando sustancias endurecedoras dentro de la pared primaria. Otras células añaden una pared celular secundaria entre la membrana plásmatica y la pared primaria. La pared secundaria, frecuentemente depositada en varias capas laminadas, tiene una matriz fuerte y duradera que proporciona la protección y el sostén de la célula. La madera, por ejemplo, se compone sobre todo de paredes secundarias. Las paredes celulares de las plantas están generalmente perforadas por canales entre las células adyacentes que se denominan plasmodesmas (fig. 6-28), que se explicarán en breve.



▲ Fig. 6-28. Paredes de las células vegetales. El dibujo de orientación muestra varias células, cada una de ellas con una vacuola de gran tamaño, un núcleo y varios cloroplastos y mitocondrias. La microfotografía electrónica por transmisión (MET) muestra las paredes celulares en el sitio de unión de dos células. La separación mediante múltiples capas entre las células vegetales está formada por las paredes adyacentes secretadas individualmente por cada célula.

La matriz extracelular (MEC) de las células animales

Aunque las células animales carecen de paredes semejantes a las de las células vegetales, tienen una elaborada matriz extracelular (MEC) (fig. 6-29). Los principales ingredientes de la MEC son glucoproteínas secretadas por las células (las glucoproteínas son proteínas unidos por enlaces covalentes a hidratos de carbono, generalmente de cadenas cortas). La más abundante de las glucoproteínas en la MEC de mayoría de las células animales es el colágeno, que forma fibras fuertes fuera de las células. De hecho, el colágeno constituye cerca de la mitad del total de proteínas del cuerpo humano. Las fibras de colágeno están embebidas en una trama reticulada de proteoglucanos, que son otro tipo de glucoproteínas. Una molécula de proteoglucano se compone de un pequeño núcleo central de proteína con muchas cadenas de hidratos de carbono unidas por enlaces covalentes, de manera que puede tener hasta un 95% de hidratos de carbono. Grandes complejos de proteoglucanos pueden formarse cuando cientos de proteoglucanos se unen por enlaces no covalentes a una única y larga molécula de polisacárido, como se muestra en la figura 6-29. Algunas células están adheridas a la MEC por otras glucoproteínas de la MEC, entre ellas, la fibronectina. La fibronectina y otras proteínas de la MEC se unen a proteínas receptoras de la superficie de la célula, llamadas integrinas, que están incorporadas a la membrana celular. Las integrinas atraviesan la membrana y por su cara citoplasmática se unen a proteínas asociadas adheridas a los microfilamentos del citoesqueleto. El nombre integrina se basa en la palabra integrar: las integrinas se encuentran en una posición donde pueden transmitir los cambios entre la MEC y el citoesqueleto y, por esa razón, integran las modificaciones que se producen dentro y fuera de la célula.



▲ Fig. 6-29. Matriz extracelular (MEC) de una célula animal. La estructura y la composición molecular de la MEC varía de un tipo de célula a otro. En este ejemplo están presentes tres tipos diferentes de glucoproteínas: proteoglucanos, colágeno y fibronectina.

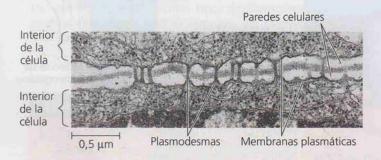
Las investigaciones actuales sobre la fibronectina, otras moléculas de la MEC y las integrinas han revelado el papel importante de la matriz extracelular en la vida de las células. Al comunicarse con una célula mediante las integrinas, la MEC puede regular el comportamiento de una célula. Por ejemplo, ciertas células en un embrión en desarrollo migran a lo largo de vías específicas, ajustando la orientación de sus microfilamentos a la "textura" de las fibras de la matriz extracelular. Los investigadores también están descubriendo que la matriz extracelular alrededor de una célula puede influir en la actividad de los genes en el núcleo. La información acerca de la MEC llega hasta el núcleo por una combinación de vías de señalización mecánicas y químicas. Las señales mecánicas implican a la fibronectina, las integrinas y los microfilamentos del citoesqueleto. Los cambios en el citoesqueleto pueden, a su vez, desencadenar señales químicas dentro de la célula, que producen cambios en el conjunto de proteínas que fabrica la célula y, en consecuencia, cambios en la función de la célula. De esta manera, la matriz extracelular de un tejido particular puede contribuir a coordinar el comportamiento de todas las células de este tejido. Las conexiones directas entre las células también participan en esta coordinación, como explicaremos a continuación.

Uniones intercelulares

Las células de un animal o una planta están organizadas en tejidos, órganos y sistemas orgánicos. Las células vecinas con frecuencia se adhieren, interactúan y se comunican a través de regiones especiales de contacto físico directo.

Plantas: plasmodesmas

Parecería que las paredes no vivientes de las células de las plantas aíslan a las células unas de otras. Pero, en realidad, como se muestra en la **figura 6-30**, las paredes de las células vegetales están perforadas por canales denominados **plasmodesmas** (del griego *desmos*, unir). El citosol pasa a través de los plasmodesmas y comunica los ambientes químicos de células adyacentes. Estas conexiones unifican la mayor parte de la planta en una continuidad viviente. Las membranas plasmáticas de las células adyacentes revisten el canal de cada plasmodesma y, de esa manera, se continúa una con la otra. El agua y los pequeños solutos pueden atravesar libremente de célula a célula y experimentos recientes han mostrado que en ciertas circunstancias



▲ Fig. 6-30. Plasmodesmas entre células vegetales. El citoplasma de una célula vegetal se continúa con el citoplasma de su vecina a través de los plasmodesmas, canales que atraviesan las paredes de la célula (MET).

proteínas específicas y moléculas de RNA también pueden hacerlo. Las macromoléculas que son transportadas a las células vecinas llegarían hasta los plasmodesmas desplazándose a lo largo de las fibras del citoesqueleto.

Animales: uniones estrechas, desmosomas y uniones en hendidura

En los animales hay tres tipos principales de uniones intercelulares: las uniones estrechas, los desmosomas y las uniones en hendidura o comunicantes (que son las más parecidas a los plasmodesmas de las plantas). Los tres tipos son especialmente frecuentes en el tejido epitelial, que reviste las superficies internas del cuerpo. La **figura 6-31** presenta células epiteliales del revestimiento intestinal para ilustrar estas uniones: por favor, estudie esta figura antes de continuar.

Evaluación de conceptos



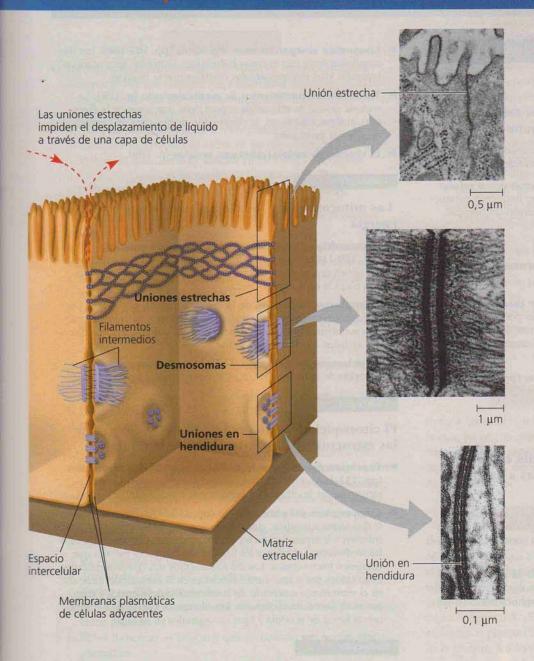
- 1. ¿De qué manera las células de las plantas y los animales multicelulares se diferencian a nivel estructural, de las plantas o los animales unicelulares?
- 2. ¿Qué características de la pared de una célula vegetal y de la matriz extracelular de una célula animal les permiten a las células satisfacer su necesidad de intercambiar materia e información con su ambiente externo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

La célula: una unidad viva mayor que la suma de sus partes

Desde la perspectiva general de la organización compartimental general de la célula hasta la inspección más detallada de la estructura de cada orgánulo, este viaje a través de la célula nos ha proporcionado muchas oportunidades de correlacionar la estructura con la función (ésta sería un buen momento para repasar la estructura celular analizando nuevamente la figura 6-9, pp. 100 y 101). Pero aunque diseccionemos la célula, es importante recordar que ninguno de sus orgánulos funciona en forma aislada. Como ejemplo de la integración celular, consideremos la escena microscópica de la figura 6-32. La célula grande es un macrófago (fig. 6-14a). Contribuye a defender el cuerpo de las infecciones, incorporando bacterias (las células más pequeñas) dentro de vesículas fagocitarias. El macrófago se desplaza a lo largo de una superficie y alcanza a las bacterias mediante delgados seudópodos (llamados filópodos). En estos movimientos, los filamentos de actina interactúan con otros elementos del citoesqueleto. Después de que el macrófago engloba a las bacterias, éstas son destruidas por los lisosomas, que son producidos por el sofisticado sistema de endomembranas. Las enzimas digestivas de los lisosomas y las proteínas del citoesqueleto se sintetizan en los ribosomas. La síntesis de estas proteínas es programada por mensajes genéticos enviados desde el DNA en el núcleo. Todos estos procesos requieren energía, la cual proporcionan las mitocondrias en forma de ATP. Las funciones celulares se originan en la organización celular: la célula es una unidad viva mayor que la suma de sus partes.

Exploración de las uniones intercelulares en tejidos animales



UNIONES ESTRECHAS

En las uniones estrechas las membranas de las células adyacentes están estrechamente presionadas una contra la otra, mantenidas juntas mediante proteínas específicas (violeta). Al formar un cierre continuo alrededor de la célula, las uniones estrechas impiden la salida del líquido extracelular a través de una capa de células epiteliales.

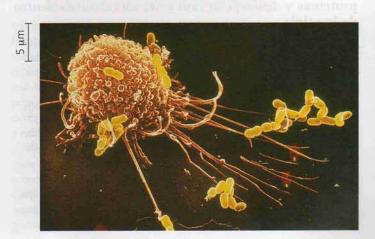
DESMOSOMAS

Los desmosomas (también llamados uniones de anclaje) funcionan como remaches, que aseguran a las células juntas dentro de fuertes vainas. Los filamentos intermedios constituidos por robustas proteínas de queratina anclan los desmosomas en el citoplasma.

UNIONES EN HENDIDURA

Las uniones en hendidura (también denominadas uniones comunicantes) forman canales citoplasmáticos entre células adyacentes. Las uniones en hendidura están constituidas por proteínas de membrana especiales que rodean un poro, a través del cual pueden pasar iones, hidratos de carbono, aminoácidos y otras moléculas pequeñas. Las uniones en hendidura son necesarias para la comunicación entre las células en diferentes tipos de tejidos, entre ellos, el músculo cardíaco y el embrión animal.

▶ Fig. 6-32. La emergencia de funciones celulares a partir de la cooperación de varios orgánulos. La capacidad de este macrófago (marrón) de reconocer, captar y destruir bacterias (amarillo) es una actividad coordinada de la totalidad de la célula. Su citoesqueleto, sus lisosomas y su membrana plasmática son los componentes que realizan la función de la fagocitosis (MEB coloreada).



Revisión del capítulo 5

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 6-1

Para estudiar las células, los biólogos utilizan microscopios y herramientas de bioquímica

- ▶ Microscopia (pp. 95-97). Los avances en microscopia han catalizado el progreso del estudio de la estructura celular.
- Aislamiento de orgánulos mediante fraccionamiento celular (p. 97). Los biólogos celulares pueden obtener fracciones enriquecidas en orgánulos específicos centrifugando células disgregadas.

Concepto 6-2

Las células eucariontes tienen membranas internas que compartimentan sus funciones

- Comparación de las células procariontes y eucariontes (pp. 98-99). Todas las células están delimitadas por una membrana plasmática. A diferencia de las células eucariontes, las células procariontes carecen de núcleos y otros orgánulos encerrados dentro de membranas.
- Estructura general de una célula eucarionte (pp. 99-101) Las células vegetales y animales tienen en su mayor parte los mismos orgánulos.

Concepto 6-3

Las instrucciones genéticas de la célula eucarionte se albergan en el núcleo y son llevadas a cabo por los ribosomas

- ► El núcleo: la genoteca de la célula (p. 102). En el núcleo se encuentran el DNA y los núcleolos, donde se producen las subunidades de los ribosomas. Los materiales pasan a través de poros en la envoltura nuclear.
- Los ribosomas: las fábricas de proteínas de la célula (pp. 102-104). Los ribosomas libres en el citosol y los ribosomas unidos sobre en la cara externa del RE y la envoltura nuclear sintetizan las proteínas.

Concepto 6-4

El sistema de endomembranas regula el tráfico de proteínas y desempeña funciones metabólicas dentro de la célula

- Las membranas del sistema de endomembranas están conectadas por su continuidad física o por medio de vesículas de transporte (p. 104).
- ▶ El retículo endoplasmático: la fábrica biosintética (pp. 104-105). El RE liso sintetiza lípidos, metaboliza hidratos de carbono, almacena calcio y desintoxica de venenos. El RE rugoso tiene ribosomas unidos y produce proteínas y membranas, que se distribuyen mediante vesículas de transporte desde el RE.
- ► El aparato de Golgi: centro de recepción y embarque (pp. 105-106). Las proteínas son transportadas desde el RE al aparato de Golgi, donde son modificadas, seleccionadas y liberadas mediante vesículas de transporte.

- Lisosomas: compartimentos digestivos (pp. 107-108). Los lisosomas son sacos con enzimas hidrolíticas. Degradan las sustancias ingeridas y las macromoléculas celulares que se reciclan.
- Vacuolas: compartimentos de mantenimiento (p. 108). La vacuola central de una célula vegetal tiene funciones en la digestión, el almacenamiento, la eliminación de desechos, el crecimiento celular y la protección.
- El sistema de endomembranas: revisión (p. 108).



Las mitocondrias y los cloroplastos transforman la energía

- Mitocondrias: transformación de la energía química (pp. 109-110). Las mitocondrias, los sitios de la respiración celular, tienen una membrana externa y una membrana interna que está plegada en forma de crestas.
- Cloroplastos: captación de la energía lumínica (p. 110). Los cloroplastos contienen pigmentos que participan en la fotosíntesis. Dos membranas rodean al estroma líquido, que contiene los tilacoides apilados que forman los grana.
- Peroxisomas: oxidación (p. 110). Los peroxisomas producen peróxido de hidrógeno (H₂O₂) y lo convierten en agua.



El citoesqueleto es una red de fibras que organiza las estructuras y las actividades de la célula

- Funciones del citoesqueleto: sostén, motilidad y regulación (pp. 112-113). El citoesqueleto tiene como función el sostén estructural de la célula, la motilidad y la transmisión de señales.
- Componentes del citoesqueleto (pp. 113-118). Los microtúbulos le dan forma a la célula, guían el movimiento de los orgánulos y contribuyen a la separación de las copias de los cromosomas en las células en división. Los cilios y los flagelos son apéndices móviles que contienen microtúbulos. Los microfilamentos son cilindros delgados constituidos por actina; tienen funciones en la contracción muscular, en el movimiento ameboide, en la corriente citoplasmática y como sostén de las microvellosidades. Los filamentos intermedios mantienen la forma de la célula y fijan los orgánulos en su lugar.

Concepto 6-7

Los componentes extracelulares y las conexiones entre las células contribuyen a coordinar las actividades celulares

- Las paredes celulares de las plantas (p. 118). Las paredes de las células vegetales están constituidas por fibras de celulosa embebidas en otros polisacáridos y proteínas.
- La matriz extracelular (MEC) de las células animales (pp. 119-120). Las células animales secretan glucoproteínas que forman la MEC, cuyas funciones son el sostén, la adhesión, el movimiento y la regulación.
- Uniones intercelulares (p. 120). Las plantas tienen plasmodesmas que atraviesan las paredes de células adyacentes. Las células animales tienen uniones estrechas, desmosomas y uniones en hendidura.
- La célula: una unidad viva mayor que la suma de sus partes (p. 120).

Autoevaluación

- 1. Los síntomas de un trastorno hereditario en los seres humanos incluyen problemas respiratorios y esterilidad masculina. ¿Cuál de las siguientes es una hipótesis razonable sobre la base molecular de este trastorno? (explique la respuesta).
 - a. Una enzima defectuosa en la mitocondria.
 - b. Moléculas defectuosas de actina en los microfilamentos celulares.
 - c. Moléculas defectuosas de dineína en los cilios y los flagelos.
 - d. Enzimas hidrolíticas anormales en los lisosomas.
 - e. Ensamblaje defectuoso de los ribosomas en el nucléolo.
- 2. Elija el enunciado que caracteriza correctamente a los ribosomas unidos:
 - a. Los ribosomas unidos están delimitados por su propia membrana
 - b. Los ribosomas libres y unidos son estructuralmente diferentes
 - c. Los ribosomas unidos generalmente sintetizan proteínas de membrana y proteinas secretoras.
 - d. La localización más frecuente de los ribosomas unidos es la superficie citoplasmática de la membrana plasmática.
 - e. Todas las anteriores.
- 3. ¿Cuál de los siguientes componentes no se considera parte del sistema de endomembranas?
 - a. La envoltura nuclear.
- d. La membrana plasmática.
- b. El cloroplasto.
- e. El RE.
- c. El aparato de Golgi.
- 4. Las células del páncreas incorporan aminoácidos marcados con radioactividad en las proteínas. Este "marcado" de proteínas recientemente sintetizadas permite al investigador seguir la localización de estas proteínas en la célula. En este caso estamos siguiendo a una enzima que eventualmente es secretada por las células pancreáticas. ¿Cuál de las siguientes es la vía más probable de los movimientos de esta proteína en la célula?
 - a. RE → aparato de Golgi → núcleo.
 - b. Aparato de Golgi → RE → lisosoma.
 - c. Núcleo → RE → aparato de Golgi.
 - d. RE → aparato de Golgi → vesículas que se fusionan con la membrana plasmática.
 - e. RE → lisosomas → vesículas que se fusionan con la membrana plasmática.
- 5. ¿Cuál de las siguientes estructuras es común a las células animales y vegetales?
 - a. Cloroplasto.
- d. Mitocondria.
- b. Pared constituida por celulosa.
- e. Centríolo.
- c. Tonoplasto.
- 6. ¿Cuál de los siguientes componentes está presente en una célula procarionte?
 - a. Mitocondria.
- d. Cloroplasto.

b. Ribosoma.

- e RE
- c. Envoltura nuclear.
- 7. ¿Qué tipo de célula es la mejor para estudiar los lisosomas?
 - a. Una célula muscular.
- d. Una célula de la hoja de una planta.
- b. Una célula nerviosa. e. Una célula bacteriana.
- c. Un fagocito.

- 8. ¿Cuál de los siguientes enunciados constituye una diferencia correcta entre células procariontes y eucariontes atribuible a la ausencia de un citoesqueleto procarionte?
 - a. Los orgánulos se encuentran solo en las células eucariontes.
 - b. La corriente citoplasmática no se observa en los procariontes.
 - c. Solo las células eucariontes pueden moverse.
 - d. Las células procariontes tienen paredes.
 - e. Solo la célula eucarionte concentra su material genético en una región separada del resto de la célula.
- 9. ¿Cuál de los siguientes pares estructura-función es incorrecto?
 - a. Nucléolo; producción de ribosomas.
 - b. Lisosoma; digestión intracelular.
 - c. Ribosoma; síntesis de proteínas.
 - d. Aparato de Golgi; tránsito de proteínas.
 - e. Microtúbulos: contracción muscular.
- 10. El cianuro se une por lo menos con una de las moléculas que participan en la producción de ATP. Después de la exposición de una célula al cianuro podría esperarse que la mayor parte del cianuro se encuentre en:
 - a. Las mitocondrias.
- d. Los lisosomas.
- b. Los ribosomas.
- e. El retículo endoplasmático.
- c. Los peroxisomas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Aunque las similitudes entre las células revelan la unidad evolutiva de la vida, las células pueden diferenciarse de manera espectacular en su estructura. ¿Qué aspectos de la estructura celular revelan mejor su unidad evolutiva? ¿Cuáles son algunos ejemplos de modificaciones celulares especializadas?

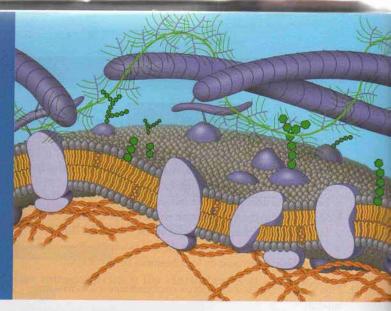
Problemas científicos

Imagínese la proteína X, destinada a la membrana plasmática de una célula. Suponga que el mRNA que transporta el mensaje genético para la proteína X ya ha sido traducido por los ribosomas en un cultivo de tejidos. Usted recoge las células, las rompe para abrirlas y luego fracciona su contenido mediante centrifugación diferencial, como se muestra en la figura 6-5. ¿En el precipitado de qué fracción esperaría encontrar la proteína X? Explique su respuesta describiendo el tránsito de la proteína X a través de la célula.

Ciencia, tecnología y sociedad

Los médicos de la Universidad de California extirparon el bazo de un hombre, tratamiento estándar para cierto tipo de leucemia. La enfermedad no recidivó. Los investigadores conservaron algunas de las células esplénicas vivas en un medio nutriente. Encontraron que algunas de las células producían una proteína sanguínea que se mostraba prometedora para el tratamiento del cáncer y del SIDA. Los investigadores obtuvieron la patente de esas células. El paciente inició un pleito y exigió compartir las ganancias de cualquier producto derivado de sus células. La Corte Suprema de California se expidió en contra del paciente y sostuvo que su demanda "amenaza destruir el incentivo económico para desarrollar investigaciones médicas importantes". La Corte Suprema de los Estados Unidos estuvo de acuerdo. ¿Piensa usted que a este paciente se le trató de forma adecuada? ¿Qué más le gustaría saber acerca de este caso que le ayudaría a formar su opinión?

Estructura y función de la membrana



▲ Fig. 7-1. La membrana plasmática.

Conceptos clave

- 7-1 Las membranas celulares son mosaicos fluidos de lípidos y proteínas
- 7-2 La estructura de la membrana determina su permeabilidad selectiva
- 7-3 El transporte pasivo es la difusión de una sustancia a través de la membraná sin gasto de energía
- 7-4 El transporte activo utiliza energía para mover los solutos en contra de sus gradientes
- **7-5** El transporte masivo a través de la membrana se produce por exocitosis y endocitosis

Panorama general

La vida en los límites

a membrana plasmática es el límite de la vida, la frontera que separa la célula viva del medio inerte. Se trata de una película de solamente 8 nm de espesor -se requerirían más de 8 000 membranas plasmáticas para igualar el espesor de esta página- que controla el tráfico de sustancias hacia dentro y hacia fuera de la célula a la que rodea. Como todas las membranas biológicas, la membrana plasmática presenta una permeabilidad selectiva; es decir, permite que ciertas sustancias la atraviesen con mayor facilidad que otras. Uno de los episodios más tempranos en la evolución de la vida pudo haber sido la formación de una membrana que encerró una solución diferente de la solución circundante, permitiendo aún la captación de nutrientes y la eliminación de productos de desecho. La capacidad de la célula de discriminar sus intercambios químicos con su entorno es fundamental para la vida, y la membrana plasmática y las móleculas que la componen son las que hacen posible esta selectividad.

En este capítulo se aprenderá cómo las membranas celulares controlan el tránsito de las sustancias. Cuando se otorgó el Premio Nobel de Química del año 2003 a Peter Agre (véase la entrevista en pp. 92-93) y Roderick MacKinnon, dos científicos que investigaron cómo se transportan el agua y ciertos iones específicos dentro y fuera de la célula, se destacó la importancia de la permeabilidad selectiva. Nos concentraremos en la membrana plasmática, la membrana más externa de la célula, representada en la **figura 7-1**. Sin embargo, los mismos principios generales del tránsito a través de la membrana también se aplican a las diferentes variedades de membranas internas que compartimentalizan la célula eucarionte. Para comprender de qué modo funcionan las membranas comenzaremos examinando su arquitectura

Concepto 7-1

Las membranas celulares son mosaicos fluidos de lípidos y proteínas

Los lípidos y las proteínas son los componentes esenciales de las membranas, aunque los hidratos de carbono también son importantes. Los lípidos más abundantes en ambas membranas son los fosfolípidos. La capacidad de los fosfolípidos para formar membranas es inherente a su estructura molecular. Un fosfolípido es una mólecula anfipática, lo que significa que tiene tanto una región hidrófila como una región hidrófoba (fig. 5-13). Otros tipos de lípidos de membrana también son anfipáticos. Más aún, la mayoría de las proteínas de las membranas tienen también regiones hidrófobas e hidrófilas.

¿Cómo se disponen los fosfolípidos y las proteínas en las membranas de las células? Ya se observó el modelo del orden de estas moléculas generalmente aceptado en el capítulo 6 (fig. 6-8). En este modelo de mosaico fluido, la membrana es una estructura fluida con un "mosaico" de varias proteínas embebidas en o adheridas a una doble capa (bicapa) de fosfolípidos. Comentaremos este modelo de forma detallada, comenzando por la historia de cómo se desarrolló.

Modelos de membrana: problemas científicos

Los científicos comenzaron a construir modelos moleculares de la membrana décadas antes de que las membranas fueran vistas por primera vez con el microscopio electrónico en la década de 1950. En 1915, las membranas aisladas de los glóbulos rojos se analizaron químicamente y se encontró que estaban compuestas de lípidos y proteínas. Diez años más tarde, dos científicos holandeses, E. Gorter y F. Grendel, afirmaron que las membranas celulares debían ser realmente bicapas de fosfolípidos. Una doble de capa de moléculas con esa distribución podría existir como una frontera estable entre dos compartimentos acuosos porque esa distribución molecular protege a las colas hidrófobas de los fosfolípidos del agua, mientras que al mismo tiempo expone las cabezas hidrófilas al agua (fig. 7-2).

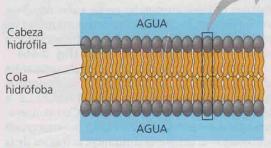
Con la conclusión de que una bicapa fosfolipídica era la principal estructura de una membrana, la próxima pregunta fue la de dónde se ubicaban las proteínas. Aunque las cabezas de los fosfolípidos son hidrófilas, la superficie de una membrana que está constituida por un bicapa fosfolipídica pura se adhiere con menos fuerza al agua que la superficie de una membrana biológica. Considerando estos datos, en 1935 Hugh Davson y James Danielli sugirieron que esta diferencia podría explicarse si la membrana estuviera recubierta en ambas caras por proteínas hidrófilas. Propusieron un modelo en forma de sandwich: una

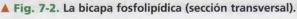
bicapa fosfolipídica entre dos capas de proteínas.

Cuando los investigadores utilizaron por primera vez el microscopio electrónico para estudiar las células en la década de 1950, las imágenes obtenidas parecieron confirmar el modelo de Davson y Danielli. En la década de 1960, el modelo del sandwich de Davson y Danielli fue ampliamente aceptado, no solamente como la estructura de la membrana plasmática, sino de todas las membranas internas de la célula. Sin embargo, al final de esa década, muchos biólogos celulares reconocieron dos problemas con este modelo. En primer lugar se cuestionó la generalización de que todas las membranas de la célula eran idénticas. Mientras que la membrana plasmática tiene un espesor de 7 a 8 nm y tiene una estructura en tres capas en el microscopio elec-

trónico, la membrana interna de una mitocondria tiene solamente 6 nm de espesor y tiene el aspecto de una hilera de cuentas de rosario. Las membranas mitocondriales también tienen un porcentaje sustancialmente mayor de proteínas que las membranas plasmáticas y existen diferencias en las clases específicas de fosfolípidos y otros lípidos. En resumen, las membranas con diferentes funciones tienen una estructura y composición química diferente.

En segundo lugar, un problema más grave con el modelo del sandwich fue la ubicación de las proteínas. A die-







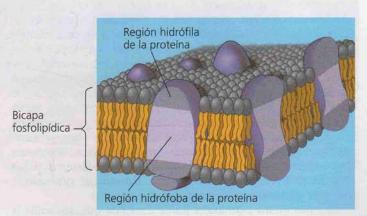
rencia de las proteínas disueltas en el citosol, las proteínas de membrana no son demasiado solubles en el agua. Las proteínas de membrana tienen regiones hidrófobas, como también regiones hidrófilas (es decir, son anfipáticas). Si estas proteínas estuvieran extendidas en la superficie de la membrana, sus partes hidrófobas se hallarían en un medio acuoso.

En 1972, S. J. Singer y G. Nicolson propusieron que las proteínas de membrana estaban dispersas e insertadas individualmente en la bicapa fosfolipídica, solamente con sus regiones hidrófilas expuestas al agua, sobresaliendo lo suficientemente lejos de la bicapa (fig. 7-3). Esta organización molecular maximizaría el contacto de las regiones hidrófilas de las proteínas y de los fosfolípidos con el agua, y le proporcionaría a sus partes hidrófobas un medio no acuoso. De acuerdo con este modelo, la membrana es un mosaico de moléculas proteícas que flota en una bicapa fluida de fosfolípidos.

Un método de preparación de células para la microscopia electrónica denominado criofractura reveló visualmente que las proteínas están embebidas en la bicapa fosfolipídica de la membrana. La criofractura divide la membrana a lo largo de la parte media de su bicapa fosfolipídica. Cuando las mitades de la membrana fracturada se observan con el microscopio electrónico, el interior de la bicapa aparece como si estuviera adoquinado, con partículas de proteínas interpuestas en una matriz lisa, como en el modelo de mosaico fluido (fig. 7-4). Otras evidencias también avalan esta disposición.

Los modelos son propuestos por los científicos como hipótesis, como maneras de organizar y explicar la información existente. Reemplazar un modelo de estructura de la membrana por otro no significa que el modelo inicial no sea válido. La aceptación o el rechazo de un modelo depende de cuánto se ajuste a las observaciones y expliquen los resultados experimentales. Un buen modelo también sustenta predicciones que le dan forma a la investigación futura. Los modelos inspiran experimentos, y pocos modelos sobreviven a estas pruebas sin modificaciones. Los nuevos hallazgos pueden determinar que un modelo se vuelva obsoleto; pero, aún así, puede ser que no sea totalmente dejado de lado, sino revisado para incorporar las nuevas observaciones. El modelo del mosaico fluido se está refinando de manera permanente y es posible que algún día sea sometido a una nueva revisión.

Veamos ahora con mayor detalle la estructura de la membrana, comenzando con la capacidad de los lípidos y las proteínas de desplazarse lateralmente dentro de la membrana.

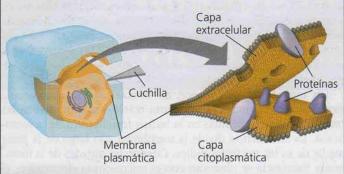


▲ Fig. 7-3. Modelo del mosaico fluido de las membranas.



APLICACIÓN Una membrana celular puede escindirse en sus dos capas, mostrando la ultraestructura del interior de la membrana.

Una célula se congela y se corta. El plano de corte o fractura generalmente sigue la parte interna hidrófoba de la membrana, y divide la bicapa fosfolipídica en dos capas separadas. Todas las proteínas de membrana guedan en una de las capas.



Estas MEB muestran las proteínas de membrana (las "protuberancias") en las dos capas, para ilustrar que las proteínas están embebidas en la bicapa fosfolipídica.





Capa extracelular

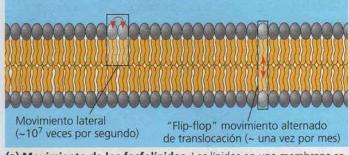
Capa citoplasmática

Fluidez de las membranas

Las membranas no son hojas estáticas de moléculas mantenidas rígidamente en su lugar. En principio una membrana se mantiene unida por las interacciones hidrófobas, que son mucho más débiles que los enlaces covalentes (fig. 5-20). Muchos de los lípidos y algunas de las proteínas pueden desplazarse lateralmente; es decir, en el plano de la membrana (fig. 7-5a). Sin embargo, es bastante infrecuente, que una molécula se desplace de manera transversal a través de la membrana, cambiando su ubicación desde una capa de fosfolípidos a la otra; para que esto suceda, la parte hidrófila de la molécula debe cruzar el núcleo central hidrófobo de la membrana, mediante un movimiento alternado de translocación ("flip-flop")

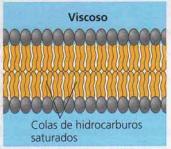
El movimiento lateral de los fosfolípidos dentro de la membrana es rápido. Los fosfolípidos adyacentes alteran sus posiciones cerca de 107 veces por segundo, lo que significa que un fosfolípido puede desplazarse alrededor de 2 µm —la longitud de una célula bacteriana típica- en 1 segundo. Si bien las proteínas son mucho más grandes que los lípidos y se mueven con mayor lentitud, algunas proteínas de membrana realizan efectivamente un desplazamiento a la deriva (fig. 7-6). Y algunas proteínas de membrana parecen moverse de una manera altamente dirigida, quizás impulsadas a lo largo de fibras del citoesqueleto por proteínas motoras conectadas a las regiones citoplasmáticas de las proteínas de membrana. Sin embargo, muchas otras proteínas de membrana parecen mantenerse virtualmente inmóviles mediante sus adherencias al citoesqueleto.

Una membrana permanece fluida a medida que desciende la temperatura, hasta que finalmente los fosfolípidos se agrupan en

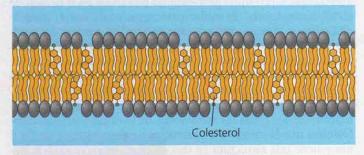


(a) Movimiento de los fosfolípidos. Los lípidos en una membrana se desplazan en forma lateral, pero el movimiento de translocación a través de la membrana es sumamente raro.





(b) Fluidez de la membrana. Las colas de hidrocarburos no saturados de los fosfolípidos tienen curvaturas que impiden que las moléculas se agrupen compactamente, lo que aumenta la fluidez de la membrana.



(c) El colesterol en la membrana de una célula animal. El colesterol reduce la fluidez de la membrana a temperaturas moderadas y también reduce el movimiento de los fosfolípidos, pero a bajas temperaturas impide la solidificación y destruye el agrupamiento regular de los fosfolípidos.

▲ Fig. 7-5. La fluidez de las membranas.

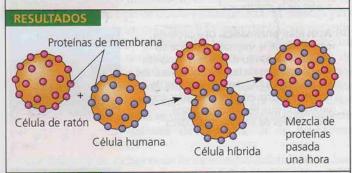
una disposición muy compacta y la membrana se solidifica, así como la grasa del tocino forma la manteca de cerdo cuando se enfría. La temperatura a la cual la membrana se solidifica depende de los tipos de lípidos que la componen. La membrana permanece fluida a una temperatura más baja si es rica en fosfolípidos con colas de hidrocarburos no saturados (figs. 5-12 y 5-13). A causa de los codos o curvaturas en las colas donde se localizan los dobles enlaces, los hidrocarburos no saturados no pueden agruparse de forma tan estrecha como los hidrocarburos saturados y esto vuelve a la membrana más fluida (fig. 7-5b).

El esteroide colesterol, que se localiza en forma de cuña entre las moléculas de fosfolípidos en las membranas plasmáticas de las células animales, tiene diferentes efectos en la fluidez de la membrana a diferentes temperaturas (fig. 7-5c). Con temperaturas relativamente cálidas -por ejemplo a 37 °C, la temperatura corporal del ser humano- el colesterol disminuye la fluidez de la membrana al restringir el movimiento de los fosfolípidos. Sin

Figura 7-6

investigación ¿Se mueven las proteínas de membrana?

EXPERIMENTO Los investigadores marcaron las proteínas de la membrana plasmática de una célula de ratón y de una célula humana con dos marcadores diferentes y fusionaron las células. Mediante un microscopio observaron los marcadores en la célula híbrida.



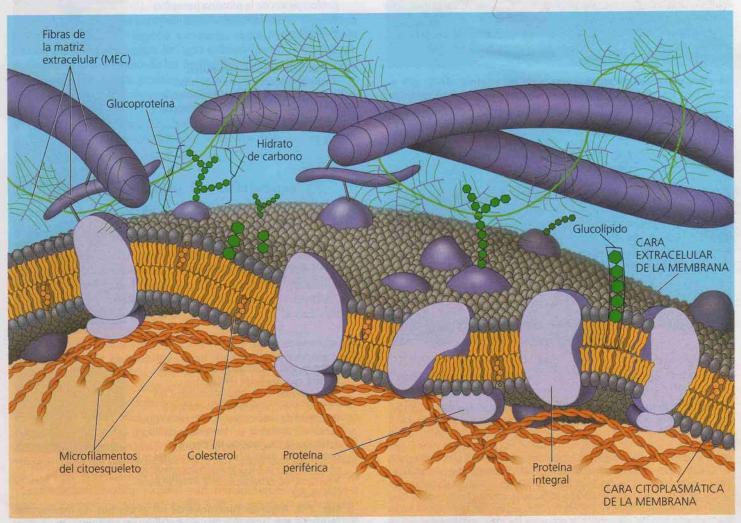
ratón y la humana indica que por lo menos algunas proteínas de membrana se desplazan lateralmente dentro del plano de la membrana plasmática.

embargo, como el colesterol también evita el agrupamiento compacto de los fosfolípidos, disminuye la temperatura requerida para que la membrana se solidifique. Por esa razón, el colesterol puede considerarse como un "amortiguador de temperatura" para la membrana que compensa las modificaciones de la fluidez de la membrana que pueden ser causadas por los cambios de la temperatura.

Las membranas deben ser fluidas para funcionar en forma apropiada; a menudo son tan fluidas como el aceite comestible. Cuando una membrana se solidifica, cambia su permeabilidad y las proteínas enzimáticas de la membrana pueden volverse inactivas; por ejemplo, si su actividad exige que se desplacen lateralmente dentro de la membrana. La composición lipídica de las membranas celulares puede modificarse como una adaptación a las temperaturas cambiantes. Por ejemplo, en muchas plantas que toleran fríos extremos, como el trigo de invierno, el porcentaje de fosfolípidos insaturados aumenta en el otoño, una adaptación que protege a las membranas de la solidificación durante el invierno.

Proteínas de membrana y sus funciones

Ahora explicaremos la cuestión del mosaico en el modelo del mosaico fluido. Una membrana es un collage de diferentes proteínas embebidas en la matriz fluida de la bicapa lipídica (fig. 7-7).



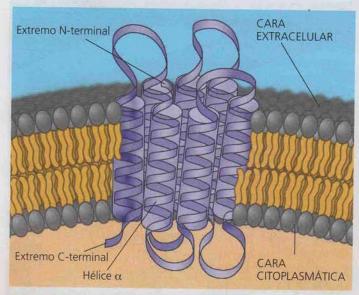
▲ Fig. 7-7. Estructura detallada de la membrana plasmática de una célula animal (corte transversal).

Por ejemplo, hasta ahora se han encontrado más de 50 clases de proteínas en la membrana plasmática de los glóbulos rojos. Los fosfolípidos forman la estructura principal de la membrana, pero las proteínas determinan la mayor parte de las funciones específicas de la misma. Diferentes tipos de células contienen diferentes grupos de proteínas de membrana, y cada una de las diferentes membranas dentro de una célula tiene un conjunto único de proteínas.

Obsérvese en la figura 7-7 que hay dos poblaciones principales de proteínas de membrana. Las **proteínas integrales** penetran en región hidrófoba central de la bicapa lipídica. Muchas son proteínas *transmembrana*, que atraviesan la membrana por completo. Las regiones hidrófobas de una proteína integral son una o más bandas de aminoácidos no polares (fig. 5-17), generalmente enrolladas en hélices α (**fig. 7-8**). Las partes hidrófilas de la molécula están expuestás a las soluciones acuosas en una de las caras de la membrana. Las **proteínas periféricas** no están embebidas en la bicapa lipídica; son apéndices unidos débilmente a la superficie de la membrana, a menudo a las partes expuestas de las proteínas integrales (fig. 7-7).

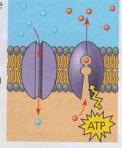
En la cara citoplasmática de la membrana plasmática algunas proteínas de membrana se mantienen en su lugar por sus adherencias al citoesqueleto. Y en la cara exterior, ciertas proteínas de membrana se adhieren a las fibras de la matriz extracelular (fig. 6-29; las integrinas son un tipo de proteínas integrales). Estas adherencias le confieren a la célula animal una armazón de mayor fortaleza que la que la membrana plasmática por sí sola podría proporcionarles.

La figura 7-9 presenta un panorama general de las seis funciones principales que realizan las proteínas de la membrana

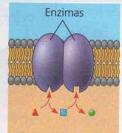


Alpha Fig. 7-8. Estructura de una proteína transmembrana. La proteína que aquí se muestra, la bacteriorrodopsina (una proteína de transporte bacteriana), tiene una orientación característica dentro de la membrana, con los extremos N-terminales fuera de la célula y los C-terminales dentro. Este modelo de cintas destaca la estructura secundaria en hélice α de las partes hidrófobas de la proteína, que se localizan principalmente en el centro hidrófobo de la membrana. La proteína presenta siete hélices transmembrana (dibujadas como cilindros para destacarlas). Los segmentos hidrófilos no helicoidales de la proteína están en contacto con las soluciones acuosas en las caras extracelular y citoplasmática de la membrana.

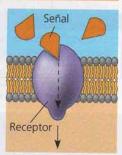
(a) Transporte (Izquierda). Una proteína que atraviesa la membrana puede formar un canal hidrófilo a través de la membrana que es selectivo para un determinado soluto. (Derecha). Otras proteínas de transporte desplazan una sustancia de un lado de la membrana al otro cambiando su forma. Algunas de estas proteínas hidrolizan ATP como fuente de energía para bombear sustancias activamente a través de la membrana.



(b) Actividad enzimática. Una proteína embebida en la membrana puede ser una enzima con su sitio activo expuesto a las sustancias de la solución adyacente. En algunos casos, muchas enzimas de una membrana están organizadas como un equipo que lleva a cabo pasos secuenciales de una vía metabólica.

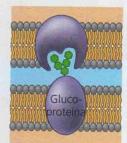


(c) Transducción de señales. Una proteína de membrana puede tener un sitio de unión con una forma específica que se adapta a un mensajero químico como, por ejemplo, una hormona. El mensajero externo (señal) puede ocasionar un cambio en la conformación de la proteína (receptor) que transmite el mensaje al interior de la célula.

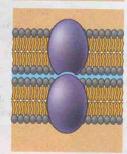


(d) Reconocimiento intercelular.

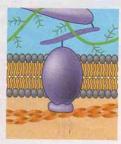
Algunas glucoproteínas funcionan como etiquetas de identificación que son reconocidas específicamente por otras células.



(e) Uniones intercelulares. Las proteínas de membrana de células adyacentes pueden engancharse mediante varios tipos de uniones, como por ejemplo las uniones en hendidura o las uniones estrechas (fig. 6-31).



(f) Adherencia al citoesqueleto y a la matriz extracelular (MEC). Los microfila-mentos u otros elementos del citoesque-leto pueden estar unidos a proteínas de membrana, una función que ayuda a man-tener la forma de la célula y estabiliza la localización de ciertas proteínas de mem-brana. Las proteínas que se adhieren a la MEC pueden coordinar los intercambios extracelulares e intracelulares (fig. 6-29)



▲ Fig. 7-9. Algunas funciones de las proteínas de membrana. En muchos casos, una sola proteína realiza una combinación de estas tareas. plasmática. Una célula aislada puede tener proteínas de membrana que llevan a cabo varias de estas funciones, y una única proteína puede tener múltiples funciones. Por esa razón, la membrana es un mosaico tanto funcional, como estructural.

El papel de los hidratos de carbono de las membranas en el reconocimiento intercelular

El reconocimiento intercelular, la capacidad de una célula de diferenciar entre un tipo de célula vecina de otra, es esencial para el funcionamiento de un organismo. Es importante, por ejemplo, en la distribución de las células en los tejidos y los órganos en un embrión animal. Es también fundamental para el rechazo de células extrañas (incluidas las de los órganos trasplantados) por el sistema inmunitario, una importante línea de defensa en los animales vertebrados (véase cap. 43). La manera en que las células reconocen otras células es uniéndose a moléculas de superficie, con frecuencia hidratos de carbono, de la membrana plasmática (figura 7-9d).

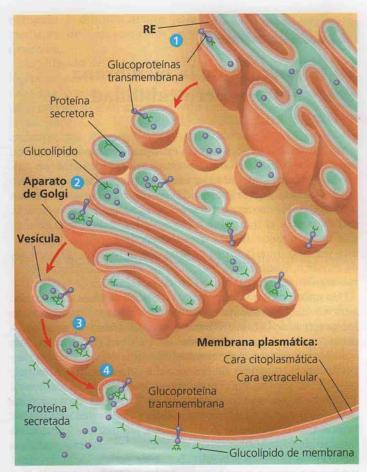
Los hidratos de carbono de la membrana habitualmente son cadenas ramificadas cortas con menos de 15 unidades de monosacáridos. Algunos de estos hidratos de carbono están unidos por enlaces covalentes a los lípidos para formar moléculas que se denominan **glucolípidos** (*gluco* se refiere a la presencia de hidratos de carbono). La mayoría, sin embargo, están unidos por enlaces covalentes a las proteínas, y se llaman entonces **glucoproteínas** (figura 7-7).

Los hidratos de carbono en la cara externa de la membrana plasmática varían de especie a especie, entre individuos de la misma especie y aun entre un tipo celular y otro de un mismo individuo. La diversidad de las moléculas y su localización en la superficie de la célula permite a los hidratos de carbono de la membrana funcionar como marcadores que distinguen una célula de otra. Por ejemplo, los cuatro tipos de grupos sanguíneos de la sangre humana, denominados A, B, AB y 0, reflejan las variaciones en los hidratos de carbono de la superficie de los glóbulos rojos.

Síntesis y lateralidad de las membranas

Las membranas tienen dos caras diferentes, la externa y la interna. Las dos capas de lípidos pueden diferenciarse en su composición lipídica específica, y cada proteína tiene una orientación direccional en la membrana (figura 7-8). Cuando una vesícula se fusiona con la membrana plasmática, la capa externa de la vesícula se sitúa a continuación de la capa citoplasmática de la membrana plasmática. Por esa razón, las moléculas que comienzan en la cara interna del RE, terminan en la cara externa de la membrana plasmática.

El proceso, que se muestra en la **figura 7-10**, comienza con la síntesis de las proteínas y los lípidos de membrana en el retículo endoplasmático. Los hidratos de carbono (de color verde) se unen a las proteínas (violeta) para formar glucoproteínas. Las porciones hidrocarbonadas pueden entonces ser modificadas. Dentro del aparato de Golgi, las glucoproteínas experimentan nuevas modificaciones en los hidratos de carbono, y los lípidos adquieren hidratos de carbono y se transforman en glucolípidos. Las proteínas transmembrana ("pesas" de color violeta), los glucolípidos de membrana y las proteínas de secreción (esferas de color violeta) son transportadas en vesículas hacia la membrana plasmática. Allí, las vesículas se fusionan con la membrana y se liberan las proteínas de secreción de la célula. La fusión de las vesículas coloca a los hidratos de carbo-



▲ Fig. 7-10. Síntesis de los componentes de la membrana y su orientación en la membrana resultante. La membrana plasmática tiene dos lados, o caras, diferentes, la cara citoplasmática y la extracelular. La cara extracelular se origina a partir de la cara interna del RE, del aparato de Golgi y de las membranas de las vesículas.

no de las glucoproteínas y los glucolípidos de la membrana en la cara externa de la membrana plasmática. De esta manera, la distribución asimétrica de las proteínas, los lípidos y sus hidratos de carbono asociados en la membrana plasmática ya está determinada cuando la membrana es construida en el RE y en el aparato de Golgi.

Evaluación de conceptos



- ¿Cómo se espera que varíen los niveles de saturación de los ácidos grasos de la membrana en plantas adaptadas a un medio frío y en plantas adpatadas a un medio cálido?
- 2. Los hidratos de carbono adheridos a algunas de las proteínas y los lípidos de la membrana plasmática se unen con ella a medida que la membrana se construye y refina en el RE y en el aparato de Golgi; la nueva membrana, entonces, forma vesículas de transporte que viajan hacia la superficie de la célula. ¿En qué cara de la membrana de la vesícula están los hidratos de carbono?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 7-2

La estructura de la membrana determina su permeabilidad selectiva

La membrana biológica es un ejemplo sofisticado de estructura supramolecular —muchas moléculas ordenadas en un nivel de organización más elevado— con propiedades que superan las de las moléculas individuales. El resto de este capítulo trata una de las más importantes de estas propiedades: la capacidad de regular el transporte a través de los límites de la célula, una función esencial para la existencia de la célula. Veremos, una vez más, que la forma se adapta a la función. El modelo de mosaico fluido ayuda a explicar de qué modo las membra-

nas regulan el tránsito molecular de la célula.

Un tráfico continuo de pequeñas moléculas e iones se desplaza a través de la membrana en ambas direcciones. Consideremos los intercambios químicos entre una célula muscular y el líquido extracelular que la circunda: los hidratos de carbono, los aminoácidos y otros nutrientes entran en la célula, y se liberan productos metabólicos de desecho. La célula asimila el oxígeno para la respiración celular y expulsa dióxido de carbono. También regula sus concentraciones de iones inorgánicos, como Na+, K+, Ca2+ y Cl- mediante su transporte en una dirección u otra a través de la membrana plasmática. Aunque el tránsito de sustancias a través de la membrana es intenso, las membranas celulares son selectivamente permeables y las sustancias no cruzan esta barrera de forma indiscriminada. La célula tiene la capacidad de captar muchas variedades de iones y moléculas pequeñas y excluir otras. Además, las sustancias que se desplazan a través de las membranas lo hacen a diferentes velocidades.

La permeabilidad de la bicapa lipídica

Las moléculas hidrófobas (no polares), como los hidocarburos, el dióxido de carbono y el oxígeno, pueden disolverse en la bicapa lipídica de la membrana y atravesarla con facilidad, sin la ayuda de las proteínas de membrana. Sin embargo, el núcleo centro hidrófobo de la membrana impide el paso directo de iones y moléculas polares, que son hidrófilas, a través de la membrana. Las moléculas polares, como la glucosa y otros hidratos de carbono, pasan solamente de forma lenta a través de la bicapa lipídica, e incluso el agua, una molécula polar extremadamente pequeña, no la atraviesa muy rápidamente. Un átomo o molécula cargados, rodeados por su capa de agua (fig. 3-6) encuentran aún más dificultades para penetrar la capa hidrófoba de la membrana. Afortunadamente, la bicapa lipídica es solamente una parte de la historia de la permeabilidad selectiva de la membrana. Las proteínas embebidas en la membrana desempeñan un papel clave en la regulación del transporte.

Proteinas de transporte

Las membranas de la célula son permeables a iones específicos y a una variedad de moléculas polares. Estas sustancias hidrófilas pueden evitar el contacto con la bicapa lipídica pasando a través de **proteínas de transporte** que atraviesan la mem-

brana. Algunas proteínas de transporte, denominadas proteínas de canal, funcionan formando un canal hidrófilo que determinadas moléculas o iones atómicos utilizan como un túnel para atravesar la membrana (figura. 7-9a, a la izquierda). Por ejemplo, el paso de las moléculas de agua a través de las membranas de ciertas células se ve enormemente facilitado por canales proteicos conocidos como acuaporinas (estas proteínas fueron descubiertas en el laboratorio de Peter Agre; véanse pp. 92-93). Otras proteínas de transporte, denominadas proteínas transportadoras, toman las sustancias y cambian de forma trasladándolas a través de la membrana (figura 7-9a, a la derecha). En ambos casos, la proteína de transporte es específica de la sustancia que traslada (desplaza) y permite únicamente a cierta sustancia (o sustancias) atravesar la membrana. Por ejemplo, la glucosa que transporta la sangre y que requieren los glóbulos rojos para sus actividades celulares entra en estas células rápidamente a través de proteínas de transporte específicas de la membrana plasmática. Este "transportador de glucosa" es tan selectivo como proteína transportadora que rechaza, incluso, a la fructosa, un isómero estructural de la glucosa.

Por ello, la permeabilidad selectiva de una membrana depende tanto de la barrera discriminatoria de la bicapa lipídica como también de las proteínas de transporte embebidas en la membrana. Pero, ¿cómo se determina la dirección del tránsito a través de la membrana? En un momento determinado, una sustancia en particular, ¿entrará o saldrá de la célula? ¿Y cuál es el mecanismo que realmente impulsa a las moléculas a través de la membrana? Se dará respuesta a estas preguntas a continuación, una vez que se hayan analizado las dos formas de transporte a través de la membrana: el transporte pasivo y el trans-

porte activo.

Evaluación de conceptos



- Dos moléculas que pueden atravesar un bicapa lipídica sin ayuda de las proteínas de membrana son el O₂ y el CO₂. ¿Qué propiedades permiten que esto ocurra?
- 2. ¿Por qué las moléculas de agua requieren una proteína de transporte (acuaporina) para desplazarse rápidamente y en grandes cantidades a través de una membrana?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 7-3

El transporte pasivo es la difusión de una sustancia a través de la membrana sin gasto de energía

Las moléculas tienen un tipo de energía denominada movimiento térmico (calor). Un resultado del movimiento térmico es la difusión, la tendencia de las moléculas de cualquier sustancia a diseminarse de forma homogénea en el espacio disponible. Cada molécula se mueve de forma aleatoria; no obstante, la difusión de una *población* de moléculas puede ser direccional.

Una buena manera de visualizar este proceso es imaginarse una membrana sintética que separa agua pura de una solución acuosa de colorante. Supongamos que esta membrana tiene poros microscópicos y es permeable a las moléculas del colorante (fig. 7-11a). Cada molécula de colorante migra aleatoriamente, pero habrá un movimiento neto de moléculas de colorante a través de la membrana hasta que ambas soluciones tengan concentraciones iguales del colorante. Una vez que se alcanza este punto se producirá un equilibrio dinámico, donde cantidades equivalentes de moléculas de colorante cruzarán la membrana por segundo, tanto en una dirección como en la otra.

Ahora se puede enunciar una regla simple de la difusión: en ausencia de otras fuerzas, una sustancia se difundirá desde donde está más concentrada hacia donde está menos concentrada. Dicho de otra manera, cualquier sustancia se difundirá a favor de su gradiente de concentración. No debe realizarse ningún trabajo para que esto ocurra; la difusión es un proceso espontáneo. Obsérvese que cada sustancia se difunde a favor de su *propio* gradiente de concentración, sin verse afectada por las diferencias de concentración de otras sustancias (fig. 7-11b).

Una gran parte del paso de sustancias a través de la membrana celular se produce por difusión. Cuando una sustancia está más concentrada en una cara de la membrana que en la otra, hay una tendencia de la sustancia de difundirse a través de la membrana a favor de su gradiente de concentración (en el supuesto de que la membrana sea permeable a esa sustancia). Un ejemplo importante es la captación de oxígeno de una célula realizando respiración celular. El oxígeno disuelto se difunde dentro de la célula a través de la membrana plasmática. A medida que la respiración celular consume el O₂ que va

entrando, la difusión dentro de la célula continuará porque el gradiente de concentración favorece el movimiento en esa dirección.

La difusión de una sustancia a través de una membrana biológica se denomina transporte pasivo, porque la célula no tiene que consumir energía para que esto suceda. El gradiente de concentración en sí mismo representa una energía potencial (véase cap. 2, p. 36) e impulsa la difusión. Recuérdese, sin embargo, que las membranas son selectivamente permeables y por esa razón tienen diferentes efectos en la velocidad de difusión de diferentes moléculas. En el caso del agua, las acuaporinas permiten una difusión muy rápida del agua a través de las membranas de ciertas células. El movimiento del agua a través de la membrana plasmática tiene importantes consecuencias para las células.

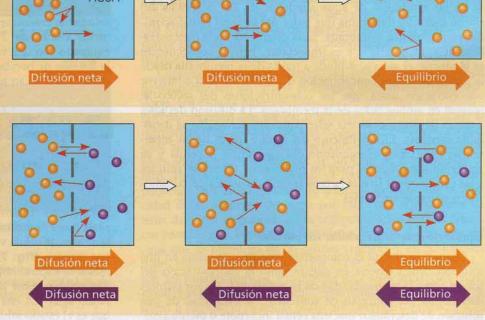
Efectos de la ósmosis sobre el equilibrio acuoso

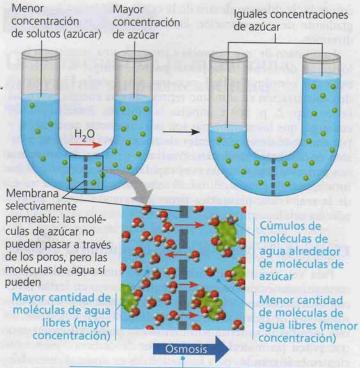
Para ver cómo interactúan dos soluciones con diferentes concentraciones de solutos dibujemos un vaso en forma de U con una membrana selectivamente permeable que separa dos soluciones de hidratos de carbono (fig. 7-12). Los poros de esta membrana sintética son demasiado pequeños como para que pasen las moléculas de hidratos de carbono, pero suficientemente grandes para las moléculas de agua. ¿Cómo afecta esto a la concentración de agua? Parece lógico que la solución con la mayor concentración de solutos tuviera la menor concentración de agua y que, por esta razón, el agua se difundiría hacia esta solución desde el otro lado. Sin embargo, en una solución diluida como la mayoría de los líquidos biológicos, los solutos no afectan de manera significativa a la con-

(a) Difusión de un soluto. La membrana Moléculas de colorante Membrana (sección transversal) tiene poros suficientemente grandes como para que las moléculas de colorante pasen a través de ella. El movimiento aleatorio de las moléculas de colorante causará que algunas pasen a través de los poros; esto sucederá con mayor frecuencia en la cara que tiene más moléculas. El colorante se difunde desde donde está más concentrado hacia donde está menos concentrado (se denomina difusión a favor de un gradiente de concentración). Esto conduce a un equilibrio dinámico: las moléculas de soluto continúan atravesando la membrana, pero a iguales velocidades en ambas direcciones.

(b) Difusión de dos solutos. Las soluciones de dos colorantes diferentes están separadas por una membrana permeable a ambos. Cada colorante difunde a favor de su propio gradiente de concentración. Habrá una difusión neta del colorante violeta hacia la izquierda, aunque la concentración total de solutos era inicialmente mayor del lado izquierdo.

▲ Fig. 7-11. Difusión de los solutos a través de una membrana. Cada una de las grandes flechas debajo del diagrama muestra la difusión neta de las moléculas del color correspondiente.





El agua se mueve desde un área de elevada concentración de agua libre hacia un área de menor concentración de agua libre

▲ Fig. 7-12. Ósmosis. Dos soluciones de azúcar de diferentes concentraciones están separadas por una membrana selectivamente permeable, a través de la cual puede pasar el solvente (agua) pero no el soluto (azúcar). Las moléculas desde agua se desplazan de forma aleatoria y pueden pasar a través de los poros en cualquier dirección pero, en conjunto, el agua se difunde desde la solución con menor concentración del soluto a la solución con el soluto más concentrado. Este transporte de agua, u ósmosis, con el tiempo iguala las concentraciones de hidratos de carbono a ambos lados de la membrana.

centración de agua. Por el contrario, el agrupamiento compacto de las moléculas de agua alrededor de las moléculas del soluto hidrófilo determina que parte del agua no esté disponible para cruzar la membrana. Es la diferencia en la concentración de agua libre la que es importante. Pero la consecuencia es la misma: el agua se difunde a través de la membrana desde la región de menor concentración del soluto hasta la de mayor concentración hasta que las concentraciones del soluto se igualan en ambos lados de la membrana. La difusión del agua a través de una membrana selectivamente permeable se denomina ósmosis. El movimiento del agua a través de las membranas celulares y el equilibrio del agua entre la célula y su ambiente son cruciales para los organismos. Ahora se aplicará a las células vivas lo que hemos aprendido acerca de la ósmosis en sistemas artificiales.

Equilibrio acuoso en células sin paredes

Cuando se analiza el comportamiento de una célula en una solución deben tenerse en cuenta tanto la concentración del soluto como la permeabilidad de la membrana. Ambos factores dan cuenta del concepto de **tonicidad**, la capacidad de una solución de determinar que una célula incorpore o pierda agua. La tonicidad de una solución depende en parte de su concentración de solutos que no pueden atravesar la membrana (solutos no penetrantes), en relación con la concentración de éstos dentro de la misma célula. Si hay más solutos no penetrantes en la solución circundante, el agua tenderá a abandonar la célula y viceversa.

Si una célula sin pared, como una célula animal, está inmersa en un ambiente que es **isotónico** con respecto a la célula (iso significa "igual"), no habrá movimiento *neto* de agua a través de la membrana plasmática. El agua fluye a través de la membrana, pero a la misma velocidad en ambas direcciones. En un medio isotónico, el volumen de una célula animal es estable (fig. 7-13a).

Ahora transferimos la célula a un solución que es hipertónica con respecto a la célula (hiper significa "más", en este caso, más solutos no penetrantes). La célula perderá agua hacia el medio, disminuirá de tamaño y, probablemente, morirá. Ésta es una de las razones por las que un aumento de la salinidad (contenido de sal) de un lago puede matar a los animales que allí viven; si el agua del lago se vuelve hipertónica para las células de los animales, éstas pueden encogerse y morir. Sin embargo, incorporar demasiada agua puede ser tan peligroso para una célula animal como perder agua. Si ubicamos la célula en una solución que es hipotónica para la célula (hipo significa "menos"), el agua entrará en la célula con mayor rapidez que con la que sale de ella y la célula se hinchará y estallará como un globo de agua demasiado lleno.

Una célula sin paredes rígidas no puede tolerar ni una incorporación excesiva ni una pérdida desmesurada de agua. Este problema de equilibrio acuoso se resuelve automáticamente si esta célula vive en un ambiente isotónico. El agua de mar es isotónica para muchos invertebrados marinos. Las células de la mayor parte de los animales terrestres (que habitan en la tierra) están bañadas en un líquido extracelular que es isotónico con respecto a las células. Los animales y otros organismos sin paredes celulares rígidas que viven en ambientes hipertónicos o hipotónicos deben tener adaptaciones especiales para su osmorregulación, o control del equilibrio acuoso. Por ejemplo, Paramecium, un protista, vive en agua estancada, que es hipotónica con respecto a la célula. Paramecium tiene una membrana plasmática que es mucho menos permeable al agua que las membranas de la mayoría de las otras células, pero esto solamente enlentece la captación de agua, que entra continuamente a la célula. Paramecium no estalla porque también está equipado con una vacuola contráctil, un orgánulo que cumple la función de bomba de achique que fuerza el agua hacia afuera de la célula tan pronto como entra por ósmosis (fig. 7-14). En el capítulo 44 se examinarán otras adaptaciones evolutivas para la osmorregulación.

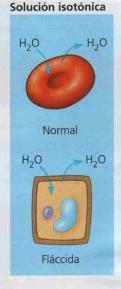
Equilibrio acuoso en células con paredes

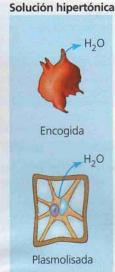
Las células de las plantas, los procariontes, los hongos y algunos protistas tienen paredes. Cuando una célula de este tipo está inmersa en una solución hipotónica –bañada en agua de lluvia, por ejemplo– la pared contribuye a mantener el equilibrio acuoso de la célula. Consideremos una célula vegetal. Como una célula animal, la célula vegetal se hincha a medida que el agua entra por ósmosis (fig. 7-13b). Sin embargo, la pared elástica solamente se expandirá hasta el momento en que comienza a ejercer una presión sobre la célula que impide que continúe incorporando agua. En este punto, la célula es turgente (muy firme), que es el estado saludable en el caso de la mayoría de las células

▶ Fig. 7-13. Equilibrio acuoso en las células vivas. El modo en que reaccionan las células vivas a los cambios en la concentración de solutos en su medio depende de si tienen o no paredes celulares. (a) Las células animales, como este glóbulo rojo, no tienen paredes celulares. (b) Las células vegetales sí tienen (las flechas indican el movimiento neto del agua desde el momento inicial en que las células se colocaron en estas soluciones).

- (a) Célula animal. Una célula animal se encuentra mejor en un ambiente isotónico, a menos que tenga adaptaciones especiales para compensar la captación o pérdida de agua por ósmosis
- (b) Célula vegetal. Las células vegetales son turgentes (firmes) y generalmente más saludables en un ambiente hipotónico, donde la captación de agua es equilibrada, con el tiempo, por la pared elástica que empuja y hace retroceder a la célula.







vegetales. El soporte mecánico de las plantas que no son leñosas, como la mayoría de las plantas domésticas, depende de que las células se mantengan turgentes con una solución circundante hipotónica. Si una célula vegetal y sus alrededores son hipotónicos, no hay tendencia del agua a entrar y las células se vuelven fláccidas (débiles y flexibles).



(a) Una vacuola contráctil se llena con líquido que entra por un sistema de canales radiales a través del citoplasma.



(b) Cuando se llena, la vacuola y los canales se contraen y expulsan el líquido de la célula.

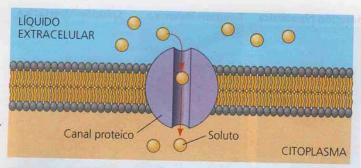
▲ Fig. 7-14. La vacuola contráctil de *Paramecium*: una adaptación evolutiva para la osmorregulación. La vacuola contráctil de este protista de agua dulce compensa la ósmosis expulsando agua afuera de la célula.

Sin embargo, la existencia de una pared no es una ventaja si la célula está inmersa en un ambiente hipertónico. En este caso, la célula vegetal, como una célula animal, perderá agua hacia el ambiente y se reducirá. A medida que la célula vegetal disminuye de tamaño, su membrana plasmática se va separando de la pared. Este fenómeno, denominado **plasmólisis**, determina que la planta se marchite y puede ser letal. Las células con paredes de las bacterias y hongos también se plasmolisan en ambientes hipertónicos.

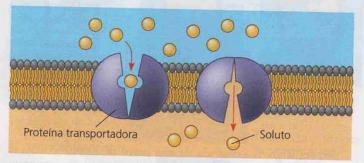
Difusión facilitada: transporte pasivo ayudado por proteínas

Veamos con mayor detalle el modo en que el agua y ciertos solutos hidrófilos atraviesan una membrana. Como se mencionó antes, muchos iones y moléculas polares, cuyo paso impide la bicapa lipídica de la membrana, se difunden pasivamente con la ayuda de proteínas de transporte que atraviesan la membrana. Este fenómeno se denomina **difusión facilitada**. Los biólogos celulares están todavía tratando de aprender exactamente de qué forma varias proteínas de transporte facilitan la difusión. La mayor parte de las proteínas de transporte son muy específicas: transportan únicamente ciertas sustancias, pero no otras.

Como se describió con anterioridad, los dos tipos de proteínas de transporte son los canales proteicos y las proteínas transportadoras. Los canales proteicos simplemente proporcionan corredores que permiten que un ion o molécula específica atraviese la membrana (fig. 7-15a). Las vías de paso hidrófilas que forman estas moléculas permiten que las moléculas de agua o pequeños iones fluyan muy rápidamente de un lado de la membrana al otro. Pese a que las moléculas de agua son suficientemente pequeñas para cruzar a través de la bicapa fosfolipídica, la velocidad de movimiento del agua por esta ruta es relativamente lenta debido a su polaridad. Las acuaporinas, los canales proteicos para el agua, facilitan las cantidades masivas de difusión del agua que se producen en las células vegetales y en células animales como los glóbulos rojos (fig. 7-13). Otro grupo de canales son los canales iónicos, muchos de los cuales funcionan como canales regulados; un estímulo determina que estos canales se abran o cierren. El estímulo puede ser eléctrico o químico; si es



(a) Un canal proteico (violeta) es una proteína con un canal a través del cual pueden pasar moléculas de agua o de un soluto específico.



(b) Una proteína transportadora alterna entre dos conformaciones y desplaza al soluto a través de la membrana mientras la forma de la proteína se modifica. La proteína puede transportar al soluto en cualquier dirección, lo que resulta en un movimiento neto a favor del gradiente de concentración del soluto.

▲ Fig. 7-15. Dos tipos de proteínas de transporte que llevan a cabo la difusión facilitada. En ambos casos, la proteína transporta el soluto a favor de su gradiente de concentración.

químico, el estímulo es una sustancia diferente de la que es transportada. Por ejemplo, la estimulación de una célula nerviosa por ciertas moléculas neurotransmisoras abre los canales regulados que permiten la entrada de iones de sodio dentro de la célula.

Las proteínas transportadoras parecen experimentar un sutil cambio de forma que de alguna manera transloca el sitio de unión del soluto a través de la membrana (fig. 7-15b). Estos cambios de forma pueden desencadenarse por la unión y liberación de la molécula que transportan.

En ciertas enfermedades hereditarias, los sistemas específicos de transporte son defectuosos o faltan. Un ejemplo es la cistinuria, una enfermedad humana caracterizada por la ausencia de una proteína que transporta cistina y algunos otros aminoácidos a través de las membranas de las células renales. Las células del riñón normalmente reabsorben estos aminoácidos de la orina y los devuelven a la sangre, pero un individuo afectado de cistinuria desarrolla cálculos dolorosos que se forman a partir de los aminoácidos que se acumulan y cristalizan en los riñones.

Evaluación de conceptos

 Si un Paramecium nada desde un ambiente hipotónico a uno isotónico, la actividad de su vacuola contráctil ¿aumentará o disminuirá? ¿Por qué?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 7-4

El transporte activo utiliza energía para mover los solutos en contra de sus gradientes

Pese a la ayuda de las proteínas transportadoras, la difusión facilitada todavía se considera transporte pasivo porque el soluto transportado se desplaza a favor de su gradiente de concentración. La difusión facilitada acelera el transporte de un soluto y proporciona un tránsito eficiente a través de la membrana, pero no altera la dirección del transporte. Algunas proteínas de transporte, sin embargo, pueden desplazar solutos a través de la membrana plasmática en contra de sus gradientes de concentración, desde el lado donde están menos concentrados hacia el lado donde están más concentrados.

La necesidad de energía en el transporte activo

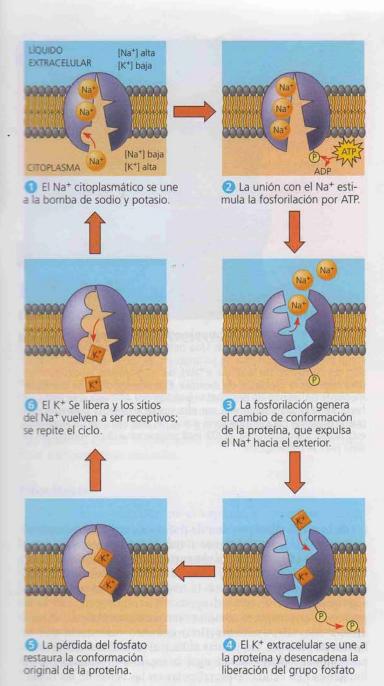
Bombear una molécula a través de una membrana en contra de su gradiente de concentración requiere trabajo; la célula debe consumir energía. Por esa razón, este tipo de paso a través de las membranas se denomina **transporte activo**. Las proteínas de transporte que mueven un soluto en contra de un gradiente de concentración son todas proteínas transportadoras, más que canales proteicos. Esto tiene sentido porque cuando los canales proteicos están abiertos, éstos simplemente permiten que las moléculas fluyan a favor de su gradiente de concentración, en lugar de apoderarse de esas moléculas y transportarlas en contra de su gradiente.

El transporte activo permite a una célula mantener concentraciones internas de pequeñas moléculas que difieren de las concentraciones de sus alrededores. Por ejemplo, en comparación con su medio ambiente, una célula animal tiene una concentración mucho más elevada de iones potasio y una concentración mucho más baja de iones sodio. La membrana plasmática contribuye a mantener estos pronunciados gradientes bombeando sodio hacia fuera de la célula y potasio hacia dentro de ella.

Como en otros tipos de trabajo celular, el ATP proporciona la energía para la mayor parte del transporte activo. Una manera a través de la que el ATP puede impulsar el transporte activo es transfiriendo su grupo fosfato terminal directamente a la proteína transportadora. Esto puede inducir a que la proteína cambie su configuración de forma que transloque un soluto unido a la proteína a través de la membrana. Un sistema de transporte que trabaja de esta manera es la bomba de sodio y potasio, que intercambia sodio (Na+) por potasio (K+) a través de la membrana plasmática de las células animales (fig. 7-16). La figura 7-17 resume la diferencia entre transporte pasivo y transporte activo.

Mantenimiento del potencial de membrana mediante bombas iónicas

Todas las células tienen voltajes a través de las membranas plasmáticas. El voltaje es energía potencial eléctrica: una separación de cargas opuestas. El citoplasma de una célula está cargado negativamente en comparación con el líquido extracelular, debido a una distribución desigual de aniones y cationes

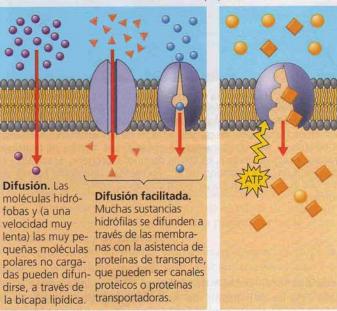


▲ Fig. 7-16. La bomba de sodio y potasio: un caso específico de transporte activo. Este sistema de transporte bombea iones en contra de pronunciados gradientes de concentración: la concentración del ion sodio (representada como [Na+]) es elevada fuera de la célula y baja en su interior, mientras que la concentración del ion potasio ([K+]) es baja fuera de la célula y alta en su interior. La bomba oscila entre dos estados de conformación en un ciclo de bombeo que transloca tres iones sodio fuera de la célula por cada dos iones potasio que bombea dentro de la célula. El ATP impulsa los cambios en la conformación fosforilando la proteína de transporte (es decir, transfiriendo un grupo fosfato a la proteína).

en las caras opuestas de la membrana. El voltaje a través de una membrana, denominado **potencial de membrana**, tiene un rango entre -50 y -200 milivoltios (mV) (el signo menos indica que el interior de la célula es negativo en comparación con el exterior).

Transporte pasivo. Las sustancias se difunden espontáneamente a favor de sus gradientes de concentración y atraviesan una membrana sin gasto de energía por parte de la célula. Las proteínas de transporte de la membrana pueden aumentar de manera considerable la velocidad de la difusión.

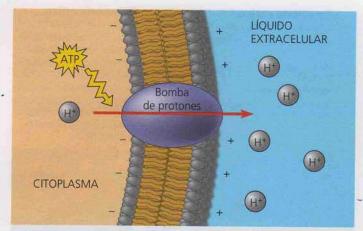
Transporte activo. Algunas proteínas de transporte actúan como bombas que desplazan las sustancias a través de las membranas en contra de sus gradientes de concentración. La energía necesaria para este trabajo es aportada en general por el ATP.



▲ Fig. 7-17. Revisión: comparación del transporte pasivo y activo.

El potencial de membrana actúa como una batería, una fuente de energía que afecta al tránsito de todas las sustancias cargadas a través de la membrana. Dado que el interior de la célula es negativo en comparación con el exterior, el potencial de membrana favorece el transporte pasivo de cationes hacia dentro de la célula y aniones hacia fuera de ella. Por esa razón, dos fuerzas impulsan la difusión de iones a través de una membrana: una fuerza química (el gradiente de concentración del ion) y una fuerza eléctrica (el efecto del potencial de membrana en el movimiento del ion). Esta combinación de fuerzas que actúan sobre un ion se denomina gradiente electroquímico. En el caso de los iones debemos refinar nuestro concepto de transporte pasivo: un ion no se difunde simplemente a favor de su gradiente de concentración, sino que se difunde a favor de su gradiente electroquímico. Por ejemplo, la concentración de iones sodio (Na+) dentro de una célula nerviosa en reposo es muy inferior a la que existe fuera de ella. Cuando la célula es estimulada, los canales regulados que facilitan la difusión del Na+ se abren. Entonces, los iones sodio "caen" a favor de su gradiente electroquímico, impulsados por el gradiente de concentración de Na+ y por la atracción de los cationes hacia el lado negativo de la membrana.

Algunas proteínas de membrana que transportan activamente iones contribuyen al potencial de membrana. Un ejemplo es la bomba de sodio y potasio. Obsérvese en la figura 7-16 que la bomba no transloca el Na⁺ y el K⁺ uno por uno, sino que, en realidad, bombea tres iones sodio fuera de la célula por

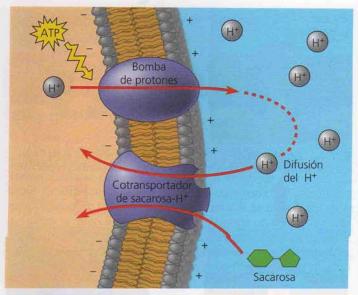


▶ Fig. 7-18. Una bomba electrógena. Las bombas de protones, las principales bombas electrógenas de las plantas, los hongos y las bacterias, son proteínas de membrana que almacenan energía al generar un voltaje (separación de cargas) a través de la membrana. Mediante el empleo de ATP como fuente de energía, una bomba de protones transloca cargas positivas en forma de iones hidrógeno. El voltaje y el gradiente de concentración de H+ representan una doble fuente de energía que puede impulsar otros procesos, como la captación de nutrientes.

cada dos iones potasio que bombea dentro de la célula. Con cada "vuelta del motor" de la bomba hay una transferencia neta de una carga positiva desde el citoplasma hacia el líquido extracelular, un proceso que almacena energía en forma de voltaje. Una proteína de transporte que genera voltaje a través de una membrana se denomina bomba electrógena. La bomba de sodio y potasio parece ser la principal bomba electrógena de las células animales. La principal bomba electrógena de las plantas, los hongos y las bacterias es la bomba de protones, que transporta activamente los iones hidrógeno (protones) hacia fuera de la célula. El bombeo de H+ transfiere cargas positivas del citoplasma a la solución extracelular (fig. 7-18). Mediante la generación de voltaje a través de la membrana, las bombas electrógenas almacenan energía que puede emplearse para el trabajo celular, incluido un tipo de tránsito de membrana que se denomina cotransporte.

Cotransporte: transporte acoplado mediante una proteína de membrana

Una simple bomba impulsada por ATP que transporta un soluto específico puede impulsar indirectamente el transporte activo de otros solutos mediante un mecanismo que se llama cotransporte. Una sustancia que ha sido bombeada a través de una membrana puede realizar un trabajo cuando por difusión se desplaza de regreso a través de la membrana, de forma análoga al agua que ha sido bombeada cuesta arriba y realiza un trabajo al fluir hacia abajo. Otra proteína de transporte especializada, un cotransportador independiente de la bomba, puede acoplarse a la difusión "cuesta abajo" de esta sustancia para el transporte "cuesta arriba" de una segunda sustancia en contra de su gradiente de concentración. Por ejemplo, una planta utiliza el gradiente de iones hidrógeno generado por sus bombas de protones para impulsar el transporte activo de aminoácidos, hidratos de carbono y muchos otros nutrientes, den-



▲ Fig. 7-19. Cotransporte: transporte activo impulsado por un gradiente de concentración. Una proteína transportadora especial, como este cotransportador de sacarosa-H+, es capaz de utilizar la difusión del H+ dentro de la célula a favor de su gradiente electroquímico para impulsar la captación de sacarosa. El gradiente de H+ se mantiene mediante un bomba de protones impulsada por ATP, que concentra H+ fuera de la célula y almacena, de esta manera, energía potencial que puede utilizarse para el transporte activo, en este caso, de sacarosa. Por esta razón, indirectamente, el ATP está proporcionando la energía necesaria para el cotransporte.

tro de la célula. Una proteína de transporte específica acopla el retorno de los iones hidrógeno al transporte de sacarosa dentro de la célula (fig. 7-19). La proteína puede translocar la sacarosa dentro de la célula en contra de un gradiente de concentración, pero solamente si la molécula de sacarosa viaja acompañada por un ion hidrógeno. El ion hidrógeno utiliza la proteína de transporte común como una avenida para difundirse a favor del gradiente electroquímico mantenido por la bomba de protones. Las plantas utilizan el mecanismo de cotransporte de sacarosa-H+ para cargar la sacarosa producida por la fotosíntesis en células especializadas en las venas de las hojas. El hidrato de carbono puede entonces distribuirse por el tejido vascular de la planta hacia los órganos no fotosintéticos, como las raíces.

Lo que conocemos acerca de proteínas de transporte, ósmosis y equilibrio acuoso en las células animales nos ha ayudado a encontrar tratamientos más efectivos para la deshidratación resultante de la diarrea, un grave problema en los países en desarrollo donde los parásitos intestinales tienen gran prevalencia. Se administra a los pacientes una solución para beber que contiene una alta concentración de glucosa y sal. Los solutos son incorporados por proteínas de transporte en la superficie de las células intestinales y atraviesan las células para penetrar en la sangre. La presión osmótica resultante ocasiona un flujo de agua a través de las células intestinales, desde el intestino hacia la sangre, rehidratando al paciente. A causa de las proteínas específicas implicadas, deben estar presentes tanto la glucosa como el ion sodio de la sal. El mismo principio subvace en el consumo de soluciones ricas en solutos por parte de los atletas después de un ejercicio exigente.

Evaluación de conceptos 🦸 🕶

- Cuando las células nerviosas establecen un voltaje a través de su membrana con bomba de sodio y potasio, ¿esta bomba utiliza ATP o produce ATP? ¿Por qué?
- 2. Explique por qué la bomba de sodio y potasio en la figura 7-16 no sería considerada un cotransportador.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 7-5

El transporte masivo a través de la membrana se produce por exocitosis y endocitosis

El agua y los pequeños solutos entran y salen de la célula pasando a través de la bicapa lipídica de la membrana plasmática, o por la acción de proteínas de transporte que los bombean o transportan a través de la membrana. Sin embargo, las grandes moléculas, como las proteínas y los polisacáridos, las partículas más grandes, cruzan la membrana por un mecanismo diferente, en el que participan vesículas.

Exocitosis

Como hemos descrito en el capítulo 6, lá célula secreta macromoléculas mediante la fusión de vesículas con la membrana plasmática; esto se denomina exocitosis. Una vesícula de transporte que se ha desprendido del aparato de Golgi se desplaza a lo largo de los microtúbulos del citoesqueleto hacia la membrana plasmática. Cuando la vesícula de membrana y la membrana plasmática se ponen en contacto, las moléculas lipídicas de las dos bicapas se reorganizan de manera que las dos membranas se fusionan. Los contenidos de la vesícula entonces se sueltan en el exterior de la célula, y la vesícula de membrana se transforma en parte de la membrana plasmática (fig. 7-10)

Muchas células secretoras utilizan la exocitosis para exportar sus productos. Por ejemplo, ciertas células en el páncreas fabrican la hormona insulina y la secretan en la sangre mediante exocitosis. Otro ejemplo es la neurona, o célula nerviosa, que utiliza la exocitosis para liberar neurotransmisores que actúan como señales para otras neuronas o células musculares. Cuando las células vegetales están construyendo paredes, entregan por exocitosis proteínas y ciertos hidratos de carbono desde las vesículas de Golgi hacia el exterior de la célula.

Endocitosis

En la **endocitosis**, la célula incorpora macromoléculas y materia en forma de partículas formando nuevas vesículas a partir de la membrana plasmática. Aunque las proteínas que participan en los procesos son diferentes, los acontecimientos de la endocitosis parecen ser el proceso inverso de la exocitosis. Una pequeña área de la membrana plasmática se hunde hacia dentro

y constituye un bolsillo. A medida que el bolsillo se hace más profundo, se desprende de la membrana hacia dentro y forma una vesícula que contiene el material que estaba fuera de la célula. Hay tres tipos de endocitosis: fagocitosis ("la célula come"), pinocitosis ("la célula bebe") y endocitosis mediada por receptores. Antes de continuar se debe observar la **figura 7-20** de la página 138, que describe estos procesos.

Las células humanas utilizan la endocitosis mediada por receptores para incorporar el colesterol utilizado en la síntesis de membranas y como precursor para la síntesis de otros esteroides. El colesterol viaja en la sangre en partículas denominadas lipoproteínas de baja densidad (LDL, del inglés low density lipoproteins), complejos de lípidos y proteínas. Estas partículas actúan como ligandos (un término general que designa cualquier molécula que se une específicamente a un sitio receptor de otra molécula) al unirse a los receptores de LDL de las membranas y entrar después en la célula por endocitosis. En los pacientes con hipercolesterolemia familiar, una enfermedad humana hereditaria caracterizada por un nivel muy elevado de colesterol en sangre, las proteínas receptoras de LDL son defectuosas o están ausentes, y las partículas de LDL no pueden entrar en las células. Por el contrario, el colesterol se acumula en la sangre, donde contribuye a la aterosclerosis precoz, la formación de depósitos de lípidos dentro de la pared de los vasos sanguíneos, que causan en los vasos una protrusión hacia la luz que impide el flujo de la sangre.

Las vesículas no solamente transportan sustancias entre la célula y sus alrededores, sino que también proporcionan un mecanismo para rejuvenecer o remodelar la membrana plasmática. Cierta cantidad de endocitosis y exocitosis se produce de manera continua en la mayoría de las células eucariontes y, sin embargo, la cantidad de membrana plasmática en una célula que no crece permanece prácticamente constante en el largo plazo. Aparentemente, la adición de membrana por uno de los procesos equilibra la pérdida de membrana por el otro.

La energía y el trabajo celular figuran de forma predominante en nuestro estudio de las membranas. Hemos visto, por ejemplo, que el transporte activo está impulsado por ATP. En los próximos tres capítulos se aprenderá algo más acerca de cómo las células adquieren la energía química para realizar el trabajo de la vida.

Evaluación de conceptos

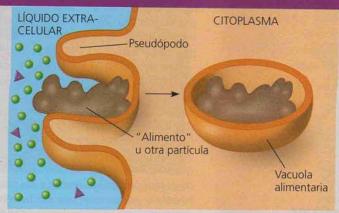
- Cuando una célula crece, su membrana plasmática se expande. ¿Este proceso se produce por endocitosis o exocitosis? Explíquelo.
- 2. Para enviar una señal, una neurona puede llevar a cabo la exocitosis de señales químicas que son reconocidas por una segunda neurona. En algunos casos, la primera neurona finaliza el envío de la señal al captar las moléculas señal por endocitosis. ¿Esperaría que esto ocurra por pinocitosis o por endocitosis mediada por receptores? Explique su razonamiento.

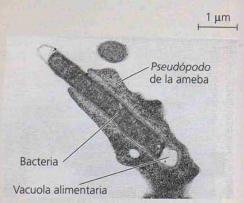
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Exploración de la endocitosis en las células animales

FAGOCITOSIS

En la fagocitosis, una célula engloba a una partícula envolviéndola con pseudópodos que se extienden alrededor de ella y empaquetándola dentro de una bolsa delimitada por una membrana suficientemente grande como para ser clasificada como vacuola. La partícula es digerida después de que la vacuola se fusiona con un lisosoma que contiene enzimas hidrolíticas.

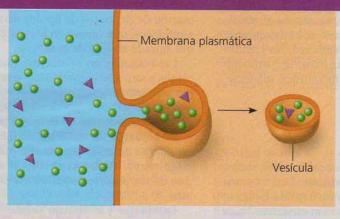


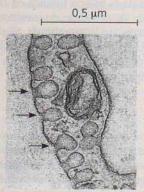


Una ameba engloba una bacteria mediante fagocitosis (MET)

PINOCITOSIS

En la pinocitosis, la célula "engloba" gotitas de líquido extracelular dentro de minúsculas vesículas. No es el líquido en sí mismo lo que requiere la célula, sino las moléculas disueltas en las gotitas. Como cualquier soluto y, en realidad, todos los que se encuentran en las gotitas, son incorporados dentro de la célula, la pinocitosis no es específica con respecto a las sustancias que transporta.

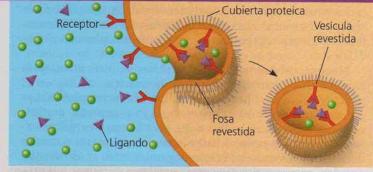


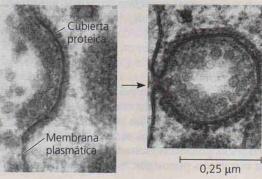


Formación de las vesículas de pinocitosis (flechas) en una célula del revestimiento de un pequeño vaso sanguíneo (MET).

ENDOCITOSIS MEDIADA POR RECEPTORES

La endocitosis mediada por receptores permite a la célula adquirir cantidades masivas de sustancias específicas, incluso aquellas sustancias que no están demasiado concentradas en el líquido extracelular. Embebidas en la membrana se encuentran proteínas con sitios receptores específicos expuestos al líquido extracelular. Las proteínas receptoras habitualmente están agrupadas en regiones de la membrana denominadas fositas recubiertas, que están revestidas en su cara citoplasmática por una cubierta irregular de proteínas. Las sustancias extracelulares (ligandos) se unen a estos receptores. Cuando la unión se produce, la fosa revestida forma una vesícula que contiene las moléculas de ligando. Obsérvese que dentro de la vesícula hay relativamente mayor cantidad de moléculas unidas (violeta), pero también hay otras moléculas presentes (verde). Después de que la vesícula libera el material ingerido, la misma vesícula recicla los receptores hacia la membrana plasmática.





Una fosa revestida y una vesícula revestida formadas durante la endocitosis mediada por receptores (MET).

animales y ciertos protistas) so o tienen adaptaciones para la o

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 7-1

Las membranas celulares son mosaicos fluidos de lípidos y proteínas

- ▶ Modelos de membrana: problemas científicos (p. 125). El modelo de sandwich de Davson y Danielli de la membrana ha sido reemplazado por el modelo del mosaico fluido, en el cual proteínas anfipáticas están embebidas en la bicapa fosfolipídica.
- ▶ Fluidez de las membranas (pp. 126-127). Los fosfolípidos y, en una menor extensión, las proteínas se mueven lateralmente dentro de la membrana. El colesterol y las colas de hidrocarburos no saturados de los fosfolípidos afectan a la fluidez de la membrana.
- Proteínas de membrana y sus funciones (pp. 127-129). Las proteínas integrales están embebidas en la bicapa lipídica; las proteínas periféricas están adheridas a las superficies. Las funciones de las proteínas de membrana incluyen el transporte, la actividad enzimática, la transducción de señales, el reconocimiento intercelular, las uniones intercelulares y la adherencia al citoesqueleto y a la matriz extracelular.
- ► El papel de los hidratos de carbono de las membranas en el reconocimiento intercelular (p. 129). Las cadenas cortas de hidratos de carbono están unidas a las proteínas y a los lípidos sobre la cara exterior de la membrana plasmática, donde pueden interactuar con las moléculas superficiales de otras células.
- Síntesis y lateralidad de las membranas (p. 129). Las proteínas y lípidos de membrana se sintetizan en el RE y se modifican en el RE y en el aparato de Golgi. Las caras interna y externa de la membrana difieren en su composición.

Concepto 72

La estructura de la membrana determina su permeabilidad selectiva

- Una célula debe intercambiar pequeñas moléculas e iones con su entorno, proceso que es controlado por la membrana plasmática (p. 130).
- La permeabilidad de la bicapa lipídica (p. 130). Las sustancias hidrófobas son solubles en los lípidos y atraviesan las membranas rápidamente.
- Proteínas de transporte (p. 130). Las moléculas polares y los iones generalmente requieren proteínas de transporte específicas que les ayuden a cruzar la membrana.

Concepto 7-3

El transporte pasivo es la difusión de una sustancia a través de la membrana sin gasto de energía

- La difusión es el movimiento espontáneo de una sustancia a favor de su gradiente de concentración (pp. 130-131).
- Efectos de la ósmosis sobre el equilibrio acuoso (pp. 131-133). El agua fluye a través de la membrana desde el lado donde el soluto está menos concentrado (hipotónico) hacia el lado donde el soluto está más concentrado (hipertónico). Si las concentraciones son iguales (isotónico), no se produce una ósmosis neta. La supervivencia de la célula depende del equilibrio entre la captación y la pérdida de agua. Las células que no tienen paredes (como en los

- animales y ciertos protistas) son isotónicas con su medio ambiente o tienen adaptaciones para la osmorregulación. Las plantas, los procariontes, los hongos y algunos protistas tienen paredes celulares elásticas, de manera que las células no estallan en un ambiente hipotónico.
- Difusión facilitada: transporte pasivo ayudado por proteínas (pp. 133-134). En la difusión facilitada, una proteína de transporte acelera el movimiento del agua o de un soluto a través de una membrana a favor de su gradiente de concentración.

Concepto 7-4

El transporte activo utiliza energía para mover los solutos en contra de sus gradientes

- La necesidad de energía en el transporte activo (p. 134).
 Proteínas de membrana específicas utilizan energía, generalmente en forma de ATP, para realizar el trabajo del transporte activo.
- Mantenimiento del potencial de membrana mediante bombas iónicas (pp. 134-136). Los iones tienen tanto un gradiente de concentración (químico) como un gradiente eléctrico (voltaje). Estas fuerzan se combinan en el gradiente electroquímico, que determina la dirección neta de la difusión de los iones. Las bombas electrógenas, como las bombas de sodio y potasio y las bombas de protones, son proteínas de transporte que contribuyen a los gradientes electroquímicos.
- Cotransporte: transporte acoplado mediante una proteína de membrana (p. 136). La difusión de un soluto "cuesta abajo" impulsa el transporte de otro "cuesta arriba".

Concepto 7-5

El transporte masivo a través de la membrana se produce por exocitosis y endocitosis

- Exocitosis (p. 137). En la exocitosis, las vesículas de transporte migran hacia la membrana plasmática, se fusionan con ella y liberan sus contenidos.
- ▶ Endocitosis (p. 137). En la endocitosis, las moléculas entran en la célula dentro de vesículas invaginadas a partir de la membrana plasmática. Los tres tipos de endocitosis son la fagocitosis, la pinocitosis y la endocitosis mediada por receptores.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cómo se diferencian las distintas membranas de una célula eucarionte?
 - a. Los fosfolípidos se encuentran únicamente en ciertas membra-
 - b. Ciertas proteínas son exclusivas de cada membrana.
 - c. Solamente ciertas membranas de la célula son selectivamente permeables.
 - d. Únicamente ciertas membranas están constituidas por moléculas anfipáticas.
 - e. Algunas membranas tienen superficies hidrófobas expuestas al citoplasma, mientras que otras tienen superficies hidrófilas que miran al citoplasma.

- 2. De acuerdo con el modelo de estructura de la membrana de mosaico fluido, las proteínas de la membrana están principalmente
 - a. diseminadas en una capa continua sobre las superificies interna y externa de la membrana.
 - b. Confinadas al núcleo central hidrófobo de la membrana.
 - c. Embebidas en una bicapa lipídica.
 - d. Orientadas de forma aleatoria en la membrana, sin una polaridad fija interior-exterior.
 - e. Libres para separarse de la membrana fluida y disolverse en la solución circundante.
- 3. ¿Cuál de los siguientes factores tendería a incrementar la fluidez de la membrana?
 - a. Una proporción mayor de fosfolípidos no saturados.
 - b. Una proporción mayor de fosfolípidos saturados.
 - c. Una temperatura más baja.
 - d. Un contenido elevado de proteínas dentro de la membrana.
 - e. Una proporción mayor de glucolípidos relativamente grandes en comparación con los lípidos que tienen masas moleculares más pequeñas.
- 4. ¿Cuál de los siguientes procesos incluye todos los demás?
 - a. Ósmosis
 - b. Difusión de un soluto a través de una membrana.
 - c. Difusión facilitada.
 - d. Transporte pasivo.
 - e. Transporte de un ion a favor de su gradiente electroquímico.
- 5. Basándose en el modelo de captación de sacarosa de la figura 7-19, ¿cuál de los siguientes tratamientos experimentales, incrementaría la velocidad de transporte de sacarosa dentro de la célula?
 - a. Disminuir la concentración extracelular de sacarosa.
 - b. Disminuir el pH extracelular.
 - c. Disminuir el pH citoplasmático.
 - d. Agregar un inhibidor que bloquea la regeneración de ATP.
 - e. Agregar una sustancia que vuelva a la membrana más permeable a los iones hidrógeno.

Preguntas 6 a 10

Una célula artificial formada por una solución acuosa encerrada en una membrana selectivamente permeable ha sido sumergida en un vaso de precipitados que contiene una solución diferente. La membrana es permeable al agua y a los hidratos de carbono glucosa y fructosa, pero completamente impermeable al disacárido sacarosa.



6. ¿Cuál(es) de los solutos presentará(n) una difusión neta hacia el interior de la célula?

- 7. ¿Cuál(es) de los solutos presentará(n) una difusión neta hacia el exterior de la célula?
- 8. ¿Cuál de las soluciones –el contenido de la célula o el ambiente– es hipertónica con respecto a la otra?
- 9. ¿En qué dirección habrá un movimiento neto de agua por ósmosis?
- 10. Después de que la célula se coloque en el vaso de precipitados, ¿cuál de los siguientes cambios se producirá? (elija todos los que correspondan).
 - a. La célula artificial se volverá más fláccida.
 - b. La célula artificial se volverá más turgente.
 - c. Algunas moléculas de agua fluirán hacia el exterior de la célula, pero la mayoría fluirá hacia el interior.
 - d. El potencial de membrana disminuirá.
 - e. Pese a la incapacidad de la sacarosa para cruzar la membrana, finalmente las dos soluciones se volverán isotónicas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Paramecium y otros protistas que viven en ambientes hipotónicos tienen adaptaciones de la membrana celular que retrasan la captación de agua por ósmosis, mientras que los que viven en ambientes isotónicos tienen membranas celulares más permeables. ¿Qué adaptaciones evolutivas en la regulación del agua esperaría encontrar en los protistas que viven en hábitats hipertónicos como el Gran Lago Salado? ¿Cuáles de los que viven en hábitats donde la concentración de sal fluctúa?

Problemas científicos

Se ha diseñado un experimento para estudiar el mecanismo de captación de sacarosa por las células vegetales. Las células se sumergen en un solución de sacarosa, y el pH de la solución es controlado con un pehachímetro. Se extraen muestras de las células en diferentes intervalos y se determina la concentración de sacarosa en las células de la muestra. Las mediciones muestran que la captación de sacarosa por las células tiene correlación con el aumento del pH en la solución circundante. La magnitud de la modificación del pH es proporcional a la concentración inicial de la sacarosa en la solución extracelular. Se observa que un veneno metabólico, conocido por bloquear la capacidad de las células para regenerar el ATP, inhibe las modificaciones del pH en la solución extracelular. Proponga una hipótesis que explique estos resultados. Sugiera un experimento adicional para poner a prueba su hipótesis.

Ciencia, tecnología y sociedad

La irrigación extensiva en las regiones áridas causa una acumulación de sales en el suelo. (El agua contiene concentraciones bajas de sales pero, cuando el agua se evapora de los campos, las sales remanentes se concentran en el suelo). Basándose en lo que ha aprendido acerca del equilibrio acuoso en las células vegetales, explique por qué el incremento de la salinidad del suelo (concentración de sales) tiene un efecto desfavorable en la agricultura. Sugiera algunas maneras de minimizar este daño. ¿Qué costes conllevan sus soluciones?

Introducción al metabolismo



▲ Fig. 8-1. Bioluminiscencia en un hongo.

Conceptos clave

- 8-1 El metabolismo de un organismo transforma la materia y la energía, sujeto a las leyes de la termodinámica.
- 8-2 El cambio de energía libre de una reacción indica si ésta ocurre de forma espontánea
- 8-3 El ATP impulsa el trabajo celular acoplando reacciones exergónicas con reacciones endergónicas
- 8-4 Las enzimas aceleran las reacciones metabólicas al disminuir las barreras energéticas
- 8-5 La regulación de la actividad enzimática ayuda a controlar el metabolismo

Panorama general

La energía de la vida

a célula viva es una fábrica química en miniatura, en la que miles de reacciones ocurren dentro de un espacio microscópico. Los azúcares pueden convertirse en aminoácidos que se unen para formar proteínas cuando es necesario, y las proteínas se pueden disgregar en aminoácidos que pueden convertirse en azúcares cuando los alimentos se digieren. Pequeñas moléculas se ensamblan para formar polímeros que pueden hidrolizarse con posterioridad, cuando las necesidades de las células cambian. En los organismos multicelulares muchas células exportan productos químicos que se emplean en otras partes del organismo. El proceso conocido como respiración celular dirige la economía celular extrayendo la energía almacenada en los azúcares y otros combustibles. Las células aplican esta energía para llevar a cabo varios tipos de trabajo, como el transporte de solutos a través de la membrana plasmática que analizamos en el capítulo 7. En un ejemplo más exótico, las células del hongo de la figura 8-1 convierten la energía almacenada en ciertas moléculas orgánicas en luz, un proceso conocido como bioluminiscencia (el brillo puede atraer a los insectos, lo que ayuda al hongo a dispersar sus esporas). La bioluminiscencia y cualquier actividad metabólica llevada a cabo por una célula están controladas y coordinadas de forma precisa. Por su complejidad, su eficiencia, su integración y su respuesta a cambios sutiles, la célula es una fábrica química sin comparación. Los conceptos de metabolismo que se aprenderán en este capítulo ayudarán a comprender de qué manera la materia y la energía fluyen durante los procesos de la vida y el modo en que está regulado este flujo.

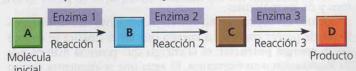
Concepto 8-1

El metabolismo de un organismo transforma la materia y la energía, sujeto a las leyes de la termodinámica

La totalidad de las reacciones químicas de un organismo se conocen como **metabolismo** (del griego *metabole*, cambio). El metabolismo es una propiedad emergente de la vida que surge de las interacciones de las moléculas dentro del ambiente organizado de la célula.

Organización de la química de la vida en vías metabólicas

Podemos dibujar el metabolismo de una célula como un elaborado mapa de ruta de miles de reacciones químicas que ocurren en una célula, dispuestas como vías metabólicas que se cruzan. Una vía metabólica comienza con una molécula específica, que luego se altera en una serie de pasos definidos que dan como resultado un determinado producto. Cada paso de la vía es catalizado por una enzima específica:



Igual que las luces rojas, amarillas y verdes que controlan el tráfico, los mecanismos que regulan las enzimas equilibran los suministros y las demandas metabólicas, y detectan déficit o excedentes de moléculas celulares importantes.

El metabolismo, como un todo, maneja el material y los recursos energéticos de las células. Algunas vías metabólicas liberan energía degradando moléculas complejas a compuestos más simples. Estos procesos se conocen como vías catabólicas o vías de descomposición. Una vía principal del catabolismo es la respiración celular, en la cual el azúcar glucosa y otros combustibles orgánicos se degradan en presencia de oxígeno a dióxido de carbono y agua (las vías pueden tener más de una molécula de inicio y/o producto). La energía almacenada en las moléculas orgánicas queda disponible para realizar el trabajo de la célula, como el movimiento de los cilios o el transporte a través de la membrana. Las vías anabólicas, por el contrario, consumen energía para construir moléculas complicadas a partir de otras más simples; en ocasiones, se las llama vías biosintéticas. Un ejemplo de anabolismo es la síntesis de una proteína a partir de los aminoácidos. Las vías catabólica y anabólica son las calles "ida" y "vuelta" del mapa metabólico. La energía liberada a partir de las reacciones de ida del catabolismo puede almacenarse y luego emplearse para impulsar las reacciones de vuelta de las vías anabólicas.

En este capítulo nos centramos en los mecanismos comunes a las vías metabólicas. Dado que la energía es fundamental para todos los procesos metabólicos, se requiere un conocimiento energético básico para comprender de qué manera trabaja la célula viva. Aunque emplearemos algunos ejemplos no vivientes para estudiar la energía, es necesario tener en cuenta que los conceptos demostrados por estos ejemplos también se aplican a la bioenergética, el estudio del modo en que los organismos manejan sus recursos energéticos.

Formas de energía

La energía es la capacidad de producir cambios. En la vida cotidiana, la energía es importante porque algunas formas de la misma pueden emplearse para realizar trabajo; es decir, para mover la materia en contra de las fuerzas opuestas, como la de la gravedad o de la fricción. Dicho de otro modo, la energía es la capacidad de reorganizar un conjunto de materia. Por ejemplo, se gasta energía para dar vuelta las páginas de este libro, y las células gastan energía para transportar ciertas sustancias a través de las membranas. La energía existe de varios modos, y el trabajo de la vida depende de la capacidad de las células para transformar la energía de un tipo en otro.

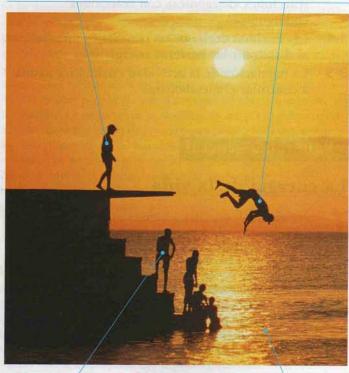
La energía puede asociarse con el movimiento relativo de los objetos; esta energía se conoce como energía cinética. El movimiento de objetos puede realizar trabajo impartiendo movimiento a otra materia: un jugador de billar utiliza el movimiento del taco para empujar la bola, que a su vez mueve las otras bolas; el agua que sale a borbotones de una presa hace mover las turbinas, y la contracción de los músculos de las piernas empuja los pedales de la bicicleta. La luz también es un tipo de energía que puede aprovecharse para llevar a cabo trabajo, como aportar la energía para la fotosíntesis en las plantas. El calor o energía térmica es energía cinética asociada con el movimiento aleatorio de los átomos y de las moléculas.

Incluso un objeto que no está en movimiento en este momento puede poseer energía. La energía que no es cinética se conoce como energía potencial; es la energía que posee la materia por su localización o su estructura. El agua que se encuentra dentro

de una presa, por ejemplo, almacena energía por su altitud por encima del nivel del mar. Las moléculas almacenan energía por la disposición de sus átomos. La energía química es un término empleado por los biólogos para referirse a la energía potencial disponible para liberarse en una reacción química. Recuerde que las vías catabólicas liberan energía al degradar moléculas complejas. Los biólogos afirman que estas moléculas complejas, como la glucosa, tienen mucha energía química. Durante una reacción catabólica, los átomos se reordenan y se libera energía, lo que da como resultado productos de degradación de menor energía. Esta transformación también ocurre, por ejemplo, en el motor de un automóvil cuando los hidrocarburos del combustible reaccionan de forma explosiva con el oxígeno y liberan la energía que impulsa a los pistones y produce gases de combustión. Si bien menos explosiva, una reacción similar entre las moléculas de alimento con el oxígeno proporciona la energía química de los sistemas biológicos, y producen dióxido de carbono y agua como productos de deshecho. Son estas estructuras y vías bioquímicas de las células las que les permiten liberar la energía química de las moléculas de los alimentos, para impulsar los procesos vitales.

¿De qué manera se transforma un tipo de energía en otra? Considere a los bañistas de la **figura 8-2**. El hombre que está subiendo los escalones hasta el trampolín, libera energía química de los alimentos que ingirió en la comida y emplea parte de esta energía para llevar a cabo el trabajo de subir. La energía ciné-

En el trampolín el bañista tiene más energía potencial. Al zambullirse convierte la energía potencial en energía cinética.



Al subir, se convierte la energia cinética del movimiento muscular en energia potencial.

En el agua, el bañista tiene menos energía potencial.

▲ Fig. 8-2. Transformaciones entre energía cinética y energía potencial.

tica del movimiento muscular, por tanto, se transforma en energía potencial debido a la altura creciente por encima del nivel del agua. El joven que está zambulléndose convierte su energía potencial en energía cinética que luego se transfiere al agua al introducirse en ella. Una pequeña cantidad de energía se pierde como calor debido a la fricción.

Volvamos ahora hacia atrás y consideremos la fuente original de las moléculas orgánicas de alimento, que proporcionaron la energía química necesaria para que los bañistas subieran los escalones. Esta energía química se derivó de la energía luminosa por las plantas durante la fotosíntesis. Los organismos son agentes transformadores de energía.

Las leyes de la transformación de la energía

El estudio de las transformaciones de la energía que se producen en un conjunto de materia se denomina **termodinámica**. Los científicos emplean la palabra sistema para designar a la materia en estudio; se refieren al resto del universo –todo lo que se encuentra fuera del sistema— como el entorno. Un sistema cerrado, como el de un líquido en un termo, se encuentra aislado de su entorno. En un sistema abierto, la energía (y, con frecuencia, la materia) puede ser transferida entre el sistema y su entorno. Los organismos son sistemas abiertos. Absorben energía —por ejemplo, la energía lumínica o la energía química en forma de moléculas orgánicas— y liberan calor y productos de deshecho metabólico, como dióxido de carbono, al entorno. Dos leyes de la termodinámica gobiernan las transformaciones energéticas en los organismos y en todo el resto de los conjuntos de materia.

La primera ley de termodinámica

De acuerdo con la **primera ley de la termodinámica**, la energía del universo es constante. La energía puede transferirse y transformarse, pero no puede ser creada o destruida. La primera ley también se conoce como el principio de conservación de la energía.

La compañía de electricidad no fabrica la energía, simplemente la convierte en una forma que es conveniente para su uso. Al convertir la luz solar en energía química, una planta actúa como un transformador de energía, no un productor.

El guepardo de la **figura 8-3a** convertirá la energía química de las moléculas orgánicas de su alimento en formas de energía cinética y otras formas de energía a medida que lleva a cabo sus procesos biológicos. ¿Qué le ocurre a esta energía después de que ha realizado trabajo? La segunda ley ayuda a responder esta pregunta.

La segunda ley de la termodinámica

Si la energía no puede destruirse ¿por qué los organismos simplemente no pueden reciclar su energía una y otra vez? Resulta que durante cada transferencia o transformación energética parte de la energía se transforma en energía inservible, no disponible para efectuar trabajo. En la mayoría de las transformaciones energéticas, al menos parte de las formas más utilizables de energía se convierten en calor, que es la energía asociada con el movimiento aleatorio de los átomos o de las moléculas. Únicamente una pequeña fracción de la energía química del alimento, de la figura 8-3a, se transforma al movimiento del guepardo que se muestra en la **figura 8-3b**; la mayoría se pierde como calor que se disipa rápidamente a través del ambiente.

En el proceso de realización de reacciones químicas que llevan a cabo varias formas de trabajo, las células vivas inevitablemente convierten formas organizadas de energía en calor. Un sistema puede poner calor al trabajo solamente cuando hay una diferencia de temperaturas que determina que el calor fluya de una localización más caliente a una más fría. Si la temperatura es uniforme, como ocurre en una célula viva, entonces el único uso para la energía calorífica generada durante una reacción química es calentar un cuerpo de materia, como el organismo. (Esto puede transformar una habitación llena de personas en un sitio poco confortable por lo caliente, ya que



(a) Primera ley de la termodinámica: la energía puede transferirse o transformarse, pero nunca crearse o destruirse. Por ejemplo, la energía química (potencial) de los alimentos se convertirá en la energía cinética del movimiento del guepardo en (b).



(b) Segunda ley de la termodinámica: cada transferencia o transformación de energía incrementa el desorden (entropía) del universo. Por ejemplo, se añade desorden al entorno del guepardo en la forma de calor y de las pequeñas moléculas que son subproductos del metabolismo.

▲ Fig. 8-3. Las dos leyes de la termodinámica.

cada persona está llevando a cabo una multiplicidad de reacciones químicas).

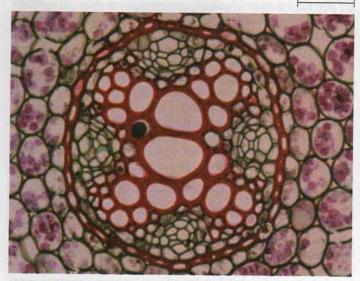
Una consecuencia lógica de la pérdida de energía utilizable durante la transferencia energética o la transformación de energía es que cada uno de estos sucesos hace del universo un lugar más desordenado. Los científicos usan una cantidad denominada entropía como medida del desorden o del azar. Cuanto más aleatoria sea la disposición de un conjunto de materia, mayor será su entropía. Ahora podemos formular la segunda ley de la termodinámica de la siguiente manera: cada transferencia o transformación de energía incrementa la entropía del universo. Aunque el orden puede aumentar de forma local, hay una tendencia imposible de detener hacia la aleatorización del universo como un todo.

En muchos casos, el aumento de la entropía resulta evidente en la desintegración física de la estructura de un sistema organizado. Por ejemplo, se puede observar un aumento de la entropía en el deterioro gradual de un edificio que no tiene mantenimiento. Gran parte de la entropía creciente del universo es menos aparente, sin embargo, porque se manifiesta como cantidades crecientes de calor y formas menos ordenadas de materia. Como ocurre con el guepardo de la figura 8-3b que convierte la energía química en energía cinética, también está aumentando el desorden de su entorno al producir calor y las pequeñas moléculas, que son los productos de la degradación de su alimento.

El concepto de entropía nos ayuda a comprender por qué ocurren ciertos procesos. Resulta que para que un proceso ocurra espontáneamente, sin ayuda externa (sin una entrada de energía), debe aumentar la energía del universo. Acordemos, en primer término, emplear la palabra espontáneo para un proceso que puede ocurrir sin ninguna entrada de energía. Nótese que del modo en que la estamos usando aquí, la palabra espontáneo no implica que el proceso ocurra con rapidez. Algunos procesos espontáneos pueden ser prácticamente instantáneos, como una explosión, mientras que otros pueden ser mucho más lentos, como la oxidación de un automóvil viejo con el tiempo. Un proceso que no puede ocurrir por sí mismo se denomina no espontáneo; ocurrirá únicamente si se añade energía al sistema. Sabemos a partir de nuestra experiencia que ciertos acontecimientos ocurren de forma espontánea y otros no. Por ejemplo, sabemos que el agua fluye hacia abajo espontáneamente, pero se mueve hacia arriba solamente con una entrada de energía, por ejemplo, cuando una máquina bombea agua contra la gravedad. De hecho, otro modo de formular la segunda ley es: para que un proceso ocurra de forma espontánea debe incrementar la entropia del universo.

Orden y desorden biológico

Los sistemas vivos incrementan la entropía de su entorno, según lo predice la ley termodinámica. Es cierto que las células crean estructuras ordenadas a partir de materiales de partida menos organizados. Por ejemplo, los aminoácidos están ordenados en las secuencias específicas de cadenas polipeptídicas. A nivel de los organismos, la **figura 8-4** muestra la anatomía extremadamente simétrica de la raíz de una planta, formada por procesos biológicos a partir de materiales básicos más simples. Sin embargo, un organismo adquiere también formas organizadas de materia y energía del entorno, y las reemplaza por formas menos ordenadas. Por ejemplo, un animal obtiene almidón, proteínas y otras moléculas complejas de los alimentos que consume. A medida que las vías catabólicas degradan



▲ Fig. 8-4. El orden como una característica de la vida. El orden es evidente en la anatomía detallada de este tejido de la raíz de un ranúnculo (MO, corte transversal). Como sistemas abiertos, los organismos pueden incrementar su orden siempre y cuando el orden de su ambiente (entorno) disminuya.

estas moléculas, el animal libera dióxido de carbono y agua, pequeñas moléculas que almacenan menos energía que la comida. El descenso de la energía química da cuenta del calor generado durante el metabolismo. A mayor escala, la energía ingresa a un ecosistema en forma de luz y parte de él en forma de calor.

Durante las primeras etapas de la historia de la vida, los organismos complejos evolucionaron a partir de ancestros más simples. Por ejemplo, podemos trazar los ancestros del reino vegetal a organismos mucho más sencillos conocidos como algas verdes. Sin embargo, este incremento de organización con el transcurso del tiempo no viola en absoluto la segunda ley de la termodinámica. La entropía de un sistema concreto, como un organismo, puede disminuir en tanto la entropía total del *universo*—el sistema más su entorno—aumenta. Así, los organismos son islas de baja entropía en un universo progresivamente más desordenado. La evolución del orden biológico es perfectamente compatible con las leyes de la termodinámica.

Evaluación de conceptos



- ¿De qué manera la segunda ley de la termodinámica ayuda a explicar la difusión de una sustancia a través de una membrana?
- 2. ¿Cuál es la relación entre la energía y el trabajo?
- Describa las formas de energía que se encuentran en una manzana, en tanto crece en un árbol, luego cae y es digerida por alguien que la come.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 8-2

El cambio de energía libre de una reacción nos dice si ésta ocurre de forma espontánea

Las leyes de la termodinámica que se acaban de analizar se aplican al universo como un todo. Como biólogos deseamos comprender las reacciones químicas de la vida; por ejemplo, saber qué reacciones ocurrirán de forma espontánea y cuáles requerirán cierta entrada de energía desde el exterior. Pero, ¿cómo podemos saber esto sin evaluar los cambios de energía y entropía en todo el universo para cada reacción por separado?

Cambio de energía libre, ∆G

Recuérdese que el universo es realmente equivalente a "el sistema" más "el entorno". En 1878, J. Willard Gibbs, un profesor de Yale, definió una función muy útil llamada la energía libre de Gibbs de un sistema (sin considerar su entorno), simbolizada por la letra G. Nos referiremos a la energía libre de Gibbs simplemente como energía libre. La energía libre mide la porción de energía de un sistema que puede realizar trabajo cuando la temperatura y la presión son uniformes en todo el sistema, como ocurre en una célula viva. Consideremos ahora de qué manera determinamos el cambio de energía libre que ocurre cuando un sistema cambia, por ejemplo, durante una reacción química.

El cambio en la energía libre, ΔG , puede calcularse para cualquier reacción química específica con la siguiente fórmula:

$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$

Esta fórmula emplea solamente propiedades del sistema (la reacción) en sí: ΔH simboliza el cambio en la *entalpía* del sistema (en los sistemas biológicos, es equivalente a la energía total); ΔS es el cambio en la entropía del sistema, T es la temperatura absoluta en unidades Kelvin (K) (K = °C + 273; véase el apéndice B).

Una vez que conocemos el valor de ΔG de un proceso, podemos emplearlo para predecir si éste será espontáneo (es decir, si procederá sin una entrada de energía externa). Un siglo de experimentos ha mostrado que únicamente los procesos con una ΔG negativa son espontáneos. Por lo tanto, para que un proceso ocurra de forma espontánea, el sistema debe o bien entregar entalpía (H debe disminuir), ceder orden (TS debe aumentar), o ambos. Cuando los cambios en H y TS se computan, ΔG debe tener un valor negativo (ΔG <0). Esto implica que cada proceso espontáneo disminuye la energía libre del sistema. Los procesos que tienen una ΔG positiva o igual a cero, nunca son espontáneos.

Esta información es inmensamente interesante para los biólogos porque nos da el poder de predecir qué tipo de cambios pueden ocurrir sin ayuda. Estos cambios espontáneos pueden emplearse para realizar trabajo. Este principio es muy importante en el estudio del metabolismo, en el que un objetivo principal es determinar qué reacciones pueden proporcionar energía para realizar trabajo en la célula viva.

Energía libre, estabilidad y equilibrio

Como vimos en la sección anterior, cuando un proceso ocurre espontáneamente en un sistema, podemos estar seguros de que ΔG es negativa. Otra manera de pensar en ΔG es darse cuenta de que representa la diferencia entre la energía libre del estado final y la energía libre del estado inicial:

$$\Delta G = G_{\text{estado final}} - G_{\text{estado inicial}}$$

Así, ΔG solamente puede ser negativa cuando el proceso implica una pérdida de energía libre durante el cambio desde el estado inicial hasta el estado final. Dado que el sistema en su estado final tiene menos energía libre, es menos probable que cambie y, por tanto, es más estable de lo que lo era previamente.

Podemos pensar en la energía libre como una medida de la inestabilidad de un sistema, su tendencia a cambiar a un estado más estable. Los sistemas inestables (*G* más alta) tienden a cambiar de modo que se transforman en más estables (*G* más baja). Por ejemplo, un saltador que se encuentra en la parte superior de la plataforma es menos estable que cuando se encuentra flotando en el agua, una gota de colorante concentrado es menos estable que cuando el colorante se dispersa al azar en el líquido, y la molécula de azúcar es menos estable que las moléculas más simples en las cuales puede ser degradada (**fig. 8-5**). A menos que algo lo impida, cada uno de estos sistemas se moverá hacia una mayor estabilidad: el saltador saltará, la solución se coloreará de forma uniforme y la molécula de azúcar se degradará.

Otro término para definir un estado de máxima estabilidad es el *equilibrio*, el cual se estudió en el capítulo 2 en relación con las reacciones químicas. Hay una correspondencia importante entre la energía libre y el equilibrio, incluido el equilibrio químico. Recuerde que la mayoría de las reacciones químicas son reversibles y ocurren hasta un punto en el cual las reacciones en un sentido y otro se desarrollan a la misma velocidad. Se dice que la reacción está en equilibrio químico y no hay cambio neto adicional en la concentración relativa de los productos y reactivos.

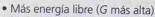
A medida que la reacción avanza hacia el equilibrio, disminuye la energía libre de la mezcla de reactivos y productos. La energía libre se incrementa cuando una reacción de alguna manera es apartada del equilibrio, quizás, por la eliminación de alguno de los productos (y, así, el cambio de su concentración con relación a la de los reactivos). Para un sistema en equilibrio, G se encuentra en su valor más bajo posible para ese sistema. Podemos considerar el estado de equilibrio como de un valle energético. Cualquier cambio pequeño que modifique la posición del equilibrio tendrá una ΔG positiva y no será espontáneo. Por esta razón, los sistemas nunca se mueven espontáneamente para apartarse del equilibrio. Dado que un sistema en el equilibrio no puede cambiar espontáneamente, no puede hacer trabajo. Un proceso es espontáneo y puede realizar trabajo únicamente cuando se mueve hacia el equilibrio.

Energía libre y metabolismo

Ahora podemos aplicar el concepto de energía libre más específicamente a la química de los procesos de la vida.

Reacciones exergónicas y endergónicas del metabolismo

En función de sus cambios de energía libre, las reacciones químicas pueden clasificarse como exergónicas ("sale energía")



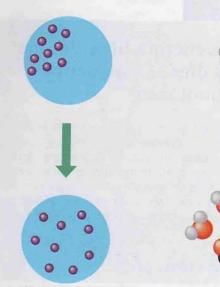
- Menos estable
- · Mayor capacidad de trabajo

En un cambio espontáneo

- La energía libre del sistema disminuye (ΔG < 0)
- El sistema se vuelve más estable
 La energía libre liberada puede emplearse para realizar trabajo
 - Menos energía libre (G más baja)
- Más estable
- · Menor capacidad de trabajo



(a) Movimiento gravitatorio. Los objetos se mueven de forma espontánea de una altura mayor a una menor.



(b) Difusión. Las moléculas en una gota de colorante se difunden hasta que se dispersan al azar



(c) Reacción química. En una célula, una molécula de azúcar se degrada en moléculas más simples.

Fig. 8-5. Relación entre la energía libre y la estabilidad, la capacidad de trabajo y el cambio espontáneo. Los sistemas inestables (diagramas superiores) son ricos en energía libre, o G. Tienen tendencia a cambiar espontáneamente a un estado más estable (parte inferior) y es posible aprovechar este cambio "cuesta abajo" para realizar trabajo.

o endergónicas ("entra energía"). Una reacción exergónica ocurre cuando hay una liberación neta de energía libre (fig. 8-6a). Dado que la mezcla química pierde energía libre (G disminuye), la ΔG es negativa para una reacción exergónica. Empleando ΔG como estándar de la espontaneidad, las reacciones exergónicas son las que ocurren de modo espontáneo. (Recuerde, la palabra espontáneo no implica que una reacción ocurrirá de forma instantánea o con rapidez). La magnitud de la ΔG para una reacción exergónica representa la cantidad máxima de trabajo que la reacción puede realizar*. Cuanto mayor es la disminución de energía libre, mayor será la cantidad de trabajo que puede llevarse a cabo.

Podemos emplear la reacción completa de la respiración celular como ejemplo:

$$C_6H_{12}O_6 + O_2 \rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O$$

 $\Delta G = -686 \text{ kcal/mol} (-2 870 \text{ kJ/mol})$

Para cada mol (180 g) de glucosa degradado por la respiración en lo que llamamos "condiciones estándar" (1 M de cada reactivo y producto, 25 °C, pH 7), quedan disponibles para el trabajo 686 kcal (2 870 kJ). Dado que la energía debe conservarse, los productos químicos de la respiración almacenan

686 kcal menos de energía libre por mol que los reactivos. Los productos son, en un sentido, los gases de escape de un proceso que aprovechó la energía libre almacenada en las moléculas de azúcar.

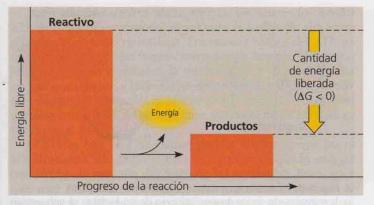
Una **reacción endergónica** es la que absorbe la energía libre del ambiente **(fig. 8-6b)**. Dado que este tipo de reacción esencialmente *almacena* la energía libre en moléculas (G aumenta), la ΔG es positiva. Estas reacciones no son espontáneas y la magnitud de ΔG es la cantidad de energía requerida para impulsar la reacción. Si un proceso es exergónico (hacia abajo) en una dirección, entonces el proceso inverso deberá ser endergónico (hacia arriba). Un proceso reversible no puede ser hacia abajo en ambas direcciones. Si $\Delta G = -686$ kcal/mol para la respiración, que convierte azúcar en dióxido de carbono y agua, el proceso inverso —la conversión de dióxido de carbono y agua a azúcar— debe ser fuertemente endergónica con $\Delta G = +686$ kcal/mol. Esta reacción nunca ocurriría por sí misma

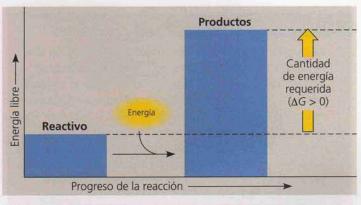
Entonces, ¿de qué manera las plantas sintetizan el azúcar que todo el mundo viviente consume como energía? Obtienen la energía requerida –686 kcal para elaborar un mol de azúcardel ambiente, al captar luz y convertir esta energía en energía química. Luego, gradualmente gastan esa energía química en una larga serie de pasos exergónicos para ensamblar las moléculas de azúcar.

Equilibrio y metabolismo

Con el tiempo, las reacciones de un sistema cerrado alcanzan el equilibrio y ya no pueden efectuar trabajo, según se

^{*}La palabra maximo califica esta afirmación, dado que parte de la energía libre se libera como calor y no puede realizar trabajo. Por tanto, ΔG representa un límite superior teórico de la energía disponible.





(a) Reacción exergónica: energía liberada.

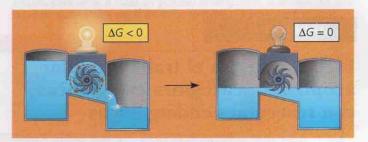
(b) Reacción endergónica: energía requerida.

▲ Fig. 8-6. Cambios de energía libre (△G) en las reacciones exergónicas y endergónicas.

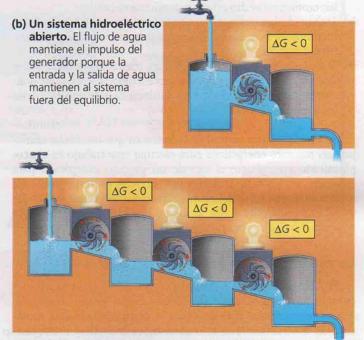
muestra en el sistema hidroeléctrico cerrado de la **figura 8-7a**. Las reacciones químicas del metabolismo son reversibles, y también podrían alcanzar el equilibrio si se produjeran en un tubo de ensayo aislado. Dado que los sistemas en equilibrio se encuentran en un mínimo de *G* y no pueden realizar trabajo, juna célula que ha alcanzado el equilibrio metabólico está muerta! El hecho de que el metabolismo como una totalidad nunca esté en equilibrio es una de las características definitorias de la vida.

Al igual que la mayoría de los sistemas, las células de nuestro organismo no están en equilibrio. El flujo constante de materiales hacia el interior y el exterior de las células impide que las vías metabólicas alcancen el equilibrio, y la célula continúa trabajando durante toda su vida. Este principio se ilustra en el sistema hidroeléctrico abierto (y más realista) de la figura 8-7b. Sin embargo, a diferencia de este sistema simple de un solo paso, una vía catabólica en una célula libera energía libre en una serie de reacciones. Un ejemplo es la respiración celular, que se ilustra por analogía en la figura 8-7c. Parte de las reacciones reversibles de la respiración se "arrastran" constantemente en una dirección; es decir, se mantienen fuera del equilibrio. La clave para mantener esta falta de equilibrio es que el producto de una reacción no se acumule, sino que se transforme en el reactivo del paso siguiente; finalmente, los productos de deshecho se eliminan. La secuencia completa de reacciones se mantiene funcionando por la enorme diferencia de energía libre entre la glucosa que se encuentra en la cima de la "colina" energética y el dióxido de carbono y el agua, que se encuentran en el final de la "ladera" de la colina. Mientras nuestras células tengan un suministro constante de glucosa -o de otros combustibles- y de oxígeno y sean capaces de eliminar los productos de deshecho al entorno, sus vías metabólicas nunca alcanzarán el equilibrio y podrán continuar efectuando el trabajo de la vida.

Vemos de nuevo lo importante que es pensar en los organismos como sistemas abiertos. La luz del sol proporciona una fuente diaria de energía libre para las plantas de un ecosistema y para otros organismos fotosintéticos. Los animales y los otros organismos no fotosintéticos de un ecosistema deben tener una fuente de energía libre en forma de productos orgánicos de la fotosíntesis. Ahora que hemos aplicado el concepto de energía libre al metabolismo, estamos preparados para ver de qué manera la célula efectúa, en realidad, el trabajo de la vida.



(a) Un sistema hidroeléctrico cerrado. El agua que fluye hacia abajo hace girar la turbina que impulsa un generador que aporta electricidad a un foco de luz, pero solamente hasta que el sistema alcanza el equilib



(c) Un sistema hidroeléctrico abierto de múltiples pasos. La respiració celular es análoga a este sistema. La glucosa se degrada en una serie de reacciones exergónicas que impulsan el trabajo de la célula. El producto de cada reacción se transforma en el reactivo de la siguiente, de modo que ninguna reacción alcanza el equilibrio.

▲ Fig. 8-7. Equilibrio y trabajo en sistemas cerrados y abiertos.

Evaluación de conceptos

- 1. La respiración celular emplea glucosa, que tiene un alto nivel de energía libre y libera CO₂ y agua, que tienen niveles bajos de energía libre. ¿La respiración es espontánea o no lo es? ¿Es exergónica o endergónica? ¿Qué ocurre con la energía liberada de la glucosa?
- 2. Un proceso central del metabolismo es el transporte de iones H+ a través de una membrana para crear un gradiente de concentración. En algunas condiciones, los iones H+ retroceden a través de la membrana e igualan las concentraciones a ambos lados. ¿En qué condiciones los iones H+ pueden realizar trabajo en este sistema?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



El ATP impulsa el trabajo celular acoplando reacciones exergónicas con reacciones endergónicas

Una célula realiza tres tipos principales de trabajos:

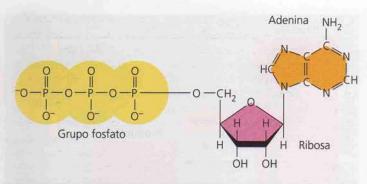
- ➤ *Trabajo mecánico*, como el batido de los cilios (véase cap. 6), la contracción de las células musculares y el movimiento de los cromosomas durante la reproducción celular.
- Trabajo de transporte, el bombeo de sustancias a través de las membranas contra la dirección del movimiento espontáneo (véase cap. 7).
- Trabajo químico, el impulso de las reacciones endergónicas que no ocurrirían espontáneamente, como la síntesis de polímeros a partir de monómeros (el foco de este capítulo y de los capítulos 9 y 10).

Una característica central de la forma en que las células manejan sus recursos energéticos para efectuar este trabajo es el acoplamiento energético, el uso de un proceso exergónico para conducir un proceso endergónico. El ATP es responsable de mediar la mayor parte del acoplamiento energético en las células y casi siempre actúa como la fuente inmediata de energía que impulsa el trabajo celular.

La estructura y la hidrólisis del ATP

El ATP (adenosina trifosfato) se presentó en el capítulo 4 cuando analizamos el grupo fosfato como grupo funcional. Aquí observaremos más de cerca la estructura de esta molécula. El ATP contiene al azúcar ribosa, con la base nitrogenada adenina y una cadena de tres grupos fosfato unidos a ella (fig. 8-8).

Los enlaces entre los grupos fosfato de la cola de ATP pueden romperse por hidrólisis. Cuando el enlace fosfato terminal se rompe, una molécula de fosfato inorgánico (abreviado \mathbb{D}_i en todo el libro) abandona el ATP, que se transforma en adenosina difosfato, o ADP **(fig. 8-9)**. La reacción es exergónica y en con-

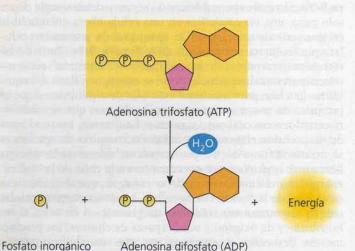


▲ Fig. 8-8. La estructura del adenosín trifosfato (ATP). En la célula, la mayor parte de los grupos hidroxilo de los fosfatos se encuentran ionizados (-O-)

diciones estándar libera 7,3 kcal de energía por mol de ATP hidrolizado:

ATP + H₂O
$$\rightarrow$$
 ADP + \bigcirc _i
 $\Delta G = -7.3 \text{ kcal/mol } (-30.5 \text{ kJ/mol}) \text{ (condiciones estándar)}*$

El cambio de energía libre para muchas reacciones distintas se ha medido en laboratorio en condiciones estándar. Si la ΔG en una reacción endergónica es menor que la energía liberada por la hidrólisis de ATP, entonces las dos reacciones pueden acoplarse de modo que —en total— las reacciones acopladas sean exergónicas (fig. 8-10).



▲ Fig. 8-9. La hidrólisis del ATP. La hidrólisis del ATP genera fosfato inorgánico (♠) y ADP.

^{*}En las células, las condiciones no se adaptan a las condiciones estándar debido, en gran parte, a que las concentraciones de los reactivos y los productos son distintas de 1 M. Por ejemplo, cuando ocurre la hidrólisis de ATP en condiciones celulares, la ΔG real es de alrededor de -13 kcal/mol, 78% superior a la energía liberada por la hidrólisis de ATP en condiciones estándar.

Dado que su hidrólisis libera energía, los enlaces fosfato del ATP en ocasiones se conocen como enlaces fosfato de alta energía, pero el término es confuso. Los enlaces fosfato del ATP no son enlaces usualmente fuertes, como podría implicar el término "alta energía"; en realidad es la molécula en sí la que tiene alta energía con relación a la de los productos (ADP y P_i). La liberación de energía durante la hidrólisis de ATP proviene del cambio químico a un estado de energía libre más bajo, no de los enlaces fosfato en sí mismos.

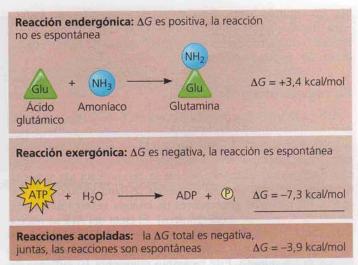
El ATP es útil para las células porque la energía que libera al hidrolizarse un grupo fosfato es algo mayor que la energía que liberan la mayoría del resto de las moléculas. Pero, ¿por qué esta hidrólisis libera tanta energía? Si examinamos la molécula de ATP de la figura 8-8, podemos ver que los tres grupos fosfato tienen carga negativa. Estas cargas similares se encuentran agrupadas y su repulsión mutua contribuye a la inestabilidad de esta región de la molécula de ATP. La cola trifosfato del ATP es el equivalente químico de una represa comprimida.

De qué manera realiza trabajo el ATP

Cuando el ATP se hidroliza en un tubo de ensayo, la liberación de energía simplemente calienta el agua que lo rodea. En un organismo, la misma generación de calor en ocasiones puede ser beneficiosa. Por ejemplo, la acción de tiritar emplea la hidrólisis de ATP que se produce durante la contracción muscular para generar calor y calentar el organismo. Sin embargo, en la mayoría de los casos, la generación de calor en las células, por sí sola, sería un uso ineficiente (y potencialmente peligroso) de un recurso energético valioso.

En lugar de ello, con la ayuda de enzimas específicas la célula es capaz de acoplar la energía de la hidrólisis de ATP directamente a procesos endergónicos, transfiriendo un grupo fosfato del ATP a cierta otra molécula, como el reactivo. El receptor del grupo fosfato se dice, que resulta fosforilado. La clave para acoplar las reacciones exergónicas y endergónicas es la formación de este intermediario fosforilado, que es más reactivo (menos estable) que la molécula no fosforilada original.

Los tres tipos de trabajo celular —mecánico, de transporte y químico—casi siempre son impulsados por la hidrólisis de ATP (fig. 8-11). En cada caso, el grupo fosfato se transfiere desde el ATP a otra molécula y esta molécula fosforilada sufre un cambio que realiza trabajo. Un ejemplo es la síntesis del aminoácido glutamina a partir de ácido glutámico (otro aminoácido) y amoníaco (fig. 8-11c). En primer lugar, el ATP fosforila al ácido glutámico (Glu), y la transforma en un intermediario fosforilado menos esta-



▲ Fig. 8-10. Acoplamiento energético empleando la hidrólisis de ATP. En este ejemplo, el proceso exergónico de la hidrólisis del ATP se emplea para llevar a cabo un proceso endergónico: la síntesis del aminoácido glutamina a partir de ácido glutamico y amoníaco.

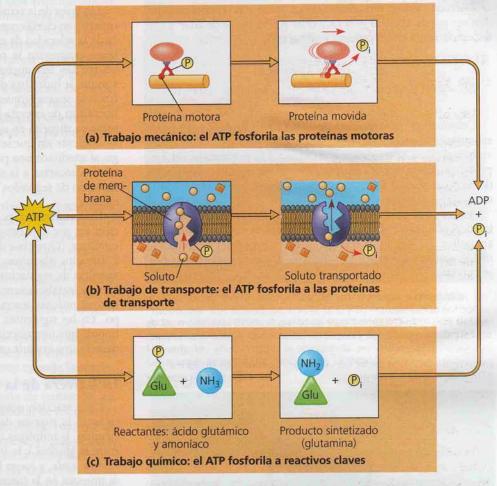


Fig. 8-11. Modo en que el ATP impulsa el trabajo celular. La transferencia de grupos fosfato es el mecanismo responsable de la mayor parte de los tipos de trabajo celular. Por ejemplo, (a) El ATP impulsa el trabajo mecánico al fosforilar las proteínas motoras, como las que mueven los orgánulos a lo largo de las "vías" del citoesqueleto en las células. El ATP también (b) impulsa el transporte activo al fosforilar ciertas proteínas de membrana y (c) impulsa el trabajo químico al fosforilar reactivos clave, en este caso, ácido glutámico que luego se convierte en glutamina. Las moléculas fosforiladas pierden los grupos fosfato a medida que se desarrolla el trabajo y dejan ADP y fosfato inorgánico ((P)) como productos. La respiración celular reabastece los suministros de ATP al impulsar la fosforilación de ADP, como veremos en el siguiente capítulo.

ble. En segundo lugar, el amoníaco desplaza al grupo fosfato para transformarla en glutamina (Glu–NH₂). Dado que el proceso completo resulta exergónico, ocurre de forma espontánea (fig. 8-10).

La regeneración de ATP

Un organismo que trabaja emplea ATP de forma continua, pero el ATP es una fuente renovable que puede regenerarse por la adición de fosfato al ADP (fig. 8-12). La energía libre requerida para fosforilar ADP proviene de las reacciones de degradación exergónicas (catabolismo) de la célula. Esta ida y vuelta del fosfato inorgánico y de la energía se llama ciclo del ATP y acopla los procesos generadores de energía (exergónicos) con los que la consumen (endergónicos). El ciclo del ATP se realiza a un ritmo asombroso. Por ejemplo, una célula muscular que está realizando trabajo recicla su depósito completo de ATP en menos de un minuto. Este recambio representa 10 millones de moléculas de ATP consumidas y regeneradas por cada segundo en cada célula. Si el ATP no se generara por la fosforilación del ADP, los seres humanos emplearían casi su peso completo en ATP cada día.

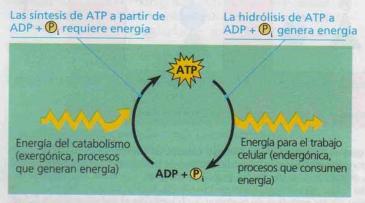
Dado que ambas direcciones de un proceso reversible no pueden ser cuesta abajo la generación de ATP a partir de ADP y \bigcirc necesariamente es un proceso endergónico:

$$ADP + \textcircled{D}_i \rightarrow ATP + H_2O$$

$$\Delta G = +7.3 \text{ kcal/mol (+30,5 kJ/mol) (condiciones estándar)}$$

Debido a que la formación de ATP a partir de ADP y D_i no es espontánea se debe emplear energía libre para que ocurra. Las vías catabólicas (exergónicas), en especial la respiración celular, proporcionan la energía para el proceso endergónico de síntesis de ATP. Las plantas también emplean energía lumínica para producir ATP.

Así, el ciclo del ATP es un torniquete a través del cual pasa la energía durante su transferencia desde la vía catabólica a la anabólica. De hecho, la energía química potencial temporariamente almacenada en el ATP impulsa la mayor parte del trabajo celular.



▲ Fig. 8-12. El ciclo del ATP. La energía liberada por reacciones de degradación (catabolismo) en la célula se emplea para fosforilar ADP, regenerando el ATP. La energía almacenada en el ATP impulsa la mayor parte del trabajo celular.

Evaluación de conceptos



- 1. En la mayor parte de los casos, ¿de qué manera el ATP transfiere energía desde los procesos exergónicos a los endergónicos dentro de la célula?
- 2. ¿Cuáles de los siguientes grupos tiene más energía libre: ácido glutámico + amoníaco + ATP, o glutamina + ADP + P_i? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 8-4

Las enzimas aceleran las reacciones metabólicas al disminuir las barreras energéticas

Las leyes de la termodinámica nos dicen qué ocurrirá y qué no ocurrirá en ciertas condiciones concretas, pero no informan acerca de la velocidad de estos procesos. Una reacción química espontánea ocurre sin la necesidad de energía externa, pero puede ocurrir tan lentamente que resulte imperceptible. Por ejemplo, aunque la hidrólisis de sacarosa (el azúcar de mesa) a glucosa y fructosa sea exergónica, puesto que ocurre espontáneamente con liberación de energía libre ($\Delta G = -7$ kcal/mol), una solución de sacarosa disuelta en agua estéril permanecerá años a temperatura ambiente sin que se produzca hidrólisis apreciable. Sin embargo, si añadimos una pequeña cantidad de un catalizador como la enzima sacarasa a la solución, toda la sacarosa se hidrolizará en un lapso de segundos (**fig. 8-13**). ¿Cómo puede efectuar esto la enzima?

Un catalizador es un agente químico que acelera una reacción sin ser consumido por ella; una enzima es una proteína catalítica. (Otra clase de catalizadores biológicos, hechos de RNA y llamados ribozimas, se analizan en los capítulos. 17 y 26). En ausencia de regulación enzimática, el tráfico químico a través de las vías metabólicas se volvería desesperadamente congestionado porque muchas reacciones químicas demandarían mucho tiempo. En las siguientes dos secciones se analizará qué es lo que impide que una reacción espontánea ocurra más rápido y de qué manera una enzima cambia la situación.

La barrera de la energía de activación

Cada reacción química que ocurre entre las moléculas implica tanto la ruptura de enlaces como la formación de ellos. Por ejemplo, la hidrólisis de la sacarosa implica la ruptura del enlace entre la glucosa y la fructosa y uno de los enlaces de una molécula de agua, y luego la formación de dos enlaces nuevos, como se muestra en la figura 8-13. El cambio de una molécula a otra generalmente implica el paso de la molécula inicial a un estado altamente inestable antes de que pueda ocurrir la reacción. Esta contorsión de la molécula puede compararse con el anillo de un llavero metálico cuando uno fuerza la curvatura para añadir una nueva llave. El anillo del llavero es altamente inestable en su forma abierta, pero vuelve a su estado estable una vez que las llaves han sido introducidas y han recorrido todo el camino alrededor del anillo. Para llegar al estado de contorsión en el que los

$$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{OH} \\ \text{H} \\ \text{OH} \\ \text{OH} \\ \text{OH} \\ \text{H} \\ \text{OH} \\ \text$$

▲ Fig. 8-13. Ejemplo de una reacción catalizada por enzimas: la hidrólisis de sacarosa por la enzima sacarasa.

enlaces pueden cambiar, las moléculas reactivas deben absorber energía de su entorno. Cuando se forman los nuevos enlaces de las moléculas producidas, la energía se libera en forma de calor y las moléculas vuelven a sus formas estables con energías más baias.

La inversión inicial de energía para que una reacción inicial —la energía necesaria para contorsionar las moléculas de reactivo de modo que puedan modificarse los enlaces— se conoce como energía libre de activación o energía de activación, abreviada E_A en este libro. Podemos considerar la energía de activación como la cantidad de energía requerida para empujar a los reactantes más allá de una barrera energética o una cuesta, de modo que pueda iniciarse la parte "cuesta abajo" de la reacción. La figura 8-14 muestra los cambios de energía para una reacción exergónica hipotética que intercambia porciones de las dos moléculas de reactivo:

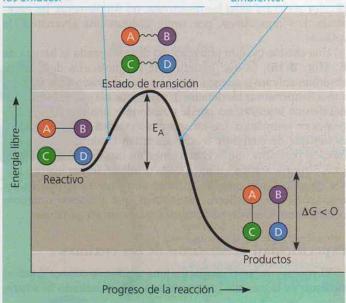
$$AB + CD \rightarrow AC + BD$$

La energización o activación de los reactivos es representada por la porción cuesta arriba del gráfico, mientras que el contenido de energía libre de las moléculas de reactivo aumenta. En el cénit, los reactivos se encuentran en una condición inestable conocida como estado de transición: ellos están activados y en esta situación es posible la ruptura y la formación de nuevos enlaces. La fase de formación de enlaces de la reacción corresponde a la parte cuesta bajo de la curva, que muestra la pérdida de energía libre por parte de las moléculas.

La energía de activación con frecuencia se aporta en forma de calor, que las moléculas de reactivo absorben del entorno. Los enlaces de los reactivos se rompen únicamente cuando las moléculas han absorbido suficiente energía como para volverse inestables y, por tanto, más reactivas (en el estado de transición, en el pico de la curva en la figura 8-14). La absorción de energía térmica incrementa la velocidad de las moléculas de reactivo de modo que colisionan con mayor frecuencia y más fuerza. Además, la agitación térmica de los átomos en la molécula determina que sea más probable que se rompan los enlaces. A medida que las moléculas se establecen en sus disposiciones de unión nuevas, más estables, la energía se libera al entorno. Si la reacción es exergónica, E_A obtendrá dividendos, ya que la formación de nuevos enlaces libera más energía que la que fue invertida en romper los enlaces viejos.

La reacción que se muestra en la figura 8-14 es exergónica y se produce de forma espontánea. Sin embargo, la energía de activación proporciona una barrera que determina la velocidad de la reacción. Los reactivos deben absorber suficiente energía para Los reactivos AB y CD deben absorber suficiente energía del entorno como para alcanzar el estado de transición inestable, en el que pueden romperse los enlaces.

Los enlaces se rompen se forman otros nuevos y se libera energía al ambiente.



▲ Fig. 8-14. Perfil energético de un reacción exergónica. Las "moléculas" son hipotéticas, con A, B, C y D, representando porciones de las moléculas. Desde el punto de vista termodinámico, ésta es una reacción exergónica, con una ΔG negativa, y la reacción ocurre espontáneamente. Sin embargo, la energía de activación (E_A) genera una barrera que determina la velocidad de la reacción.

alcanzar la cima de la barrera de la energía de activación antes de que la reacción pueda proceder. En el caso de algunas reacciones, la $\rm E_A$ es lo suficientemente limitada como para que a una temperatura ambiente haya suficiente energía térmica para que la mayor parte de los reactantes alcancen el estado de transición en un tiempo corto. En la mayoría de los casos, sin embargo, la $\rm E_A$ es tan alta y el estado de transición se alcanza en tan raras ocasiones que la reacción difícilmente se producirá. En estos casos, la reacción ocurrirá a una velocidad notable solamente si los reactivos se calientan. Las bujías de encendido del motor de un coche energizan la mezcla gasolina-oxígeno de modo que las moléculas alcancen el estado de transición y reaccionen; únicamente entonces puede producirse la liberación explosiva de

energía que impulsa los pistones. Sin una chispa, la mezcla de los hidrocarburos del combustible y del oxígeno no reaccionara porque la barrera de $\rm E_A$ es demasiado alta.

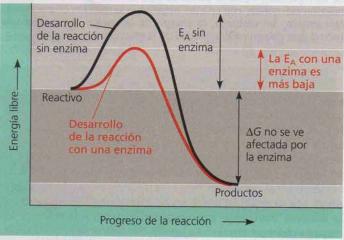
De qué manera las enzimas disminuyen la barrera de E_A

Las proteínas, el DNA y otras moléculas complejas de la célula, son ricas en energía libre y tienen el potencial de descomponerse espontáneamente, es decir, las leyes de la termodinámica favorecen su degradación. Estas moléculas persisten solamente porque a las temperaturas típicas para las células pocas moléculas pueden superar la barrera de la energía de activación. Sin embargo, las barreras para algunas reacciones deben ser superadas ocasionalmente para que las células lleven a cabo los procesos necesarios para la vida. El calor acelera una reacción y permite que los reactivos logren el estado de transición con mayor frecuencia, pero esta solución sería inadecuada para los sistemas biológicos. En primer lugar, las altas temperaturas desnaturalizan las proteínas y matan las células. En segundo lugar, el calor acelerará todas las reacciones, no simplemente las necesarias. Los organismos, por tanto, utilizan una alternativa: la catálisis.

Una enzima cataliza una reacción disminuyendo la barrera de ${\rm E_A}$ (fig. 8-15), lo que permite que las moléculas de reactivo absorban suficiente energía para alcanzar el estado de transición aún a temperaturas moderadas. Una enzima no puede cambiar la ΔG de una reacción; no puede transformar una reacción endergónica en exergónica. Las enzimas sólo pueden acelerar las reacciones que de cualquier modo ocurrirían finalmente, pero esta función posibilita que la célula tenga un metabolismo dinámico para dirigir el tráfico químico de la célula de forma ligera a través de ella. Dado que las enzimas son muy selectivas en las reacciones que catalizan, determinan qué procesos químicos ocurrirán en la célula, en cualquier momento en particular.

Especificidad de sustrato de las enzimas

El reactivo sobre el cual actúa una enzima se conoce como el **sustrato** de la enzima. La enzima se une a su sustrato (o sustra-



▲ Fig. 8-15. Efecto de las enzimas en la velocidad de reacción. Sin afectar al cambio de energía libre (ΔG) de una reacción, una enzima la acelera al reducir su energía de activación (E_{α}).

tos, cuando hay dos o más reactivos) para formar un **complejo enzima-sustrato**. Mientras que la enzima y el sustrato se mantienen unidos, la acción catalítica de la enzima convierte el sustrato en producto (o productos) de la reacción. El proceso completo puede resumirse del siguiente modo:

Por ejemplo, la enzima sacarasa (la mayoría de los nombres de las enzimas terminan en -asa) cataliza la hidrólisis del disacárido sacarosa a sus dos monosacáridos, glucosa y fructosa (fig. 8-13).

La reacción catalizada por cada enzima es muy específica; una enzima puede reconocer su sustrato específico aun entre compuestos íntimamente relacionados como los isómeros. Por ejemplo, la sacarasa únicamente actuará sobre la sacarosa y no se unirá a otros disacáridos como la maltosa. ¿Qué explica este reconocimiento molecular? Recuerde que las enzimas son proteínas y que éstas son macromoléculas con conformaciones tridimensionales únicas. La especificidad de una enzima resulta de su forma, que es consecuencia de su secuencia de aminoácidos.

Únicamente una región restringida de la molécula enzimática se une al sustrato. Esta región, llamada sitio activo, típicamente es un bolsillo o un surco en la superficie de la proteína (fig. 8-16a). Habitualmente, el sitio activo está formado solamente por unos pocos aminoácidos de la enzima y el resto de la molécula proteica proporciona el marco que determina la configuración del sitio activo. La especificidad de una enzima se atribuye a un encastre compatible entre la forma de su sitio activo y la forma del sustrato. El sitio activo, sin embargo, no es un receptáculo rígido para el sustrato. Cuando el sustrato entra al sitio activo, las interacciones entre sus grupos químicos y las que tiene con los aminoácidos de la proteína, determinan que la enzima cambie su forma ligeramente, de modo que el sitio activo se une aún con mayor facilidad alrededor del sustrato (fig. 8-16b). Este ajuste inducido es como un apretón de manos. El ajuste inducido conduce a los grupos químicos del sitio activo a posiciones que aumentan su capacidad para catalizar la reacción química.

Catálisis en el sitio activo de la enzima

En una reacción enzimática, el sustrato se une al sitio activo (fig. 8-17). En la mayoría de los casos, el sustrato se mantiene en el sitio activo por medio de interacciones débiles, como puentes de hidrógeno y enlaces iónicos. Las cadenas laterales (grupos R) de unos pocos aminoácidos que constituyen el sitio activo catalizan la conversión del sustrato al producto, y el producto sale del sitio activo. Luego, la enzima está libre para tomar otra molécula de sustrato en su sitio activo. El ciclo completo ocurre con tanta rapidez que una misma molécula de enzima actúa típicamente sobre cerca de 1 000 moléculas de sustrato por segundo. Algunas enzimas son mucho más rápidas. Las enzimas, como otros catalizadores, emergen de la reacción con su forma original. Por lo tanto, cantidades muy pequeñas de enzima pueden tener

▶ Fig. 8-16. Ajuste inducido entre una enzima y su sustrato. (a) En este modelo gráfico realizado por ordenador el sitio activo de esta enzima (hexocinasa, que se muestra en azul) forma un surco en su superficie. Su sustrato es glucosa (rojo). (b) Cuando el sustrato entra al sitio activo, induce un cambio en la forma de la proteína. Este cambio permite que se formen enlaces más débiles, lo que determina que el sitio activo abrace al sustrato y lo mantenga en su lugar.

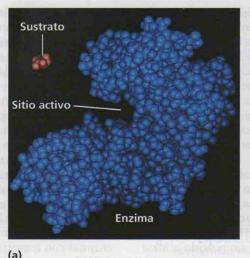
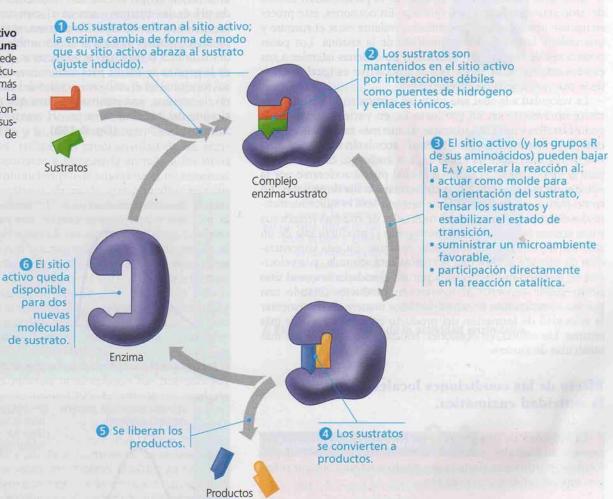




Fig. 8-17. El sitio activo y el ciclo catalítico de una enzima. Una enzima puede convertir una o más moléculas de reactivo en una o más moléculas de producto. La enzima mostrada aquí convierte dos moléculas de sustrato en dos moléculas de producto.



(b)

un enorme impacto metabólico al funcionar una y otra vez en ciclos catalíticos.

La mayoría de las reacciones metabólicas son reversibles y una enzima puede catalizar tanto una reacción directa como la inversa. Que prevalezca una reacción u otra dependerá sobre todo de las concentraciones relativas de los reactivos y de los productos. La enzima cataliza siempre la reacción en dirección al equilibrio.

Las enzimas emplean una variedad de mecanismos que disminuyen la energía de activación y aceleran una reacción (fig. 8-17, paso 3). En primer lugar, en las reacciones que involucran dos o más reactivos el sitio activo proporciona un molde para

que los sustratos se aproximen en la orientación adecuada para que la reacción ocurra entre ellos. En segundo lugar, a medida que el sitio activo de la enzima sujeta con fuerza los sustratos unidos, la enzima puede estirar las moléculas de sustrato hacia su configuración de estado de transición, tensando y curvando enlaces químicos críticos que deben romperse durante la reacción. Dado que la E_A es proporcional a la dificultad de romper los enlaces, la distorsión del sustrato determina que éste se aproxime al estado de transición y de este modo reduce la cantidad de energía libre que debe absorberse para lograr un estado de transición.

En tercer lugar, el sitio activo también puede proporcionar un microambiente que es más conducente a un tipo particular de reacción que la solución misma sin la enzima. Por ejemplo, si el sitio activo tiene aminoácidos con cadenas acídicas (grupos R), el sitio activo puede ser un bolsillo de bajo pH en una célula que es, por lo demás, neutra. En estos casos, un aminoácido acídico puede facilitar la transferencia de H+ al sustrato como un paso clave en la catalización de la reacción.

Un cuarto mecanismo de catálisis es la participación directa del sitio activo en la reacción química. En ocasiones, este proceso incluso involucra un breve enlace covalente entre el sustrato y una cadena lateral de un aminoácido de la enzima. Los pasos posteriores de la reacción restablecen las cadenas laterales a sus estados originales, de modo que el sitio activo es igual después de la reacción que antes de ella.

La velocidad a la cual una cantidad particular de enzima convierte un sustrato en un producto es, en parte, función de la concentración inicial del sustrato: cuanto más moléculas de sustrato haya disponibles, más a menudo accederán a los sitios activos de las moléculas de enzimas. Sin embargo, hay un límite para la velocidad de reacción a la cual puede acelerarse por la adición de más sustrato a una concentración fija de enzimas. En cierto punto, la concentración de sustrato será lo suficientemente alta como para que todas las moléculas de enzimas tengan sus sitios activos afectados. Tan pronto como el producto sale de un sitio activo, entra otra molécula de sustrato. En esta concentración de sustrato se dice que la enzima está saturada, y la velocidad de reacción es determinada por la velocidad a la que el sitio activo puede convertir al sustrato en producto. Cuando una población enzimática se satura, la única manera de incrementar la velocidad de formación del producto consiste en añadir más enzima. Las células, en ocasiones, realizan esto sintetizando más moléculas de enzima.

Efecto de las condiciones locales sobre la actividad enzimática.

La actividad de una enzima –su eficacia– se ve afectada por factores ambientales generales, como la temperatura y el pH. También puede verse afectada por productos químicos que influyen específicamente en la enzima.

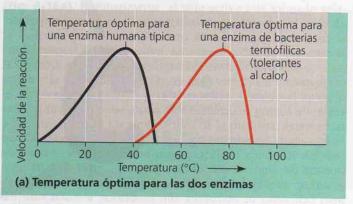
Efectos de la temperatura y del pH

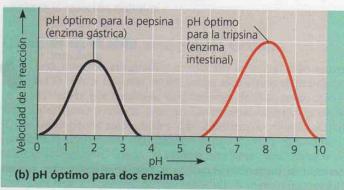
Recuérdese del capítulo 5 que las estructuras tridimensionales de las proteínas son sensibles a su ambiente. En consecuencia, cada enzima opera mejor en algunas condiciones que en otras, porque estas condiciones óptimas favorecen la estructura más activa para la molécula de enzima.

La temperatura y el pH son factores ambientales importantes en la actividad de una enzima. Hasta cierto punto, la velo-

cidad de un reacción enzimática se incrementa al aumentar la temperatura, en parte porque los sustratos colisionan con los sitios activos con mayor frecuencia cuando las moléculas se mueven con rapidez. Sin embargo, por encima de cierta temperatura, la velocidad de la reacción enzimática cae abruptamente. La agitación térmica de la molécula de enzima rompe los puentes de hidrógeno, los enlaces iónicos y otras interacciones débiles que estabilizan la estructura activa, la molécula proteica finalmente se desnaturaliza. Cada enzima tiene una temperatura óptima a la cual la velocidad de reacción es máxima. Estando la enzima sin desnaturalizar, esta temperatura permite el mayor número de colisiones moleculares y la conversión más rápida de los reactivos a producto. La mayoría de las enzimas humanas tienen temperaturas óptimas entre 35 °C y 40 °C (cercanas a la temperatura corporal humana). Las bacterias que viven en manantiales de agua caliente contienen enzimas con temperaturas óptimas de 70 °C o superiores (fig.

Así como las enzimas tienen una temperatura óptima, también tienen un pH al cual son más activas. Los valores óptimos de pH de las enzimas caen en el espectro de 6 a 8, pero hay excepciones. Por ejemplo, la pepsina, una enzima digestiva del estómago, trabaja mejor a pH 2. Un ambiente acídico de este tipo desnaturaliza la mayoría de las enzimas, pero la estructura activa de la pepsina se adapta para mantener su estructura tridimensional funcional en el ambiente acídico del estómago. Por el contrario, la tripsina, una enzima digestiva que reside en el ambiente alcalino del intestino, tiene un pH óptimo de 8 y se desnaturalizaría en el estómago (fig. 8-18b).





▲ Fig. 8-18. Factores ambientales que afectan a la actividad enzimática. Cada enzima tiene (a) una temperatura y (b) un pH óptimos que favorecen la conformación más activa de la molécula proteica.

Cofactores

Muchas de las enzimas requieren ayudantes no proteicos para su actividad catalítica. Estos auxiliares, llamados cofactores, pueden unirse de forma estrecha a la enzima como residentes permanentes o bien pueden unirse de modo laxo y reversible junto con el sustrato. Los cofactores de algunas enzimas son inorgánicos, como los átomos metálicos de cinc, hierro y cobre en forma iónica. Si el cofactor es una molécula orgánica, se le llama más específicamente coenzima. La mayor parte de las vitaminas son coenzimas o materias primas a partir de las cuales se elaboran las coenzimas. Los cofactores funcionan de diversas maneras pero, en todos los casos en los que se emplean, tienen una función crucial en las catálisis. Se encontrarán ejemplos de cofactores más adelante en este libro.

Inhibidores enzimáticos

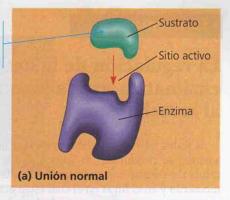
Ciertos productos químicos inhiben de forma selectiva la acción de enzimas específicas, y hemos aprendido mucho acerca de la función de las enzimas estudiando los efectos de estas moléculas. Si el inhibidor se une a la enzima mediante enlaces covalentes, la inhibición a menudo es irreversible.

Muchos inhibidores enzimáticos, sin embargo, se unen a la enzima mediante enlaces débiles, en cuyo caso la inhibición es reversible. Algunos inhibidores reversibles se asemejan a la molécula normal de sustrato y compiten por su admisión en el sitio activo (figs. 8-19a y b). Estos imitadores, llamados inhibidores competitivos, reducen la productividad de las enzimas al bloquear los sustratos e impedir la entrada a los sitios activos. Este tipo de inhibición puede superarse al incrementar la concentración de sustrato, de modo que a médida que los sitios activos queden disponibles, haya más moléculas de sustrato que de inhibidor para entrar a los sitios.

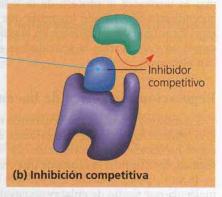
Por el contrario, los **inhibidores no competitivos** no compiten directamente con el sustrato para unirse a la enzima en el sitio activo **(fig. 8-19c)**. En su lugar, impiden las reacciones enzimáticas al unirse a otra parte de la enzima. Esta interacción determina que la molécula de enzima cambie su forma y vuelva al sitio activo menos efectivo para catalizar la conversión de sustrato en producto.

Las toxinas y los venenos con frecuencia son inhibidores enzimáticos irreversibles. Un ejemplo es el sarín, un gas que ataca el sistema nervioso y que provocó la muerte de muchas personas y lesiones a muchas otras cuando fue liberado por terroristas en el metro de Tokio 1995. Esta molécula pequeña se une de forma covalente al grupo R del aminoácido serina, que se encuentra en el sitio activo de la acetilcolinesterasa, una enzima importante para el sistema nervioso. Otros ejemplos son los pesticidas DDT y paratión, inhibidores de enzimas cruciales en el sistema nervioso. Por último, muchos antibióticos son inhibidores de enzimas específicas de las bacterias. Por ejemplo, la penicilina bloquea el sitio activo de una enzima que muchas bacterias emplean para elaborar sus paredes celulares.

Los inhibidores enzimáticos mencionados, que son venenos metabólicos, pueden dar la impresión de que la inhibición enzimática es, en general, anormal y dañina. Sin embargo, las moléculas naturalmente presentes en la célula con frecuencia regulan la actividad de las enzimas al actuar como inhibidores. Esta regulación –inhibición selectiva– es esencial para el control del metabolismo celular, como analizaremos a continuación. Un sustrato puede unirse normalmente al sitio activo de una enzima.



Un inhibidor competitivo imita al sustrato, y compite por el sitio activo.



Un inhibidor no competitivo se une a la enzima en un sitio distinto del sitio activo y altera su conformación de modo que su sitio activo ya no sea funcional.



▲ Fig. 8-19. Inhibición de la actividad enzimática.

Evaluación de conceptos 💋

- Muchas reacciones espontáneas ocurren con mucha lentitud. ¿Por qué no ocurren instantáneamente todas las reacciones espontáneas?
- Describa por qué las enzimas actúan sólo sobre sustratos muy específicos.
- El malonato es un inhibidor competitivo de la enzima succinato deshidrogenasa. Describa de qué manera el malonato evitaría que la enzima actúe sobre su sustrato normal succinato.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 8-5

La regulación de la actividad enzimática ayuda a controlar al metabolismo

Si todas las vías metabólicas de la célula operaran simultáneamente, se produciría un caos químico. La capacidad de una célula de regular con gran precisión sus vías metabólicas en el momento y en el lugar en el cual están activas las diferentes enzimas es intrínseca al proceso de la vida. La célula realiza esto encendiendo o apagando los genes que codifican para enzimas específicas (como analizaremos en la unidad tres) o, como explicamos aquí, regulando la actividad de enzimas una vez que se han elaborado.

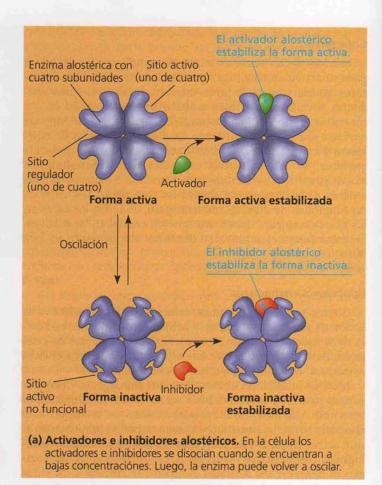
Regulación alostérica de las enzimas

En muchos casos, las moléculas que regulan de forma natural la actividad enzimática de una célula se comportan como inhibidores no competitivos reversibles (fig. 8-19c). Estas moléculas reguladoras cambian la forma de una enzima y el funcionamiento de su sitio activo al unirse a un sitio en cualquier lugar de la molécula por medio de enlaces no covalentes. **Regulación alostérica** es el término empleado para describir cualquier caso en el cual la función de una proteína en un sitio se ve afectada por la unión de una molécula reguladora en un sitio distinto. Ello puede resultar en la inhibición o en la estimulación de la actividad de una enzima.

Activación e inhibición alostérica

La mayor parte de las enzimas reguladas alostéricamente se construyen a partir de dos o más cadenas polipeptídicas, o subunidades (fig. 8-20). Cada subunidad tiene su propio sitio activo. El complejo entero oscila entre dos estados conformacionales, uno catalíticamente activo y el otro inactivo (fig. 8-20a). En el caso más simple de regulación alostérica, una molécula reguladora al activar o inhibir se une a un sitio regulador (en ocasiones llamado sitio alostérico), con frecuencia localizado donde se unen las subunidades. La unión de un activador a un sitio regulador estabiliza la estructura y tiene sitios activos funcionales, mientras que la unión de un inhibidor estabiliza la forma inactiva de la enzima. Las subunidades de una enzima alostérica encajan de modo que un cambio de conformación en una subunidad se transmite a todas las otras. A través de esta interacción de subunidades, una única molécula, activadora o inhibidora, que se une a un sitio regulador, afectará los sitios activos de todas las subunidades.

Las concentraciones fluctuantes de los reguladores pueden provocar un complejo patrón de respuesta en la afinidad de las enzimas celulares. Los productos de la hidrólisis de ATP (ADP y P), por ejemplo, desempeñan un papel central en equilibrar el flujo del tráfico entre las vías anabólica y catabólica por sus efectos sobre enzimas clave. Por ejemplo, el ATP se une a varias enzimas catabólicas de forma alostérica, lo cual disminuye su afinidad por el sustrato e inhibe su actividad. Sin embargo, el ADP funciona como un activador de las mismas enzimas. Esto es lógico dado que una función central del catabolismo consiste en regenerar ATP. Si la producción de ATP se ve retrasada con respecto





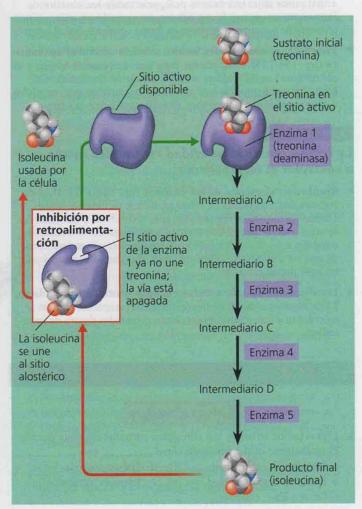
▲ Fig. 8-20. Regulación alostérica de la actividad enzimática.

a la cantidad de ATP que se usa, se acumula ADP y esto activa enzimas centrales que aceleran el metabolismo, produciendo más ATP. Si el suministro de ATP excede la demanda, entonces el catabolismo se vuelve más lento a medida que se acumulan moléculas de ATP y se unen a estas mismas enzimas, inhibiéndolas. El ATP, el ADP y otras moléculas relacionadas también afectan a enzimas clave en las vías anabólicas. De esta forma, las enzimas alostéricas controlan la velocidad de reacciones clave en las vías metabólicas.

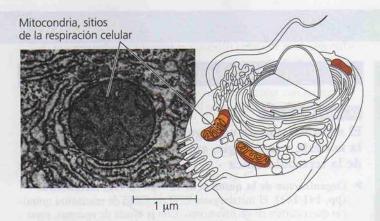
En otro tipo de activación alostérica, una molécula de sustrato que se une a un sitio activo puede estimular el poder catalítico de una enzima de múltiples subunidades, al afectar a los otros sitios activos (fig. 8-20b). Si una enzima tiene dos subunidades o más, una molécula de sustrato que provoca su adecuación inducida en una subunidad puede desencadenar el mismo cambio de conformación favorable en todas las otras subunidades de la enzima. Este mecanismo, llamado cooperatividad, amplifica la respuesta de las enzimas a los sustratos: una molécula de sustrato prepara a la enzima para aceptar moléculas adicionales con mayor rapidez.

Inhibición por retroalimentación

Cuando el ATP inhibe alostéricamente a una enzima en una vía generadora de ATP, el resultado es la inhibición por retroalimentación, un método común de control metabólico. En la inhibición por retroalimentación se apaga una vía metabólica por la unión inhibitoria de su producto final a una enzima que actúa de forma temprana en la vía. La figura 8-21 muestra un ejemplo de este mecanismo control que opera en una vía anabólica. Algunas células emplean esta vía de cinco pasos para sintetizar al aminoácido isoleucina a partir de treonina, otro aminoácido. A



▲ Fig. 8-21. Inhibición por retroalimentación en la síntesis de isoleucina.



▲ Fig. 8-22. Orgánulos y orden estructural en el metabolismo. Los orgánulos como estas mitocondrias (MET) contienen enzimas que llevan a cabo funciones específicas, en este caso, la respiración celular.

medida que la isoleucina se acumula, vuelve más lenta su propia síntesis dado que inhibe alostéricamente la enzima del paso inicial de la vía. La inhibición por retroalimentación, por lo tanto, evita que la célula continúe gastando recursos químicos al sintetizar más isoleucina que la necesaria.

Localización específica de las enzimas dentro de la célula

La célula no es simplemente una bolsa de sustancias químicas con miles de diferentes tipos de enzimas y sustratos en una mezcla aleatoria. Las estructuras que se encuentran dentro de la célula ayudan a ordenar las vías metabólicas. En algunos casos, un conjunto de enzimas que actúan en varios pasos de una vía metabólica se unen formando un complejo multienzimático. La distribución controla y acelera la secuencia de reacciones dado que el producto de la primera enzima se transforma en el sustrato de una enzima adyacente en el complejo, y así sucesivamente, hasta que se libera el producto final. Algunas enzimas y complejos enzimáticos tienen localizaciones fijas dentro de la célula y actúan como componentes estructurales de membranas concretas. Otras están en solución dentro de orgánulos eucariontes rodeados de membranas específicas, cada uno con su propio ambiente químico interno. Por ejemplo, en las células eucariontes, las enzimas para la respiración celular residen en ubicaciones específicas dentro de la mitocondria (fig. 8-22).

En este capítulo hemos aprendido que el metabolismo, la convergencia del conjunto de vías químicas características de la vida, es un juego coreográfico de miles de distintos tipos de moléculas celulares. En el siguiente capítulo exploraremos la respiración celular, la vía catabólica principal que degrada las moléculas orgánicas y libera energía para el proceso crucial de la vida.

Evaluación de conceptos 🦚



 ¿De qué manera un activador y un inhibidor tienen efectos diferentes en una enzima regulada de forma alostérica?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🖁

Concepto



El metabolismo de un organismo transforma la materia y la energía, sujeto a las leyes de la termodinámica

- Organización de la química de la vida en vías metabólicas (pp. 141-142). El metabolismo es el conjunto de reacciones químicas que ocurren en un organismo. Con la ayuda de enzimas, sigue vías que se cruzan y pueden ser catabólicas (que degradan moléculas y liberan energía) o anabólicas (que construyen moléculas y consumen energía).
- Formas de energía (pp. 142-143). La energía es la capacidad de provocar cambio; algunas formas de energía realizan trabajo al mover materia. La energía cinética se asocia con el movimiento. La energía potencial está almacenada en la localización o estructura de la materia e incluye energía química almacenada en la estructura molecular.
- Las leyes de la transformación de la energia (pp. 143-144). La primera ley, la conservación de la energía, establece que la energía no puede crearse ni destruirse, sólo transferirse o transformarse. La segunda ley establece que los cambios espontáneos, los que no requieren entrada de energía desde el exterior, aumentan la entropía (desorden) del universo.

Concepto -

El cambio de energía libre de una reacción nos dice si ésta ocurre de forma espontánea

- Cambio de energía libre ΔG (p. 145). La energía libre de un sistema vivo es energía que puede realizar trabajo en condiciones celulares. El cambio de energía libre (ΔG) durante un proceso biológico se relaciona directamente con el cambio de entalpía (ΔH) y con el cambio de entropía (ΔS): $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$.
- Energía libre, estabilidad y equilibrio (p.145). Los organismos viven a expensas de la energía libre. Durante un cambio espontáneo, la energía libre disminuye y la estabilidad de un sistema aumenta. En la estabilidad máxima, el sistema está en equilibrio.
- Energía libre y metabolismo (pp. 145-147). En una reacción química exergónica (espontánea) los productos tienen menos energía libre que los reactantes (- ΔG). Las reacciones endergónicas (no espontáneas) requieren una entrada de energía (+ ΔG). La adición de los materiales de partida y la extracción de los productos finales evitan que el metabolismo alcance el equilibrio.

Concepto

El ATP impulsa el trabajo celular acoplando reacciones exergónicas con reacciónes endergónicas

- La estructura y la hidrólisis del ATP (pp. 148-149). El ATP es la lanzadera energética de las células. La liberación de su grupo fosfato terminal produce ADP, fosfato inorgánico y energía libre.
- De qué manera realiza trabajo el ATP (pp. 149-150). El ATP conduce reacciones endergónicas por fosforilación, la transferencia de un grupo fosfato a reactivos específicos, volviéndolos más reacti-

- vos. De este modo, las células pueden llevar a cabo trabajo como el movimiento y el anabolismo.
- La regeneración del ATP (p. 150). Las vías catabólicas conducen la regeneración del ATP a partir de ADP y fosfato.

Concepto

Las enzimas aceleran las reacciones metabólicas al disminuir las barreras energéticas

- La barrera de la energía de activación (pp. 150-152). En una reacción química, la energía necesaria para romper los enlaces de los reactivos es la energía de activación, EA.
- De qué manera las enzimas disminuyen la barrera de E (p. 152). Las enzimas, que son proteínas, son catalizadores biológicos. Aceleran las reacciones al disminuir la barrera de la energía de
- Especificidad de sustrato de las enzimas (p.152). Cada tipo de enzima tiene un sitio activo único que se combina específicamente con su sustrato, la molécula de reactivo sobre la cual actúa. La enzima cambia la forma ligeramente cuando se une al sustrato (ajuste inducido).
- Catálisis en el sitio activo de la enzima (pp. 152-154). El sitio activo puede bajar una barrera de EA orientando los sustratos de forma correcta, estirando sus enlaces, proveyendo un microambiente favorable o incluso uniéndose en forma covalente con el sustrato.
- Efecto de las condiciones locales sobre la actividad enzimática (pp. 154-155). Cada enzima tiene una temperatura óptima y un pH óptimo. Los inhibidores reducen la función enzimática. Un inhibidor competitivo se une al sitio activo mientras que un inhibidor no competitivo se une a un sitio diferente sobre la enzima.

Concepto 4

La regulación de la actividad enzimática avuda a controlar el metabolismo

- Regulación alostérica de las enzimas (pp. 156-157). Muchas enzimas están reguladas de forma alostérica: cambian la forma cuando las moléculas reguladoras, sean activadoras o inhibidoras, se unen a sitios de regulación específicos, afectando a la función enzimática. La inhibición por retroalimentación, el producto final de una vía metabólica, inhibe de forma alostérica a la enzima para un paso previo en la vía.
- Localización específica de las enzimas dentro de la célula (p. 157). Algunas enzimas están agrupadas en complejos, algunas se incorporan a membranas y otras están contenidas dentro de orgánulos

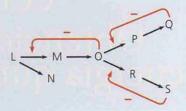
EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Elija el par de términos que completan correctamente esta oración: El catabolismo es al anabolismo como ___
 - a. Exergónico; espontáneo.
- d. Trabajo; energía.
- b. Exergónico; endergónico.
- e. Entropía; entalpía.
- c. Energía libre; entropía.

- 2. La mayor parte de las células no pueden atrapar el calor para realizar trabajo porque:
 - a. El calor no es una forma de energía.
 - b. Las células no tienen mucho calor; son relativamente frías.
 - c. La temperatura habitualmente es uniforme en todas las células.
 - d. El calor nunca puede usarse para realizar trabajo.
 - e. El calor desnaturaliza las enzimas.
- 3. De acuerdo con la primera ley de la termodinámica:
 - a. La materia nunca puede crearse ni destruirse.
 - b. La energía se conserva en todos los procesos.
 - c. Todos los procesos incrementan el orden del universo.
 - d. Los sistemas ricos en energía son intrínsecamente estables.
 - e. El universo pierde constantemente energía a raíz de la fricción.
- 4. ¿Cuáles de los siguientes procesos metabólicos pueden ocurrir sin flujo neto de energía de algún otro proceso?
 - a. ADP + $\mathbb{P}_1 \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$
 - b. $C_6H_{13}O_6 + 6O_7 \rightarrow 6CO_7 + 6H_7O_7$
 - c. 6 CO, + 6 H, O \rightarrow C₆H₁, O₆ + 6 O,
 - d. Aminoácidos → proteína.
 - e. Glucosa + fructosa → sacarosa.
- 5. Si una enzima ha sido inhibida de forma no competitiva:
 - a. La ΔG para la reacción que cataliza siempre será negativa.
 - b. El sitio activo estará ocupado por la molécula de inhibidor.
 - c. Al aumentar la concentración de sustrato aumentará la inhibición.
 - d. Será necesaria más energía para iniciar la reacción.
 - e. La molécula de inhibidor no estará relacionada químicamente con el sustrato.
- 6. Si una solución enzimática se satura con el sustrato, la forma más efectiva de tener un conjunto de productos aun más rápidamente es:
 - a. Añadir más enzima.
 - b. Calentar la solución a 90 °C.
 - c. Añadir más sustrato.
 - d. Añadir un inhibidor alostérico.
 - e. Añadir un inhibidor no competitivo.
- 7. Si se añade una enzima a una solución donde su sustrato y sus productos están en equilibrio, ¿qué ocurriría?
 - a. Se formaría más producto.
 - b. Se formaría más sustrato.
 - c. La reacción cambiaría de exergónica a endergónica.
 - d. La energía libre del sistema cambiaría.
 - e. Nada: la reacción permanecería en equilibrio.
- 8. Algunas bacterias son metabólicamente activas en agua caliente porque:
 - a. Son capaces de mantener una temperatura interna más baja.
 - b. Las temperaturas altas determinan que la catálisis sea innecesaria.
 - c. Sus enzimas tienen temperaturas óptimas elevadas.
 - d. Sus enzimas son completamente insensibles a la temperatura.
 - e. Utilizan moléculas distintas de las proteínas como catalizadores principales.
- 9. ¿Cuáles de las siguientes características no están asociadas con la regulación alostérica de la actividad de una enzima?
 - a. Un imitador del sustrato compite por el sitio activo.
 - b. La molécula que ocurre en forma natural estabiliza una conformación catalíticamente activa.

- c. Las moléculas reguladoras se unen a un sitio remoto con respecto al sitio activo:
- d. Los inhibidores y activadores pueden competir unos con otros.
- e. La enzima habitualmente tiene estructura cuaternaria.
- 10. En esta vía metabólica ramificada, una flecha roja con un signo menos simboliza la inhibición del paso metabólico por un produc-



¿Qué reacción prevalecerá si tanto Q como S están presentes en la célula en altas concentraciones?

- a. $L \rightarrow M$
- c. $L \rightarrow N$
- e. $R \rightarrow S$

- b. $M \rightarrow O$
- $d. O \rightarrow P$

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Un renacimiento reciente del "argumento del diseño" antievolutivo sostiene que las vías bioquímicas son demasiado complejas como para haber evolucionado, porque todos los pasos intermedios en una vía concreta deben estar presentes para que se produzca el producto final. Critique este argumento. ¿Cómo usaría la diversidad existente de vías metabólicas que producen los mismos o similares productos para apoyar su alegato?

Problemas científicos

Una investigadora ha desarrollado un ensayo para medir la actividad de una importante enzima presente en las células hepáticas que se mantienen en cultivo. Añade el sustrato de la enzima a una placa con células, luego mide la aparición de los productos de reacción. Los resultados se expresan como la cantidad de productos sobre el eje y frente al tiempo en el eje x. La investigadora observa cuatro secciones en el gráfico. Durante un período breve no aparecieron productos (sección A). Luego (sección B), la velocidad de reacción fue bastante alta (la pendiente de la línea fue pronunciada). Después de cierto tiempo, la reacción se volvió considerablemente más lenta (sección C), si bien los productos siguieron apareciendo (la línea no fue plana). Más tarde, la reacción reanudó su velocidad rápida original (sección D). Dibuje el gráfico y proponga un modelo para explicar los eventos moleculares subyacentes a este interesante perfil de reacción.

Ciencia, tecnología y sociedad

La Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos está evaluando la seguridad de la mayor parte de los insecticidas organofosforados utilizados comúnmente (compuestos orgánicos que contienen grupos fosfato). Los organofosfatos típicamente interfieren con la transmisión nerviosa al inhibir las enzimas que degradan las moléculas del transmisor que se difunden de una neurona a otra. Se sabe que no sólo los insectos nocivos son los únicos susceptibles: los seres humanos y otros vertebrados también pueden verse afectados. De este modo, el uso de pesticidas organofosforados crea ciertos riesgos para la salud. Como consumidor, ¿qué nivel de riesgo desea aceptar a cambio de una provisión de alimentos abundante y sustentable? ¿Qué otras alternativas le gustaría conocer antes de defender su opinión?

159

Respiración celular Obtención de energía química



▲ Fig. 9-1. Este panda gigante está consumiendo combustible para impulsar el trabajo de la vida.

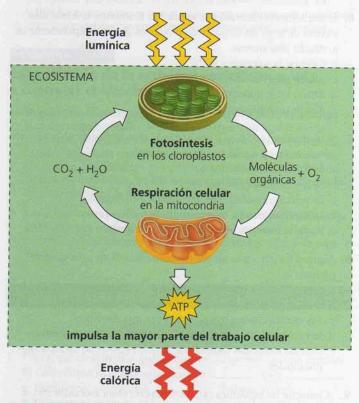
Conceptos clave

- **9-1** Las vías catabólicas producen energía mediante la oxidación de combustibles orgánicos
- **9-2** La glucólisis genera energía química mediante la oxidación de glucosa a piruvato
- 9-3 El ciclo del ácido cítrico completa la oxidación de moléculas orgánicas que genera energía
- 9-4 Durante la fosforilación oxidativa, la quimiosmosis acopla el transporte de electrones con la síntesis de ATP
- **9-5** La fermentación permite que algunas células produzcan ATP sin emplear oxígeno
- **9-6** La glucólisis y el ciclo del ácido cítrico se conectan con muchas otras vías metabólicas

Panorama general

La vida es trabajo

as células vivas requieren transfusiones de energía desde fuentes externas para llevar a cabo sus múltiples tareas; por ejemplo, la unión de polímeros, el bombeo de sustancias a través de las membranas, el movimiento y la reproducción. El panda gigante de la figura 9-1 obtiene energía para sus células comiendo plantas; algunos animales se alimentan de otros organismos que comen plantas. La energia almacenada en las moléculas orgánicas de los alimentos, en última instancia, proviene del sol. La energía fluye en un ecosistema como luz solar, y sale de él como calor (fig. 9-2). Por el contrario, los elementos químicos esenciales para la vida se reciclan. La fotosíntesis genera oxígeno y moléculas orgánicas empleadas por las mitocondrias de los eucariontes (incluidas las plantas y las algas) como combustible para la respiración celular. La respiración degrada este combustible y genera ATP. Los productos de desecho de la respiración, el dióxido de carbono y el agua, son los materiales básicos de la fotosíntesis. En este capítulo consideramos de qué manera las células obtienen la energía química almacenada en las moléculas orgánicas y la usan para generar ATP, la molécula que impulsa la mayor parte del trabajo celular. Después de presentar algunos conceptos básicos sobre la respiración nos centraremos en las tres vías clave de la respiración: la glucólisis, el ciclo del ácido cítrico y la fosforilación oxidativa.



▲ Fig. 9-2. Flujo de energía y reciclado químico en los ecosistemas. La energía fluye en un ecosistema en forma de luz solar y finalmente lo abandona como calor, mientras que los elementos químicos esenciales para la vida se reciclan.

Las vías catabólicas producen energía mediante la oxidación de combustibles orgánicos

En esta sección se consideran varios procesos centrales para la respiración celular y vías relacionadas.

Las vías catabólicas y la producción de ATP

Los compuestos orgánicos almacenan energía en sus estructuras atómicas. Con ayuda de las enzimas, una célula degrada de forma sistemática moléculas orgánicas complejas ricas en energía potencial a productos de desecho más simples que tienen menos energía. Parte de la energía tomada de los depósitos químicos puede emplearse para realizar trabajo; el resto se disipa en forma de calor. Como se ha aprendido en el capítulo 8, las vías metabólicas que liberan energía almacenada degradando moléculas complejas se llaman vías catabólicas. Un proceso catabólico, la fermentación, es una degradación parcial de azúcares que se produce sin empleo de oxígeno. Sin embargo, la vía catabólica más eficiente y prevalente es la respiración celular, en la cual se consume oxígeno como reactivo junto con el combustible orgánico. En las células eucariontes, las mitocondrias albergan la mayor parte del aparato metabólico necesario para la respiración celular.

Aunque muy diferentes en cuanto a su mecanismo, la respiración es, en principio, similar a la combustión del combustible en un motor de automóvil después de que el oxígeno se mezcla con el combustible (hidrocarburos). El alimento proporciona combustible para la respiración, y los productos de desecho son dióxido de carbono y agua. El proceso completo puede resumirse de la siguiente manera:

Si bien los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas pueden procesarse y consumirse como si fueran combustible, resulta útil aprender los pasos de la respiración celular siguiendo el rastro de la degradación del azúcar glucosa ($C_6H_{12}O_6$), el combustible que las células usan con mayor frecuencia:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + Energía (ATP + calor)$$

Esta degradación de la glucosa es exergónica y tiene un cambio de energía libre de -686 kcal (-2 870 kJ) por mol de glucosa descompuesta ($\Delta G = -686$ kcal/mol). Recuerde que una ΔG negativa indica que los productos del proceso químico almacenan menos energía que los reactivos y que la reacción puede ocurrir espontáneamente, en otras palabras, sin un ingreso de energía.

Las vías catabólicas no mueven los flagelos de forma directa, ni bombean los solutos a través de la membrana o polimerizan monómeros, o desarrollan algo más que no sea el trabajo celular. El catabolismo se encuentra vinculado al trabajo por un eje de impulso químico, el ATP, que se trató en el capítulo 8. Para seguir trabajando, la célula debe regenerar su provisión de ATP a partir de ADP y P_i (fig. 8-11). Para comprender de qué modo la respiración celular lleva a cabo este proceso examinemos los procesos químicos fundamentales conocidos como oxidación y reducción.

Reacciones redox: oxidación y reducción

¿Por qué las vías catabólicas que descomponen la glucosa y otros combustibles orgánicos producen energía? La respuesta se encuentra en la transferencia de electrones durante las reacciones químicas. La reubicación de los electrones libera energía almacenada en las moléculas orgánicas, y esta energía finalmente se utiliza para sintetizar ATP.

El principio de redox

En muchas reacciones químicas hay una transferencia de uno o más electrones (e-) de un reactante a otro. Estas transferencias de electrones se llaman reacciones de oxidación-reducción, o reacciones redox, para abreviar. En una reacción redox, la pérdida de electrones de una sustancia se llama oxidación, y la adición de electrones a otra sustancia se llama reducción. (Note que la adición de electrones se llama reducción; los electrones cargados negativamente añadidos a un átomo reducen la cantidad de carga positiva de ese átomo.) Como un ejemplo simple, no biológico, considere las reacciones entre los elementos sodio (Na) y cloro (Cl) que forman la sal de mesa:

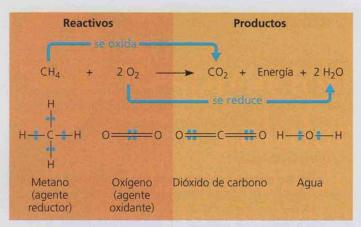
Podríamos generalizar la reacción redox de este modo:

$$Xe^- + Y \xrightarrow{Se \text{ oxida}} X + Ye^ Se \text{ reduce}$$

En la reacción generalizada, la sustancia X, el donador de electrones, se llama **agente reductor**; reduce a Y, que acepta el electrón donado. La sustancia Y, el que acepta electrones, es el **agente oxidante**; oxida a X al extraer su electrón. Dado que la transferencia de un electrón requiere tanto un donador como un aceptor, la oxidación y la reducción siempre ocurren de forma conjunta.

No todas las reacciones redox implican una transferencia completa de electrones de una sustancia a otra; algunas cambian el grado en que comparten electrones en los enlaces covalentes. La reacción entre el metano y el oxígeno, que se muestra en la figura 9-3, es un ejemplo de ello. Como se explicó en el capítulo 2, los electrones covalentes del metano son compartidos casi por igual entre los átomos unidos, dado que el carbono y el hidrógeno tienen aproximadamente la misma afinidad por los electrones de valencia; son electronegativos casi en igual grado. Pero cuando el metano reacciona con el oxígeno y forman dióxido de carbono, los electrones se alejan del átomo de carbono y se acercan a sus nuevos compañeros de enlace covalente, los átomos de oxígeno, que son muy electronegativos. En efecto, el átomo de carbono ha "perdido" parcialmente sus electrones compartidos; así, el metano se ha oxidado.

Veamos ahora el destino del reactivo O_2 . Los dos átomos de la molécula de oxígeno (O_2) comparten sus electrones en igual medida. Pero cuando el oxígeno reacciona con el hidrógeno del metano para formar agua, los electrones de los enlaces covalentes se acercan al oxígeno (fig. 9-3). En efecto, cada átomo de oxígeno ha "ganado" parcialmente electrones, de



▲ Fig. 9-3. La combustión del metano es una reacción redox productora de energía. La reacción libera energía al entorno porque los electrones pierden energía potencial cuando terminan cerca de átomos electronegativos como el oxígeno.

modo que la molécula de oxígeno se ha reducido. Puesto que el oxígeno es muy electronegativo, es uno de los oxidantes más potentes.

Debe añadirse energía para separar un electrón de un átomo, así como se requiere energía para empujar una peloía hacia arriba. Cuanto más electronegativo sea el átomo (mayor poder de atracción sobre los electrones), mayor será la energía requerida para separar un electrón de él. Un electrón pierde energía potencial cuando se desplaza desde un átomo menos electronegativo a uno más electronegativo, igual que una pelota pierde energía potencial cuando rueda hacia abajo. Por lo tanto, una reacción redox que reubica electrones más cerca del oxígeno, como la combustión del metano, libera energía química que puede emplearse para realizar trabajo.

Oxidación de las moléculas de combustible orgánicas durante la respiración celular

La oxidación de metano por oxígeno es la principal reacción de combustión que ocurre en un quemador de una estufa de gas. La combustión de la gasolina en el motor de un automóvil también es una reacción redox; la energía liberada impulsa los pistones. No obstante, el proceso redox productor de energía de mayor interés aquí es la respiración: la oxidación de la glucosa y de otras moléculas presentes en los alimentos. Examinemos de nuevo la ecuación que resume la respiración celular, pero en esta ocasión pensando en ella como un proceso redox:

Se oxida
$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + Energia$$
Se reduce

Como ocurre con la combustión del metano o de la gasolina, el combustible (glucosa) se oxida y el oxígeno se reduce. Los electrones pierden energía potencial a lo largo del camino y se libera energía.

En general, las moléculas orgánicas que tienen abundancia de hidrógeno son excelentes combustibles porque sus enlaces son una fuente de electrones "en la cima de la cuesta", cuya energía puede liberarse a medida que "caen" en un gradiente energético cuando son transferidos al oxígeno. La ecuación resumida que refleja la respiración indica que el hidrógeno es transferido de la glucosa al oxígeno. Pero el punto importante, no visible en la ecuación resumida, es que el estado de los electrones cambia a medida que el hidrógeno es transferido al oxígeno, para liberar energía (ΔG es negativo). Al oxidar la glucosa, la respiración libera la energía almacenada en la glucosa y la vuelve disponible para la síntesis de ATP.

Los principales alimentos energéticos, los hidratos de carbono y las grasas, son reservorios de electrones asociados con el hidrógeno. Solamente la energía de la barrera de activación detiene el flujo de electrones a un estado energético más bajo (fig. 8-14). Sin esta barrera, una sustancia alimentaria como la glucosa se combinaría casi instantáneamente con el $\rm O_2$. Cuando suministramos la energía de activación encendiendo la glucosa, ésta se quema en el aire y libera 686 kcal (2 870 kJ) de calor por molécula de glucosa (cerca de 180 g). La temperatura corporal no es suficientemente elevada como para iniciar la combustión, por supuesto. En cambio, si se deglute cierta cantidad de glucosa, las enzimas de las células disminuirán la barrera de la energía de activación y permitirán que el azúcar sea oxidada en una serie de pasos.

La obtención de energía paso a paso a través del NAD⁺ y la cadena de transporte de electrones

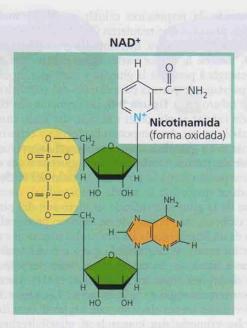
Si toda la energía se libera del combustible al mismo tiempo, no puede emplearse eficientemente para el trabajo constructivo. Por ejemplo, si se explota un tanque de gasolina, no se impulsará un automóvil muy lejos. La respiración celular tampoco oxida glucosa en un único paso explosivo. En lugar de ello, la glucosa y otros combustibles orgánicos se degradan en una serie de pasos, cada uno de los cuales es catalizado por una enzima. En ciertos pasos clave, los electrones se separan de la glucosa. Como resulta frecuente en el caso de las reacciones de oxidación, cada electrón viaja con un protón, como átomo de hidrógeno. Los átomos de hidrógeno no se transfieren de forma directa al oxígeno, sino que habitualmente pasan primero a una coenzima denominada NAD+ (nicotinamida adenina dinucleótido, un derivado de la vitamina niacina). Como aceptor de electrones, el NAD+ funciona como agente oxidante durante la respiración.

¿De qué manera el NAD+ atrapa los electrones de la glucosa y de otras moléculas orgánicas? Las enzimas llamadas deshidrogenasas eliminan un par de átomos de hidrógeno (dos electrones y dos protones) del sustrato (p. ej., un azúcar), oxidándolos. La enzima entrega los dos electrones junto con un protón a su coenzima, NAD+ (fig. 9-4). El otro protón se libera como ion hidrógeno (H+) a la solución que lo rodea:

$$H-C-OH + NAD^+ \xrightarrow{Deshidrogenasa} C=O + NADH + H^+$$

Al recibir dos electrones cargados negativamente pero solamente un protón con carga positiva, el NAD+ tiene su carga neutralizada cuando se reduce a NADH. El nombre NADH indica el hidrógeno que se ha recibido en la reacción. El NAD+ es el aceptor de electrones más versátil de la respiración celular y funciona en varios de los pasos redox durante la degradación del azúcar.

Los electrones pierden muy poca energía potencial cuando se transfieren de los alimentos al NAD+. Cada molécula de NADH formada durante la respiración representa energía almacenada que puede emplearse para sintetizar ATP cuando los electrones



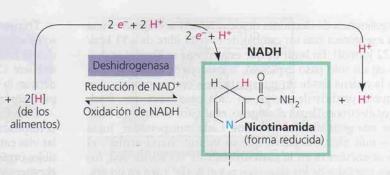


Fig. 9-4. El NAD⁺ **es una lanzadera de electrones.** El nombre completo de NAD⁺, nicotinamida adenina dinucleótido, describe su estructura; la molécula está formada por dos nucleótidos que se mantienen juntos mediante los grupos fosfato (que se muestran en amarillo). La nicotinamida es una base nitrogenada aunque no está presente en el DNA ni en el RNA). La transferencia enzimática de dos electrones y de un protón (H⁺) de una molécula orgánica de los alimentos al NAD⁺, reduce el NAD⁺ a NADH; el segundo protón (H⁺) se libera. La mayoría de los electrones que se liberan de los alimentos se transfieren en principio al NAD⁺.

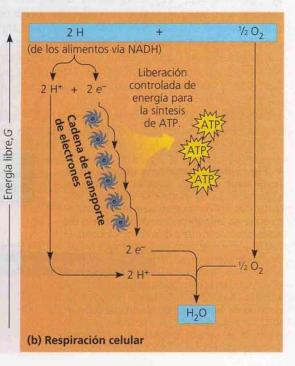
completan su "caída" a favor de un gradiente energético desde el NADH hasta el oxígeno.

¿De qué manera los electrones que se extraen de los alimentos y son almacenados por el NADH finalmente alcanzan el oxígeno? Ayudará comparar la química redox de la respiración celular con una reacción mucho más simple: la que existe entre el hidrógeno y el oxígeno para formar agua (fig. 9-5a). Si se mezcla H₂ y O₂ y se proporciona una chispa como energía de activación, los gases se combinarán de forma explosiva. La explosión representa una liberación de energía a medida que los electrones del hidrógeno se acercan a los átomos de oxígeno electronegativos. La respiración celular también acerca el hidrógeno y el oxígeno para formar agua, pero hay dos diferencias

importantes. En primer lugar, en la respiración celular, el hidrógeno que reacciona con el oxígeno deriva de moléculas orgánicas y no del H₂. En segundo lugar, la respiración emplea una **cadena de transporte de electrones** para dividir la caída de electrones al oxígeno en varios pasos que liberan energía en lugar de una sola reacción explosiva **(fig. 9-5b)**. La cadena de transporte está compuesta por varias moléculas, sobre todo, proteínas, que se encuentran ubicadas en la membrana interna de una mitocondria. Los electrones que se extraen de los alimentos son transportados por el NADH desde la "cima", el extremo de mayor energía de la cadena. En el extremo "inferior", de menor energía, el oxígeno capta estos electrones junto con los núcleos de hidrógeno (H⁺) y forma agua.

► Fig. 9-5. Introducción a las cadenas de transporte de electrones. (a) La reacción exergónica no controlada de hidrógeno con el oxígeno para formar agua libera una gran cantidad de energía en forma de calor y luz: una explosión. (b) En la respiración celular, la misma reacción ocurre en etapas: una cadena de transporte de electrones fracciona la "caída" de electrones en esta reacción en una serie de pasos más pequeños y almacena parte de la energía liberada en una forma que puede emplearse para sintetizar ATP. (El resto de la energía se libera como calor).





La transferencia de electrones desde el NADH al oxígeno es una reacción exergónica con un cambio de energía libre de -53 kcal/ mol (-222 kJ/mol). En lugar de que esta energía se libere y se desperdicie en un solo paso explosivo, la cascada de electrones a lo largo de la cadena desde un transportador a otro se produce con una pequeña pérdida de energía en cada paso hasta que, finalmente, los electrones llegan al oxígeno, el aceptor electrónico final, que tiene una gran afinidad por ellos. Cada transportador "hacia abajo" es más electronegativo que su vecino "hacia arriba"; el oxígeno se encuentra en la parte inferior de la cadena. Así, los electrones extraídos de los alimentos por el NAD+ caen en un gradiente energético en la cadena de transporte electrónico a una localización más estable en el átomo de oxígeno electronegativo. Dicho de otro modo, el oxígeno arrastra los electrones hacia el final de la cadena en un proceso productor de energía análogo al de la gravedad que atrae los objetos hacia abajo.

En resumen, durante la respiración celular, la mayor parte de los electrones viajan por la siguiente vía "hacia abajo": alimento → NADH → cadena de transporte de electrones → oxígeno. Más adelante en este capítulo se analizará más acerca del modo en que las células emplean la energía liberada de esta caída exergónica de electrones para regenerar su provisión de ATP.

Ahora que hemos cubierto los mecanismos redox básicos de la respiración celular consideraremos el proceso completo.

Las etapas de la respiración celular: presentación preliminar

La respiración es una función acumulativa de tres etapas metabólicas.

- 1. La glucólisis (codificada con color verde-azulado en todo el capítulo)
- 2. El ciclo del ácido cítrico (codificado con color salmón)
- 3. La fosforilación oxidativa: el transporte de electrones y la quimiosmosis (codificada con color violeta)

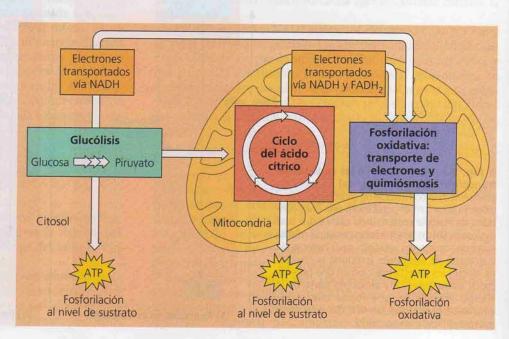
Técnicamente, la respiración celular se define incluyendo solamente los procesos que requieren O_2 : el ciclo del ácido cítrico y la fosforilación oxidativa. Incluimos la glucólisis, aunque no requiere O_2 , porque la mayor parte de las células que respiran derivan la energía a partir de la glucosa y usan este proceso para producir materiales de partida para el ciclo del ácido cítrico.

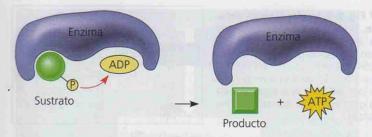
Como se ilustró en la **figura 9-6**, las primeras dos etapas de la respiración celular, la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico, son las vías catabólicas que descomponen la glucosa y otros combustibles orgánicos. La **glucólisis**, que ocurre en el citosol, comienza el proceso de degradación hidrolizando la glucosa a dos moléculas de un compuesto llamado piruvato. El **ciclo del ácido cítrico**, que se produce dentro de la matriz mitocondrial, completa la degradación de la glucosa oxidando un derivado del piruvato a dióxido de carbono. Así, el dióxido de carbono producido por la respiración es un fragmento de las moléculas orgánicas oxidadas.

Parte de los pasos de la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico son reacciones redox, en las cuales las enzimas deshidrogenasas transfieren electrones desde los sustratos al NAD+, para formar NADH. En la tercera etapa de la respiración, la cadena de transporte de electrones acepta electrones de los productos de degradación de las primeras dos etapas (con mayor frecuencia vía NADH) y pasa estos electrones de una molécula a otra. Al final de la cadena, los electrones se combinan con el oxígeno molecular y con los iones hidrógeno (H+) para formar agua (fig. 9-5b). La energía liberada en cada paso de la cadena se almacena en una forma que la mitocondria puede emplear para sintetizar ATP. Este modo de síntesis de ATP se conoce como fosforilación oxidativa porque es impulsada por las reacciones redox de la cadena de transporte de electrones.

La membrana interna de la mitocondria es el sitio del transporte de electrones y de la quimiósmosis, los procesos que en conjunto constituyen la fosforilación oxidativa. La fosforilación oxidativa es responsable de casi el 90% del ATP generado por la respiración. Una cantidad más pequeña de ATP se forma directamente en unas pocas reacciones de glucólisis y del ciclo del ácido cítrico, por un mecanismo llamado fosforilación a nivel de sustrato (fig. 9-7). Este modo de síntesis de ATP ocurre cuando una

▶ Fig. 9-6. Un panorama general de la respiración celular. Durante la glucólisis, cada molécula de glucosa se degrada a dos moléculas del compuesto piruvato. El piruvato entra en la mitocondria, donde el ciclo del ácido cítrico lo oxida a dióxido de carbono. El NADH y una coenzima similar llamada FADH₂ transfieren electrones derivados de la glucosa a cadenas de transporte de electrones, que se encuentran en la membrana interna de la mitocondria. Durante la fosforilación oxidativa, las cadenas de transporte de electrones convierten la energía química en una forma empleada para la síntesis de ATP en el proceso llamado quimiósmosis.



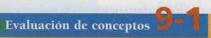


▲ Fig. 9-7. Fosforilación a nivel de sustrato. Parte del ATP se sintetiza por la transferencia enzimática directa de un grupo fosfato de un sustrato orgánico al ADP.

enzima transfiere un grupo fosfato desde una molécula de sustrato al ADP, más que por la adición de un fosfato inorgánico al ADP como ocurre en la fosforilación oxidativa. "Molécula de sustrato" se refiere aquí a una molécula orgánica generada durante el catabolismo de la glucosa.

Por cada molécula de glucosa degradada a dióxido de carbono y agua en la respiración, la célula sintetiza cerca de 38 moléculas de ATP, cada una de ellas con 7,3 kcal/mol de energía libre. La respiración intercambia el gran saldo de energía depositada en una sola molécula de glucosa (686 kcal/mol) por muchas moléculas de ATP, que es más práctico en el caso de la célula para poder gastar cuando realiza trabajo.

Esta presentación preliminar ha mostrado el modo en que la glucólisis, el ciclo del ácido cítrico y la fosforilación oxidativa, encajan en el proceso general de respiración celular. Ahora estamos preparados para analizar en detalle cada una de estas tres etapas de la respiración.



1. En la siguiente reacción redox, ¿qué compuesto se oxida y cuál se reduce?

$$C_4H_6O_5 + NAD^+ \rightarrow C_4H_4O_5 + NADH + H^+$$

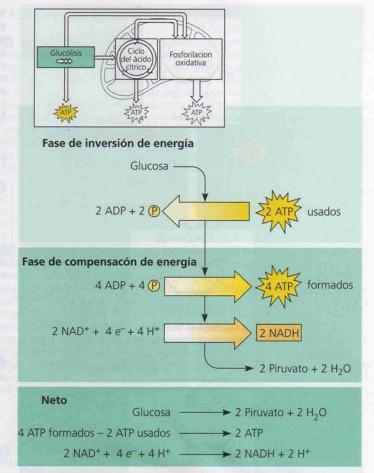
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 9-2

La glucólisis genera energía química mediante la oxidación de glucosa a piruvato

La palabra glucólisis significa "división del azúcar", y esto es exactamente lo que ocurre a lo largo de esta vía. La glucosa, un azúcar de seis carbonos, se divide en dos azúcares de tres carbonos. Estos azúcares más pequeños luego se oxidan y los átomos remanentes se reordenan para formar dos moléculas de piruvato (el piruvato es la forma ionizada del ácido pirúvico).

Como se resume en la **figura 9-8** y se describe con detalle en la **figura 9-9**, la vía de la glucólisis se compone de diez

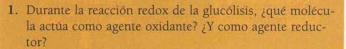


A Fig. 9-8. Entrada y salida de energía en la glucólisis.

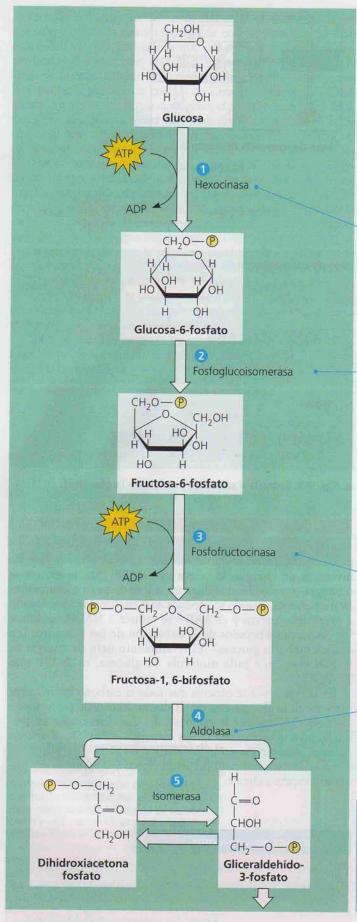
pasos, que pueden dividirse en dos fases. Durante la fase de inversión de energía, la célula gasta ATP. Esta inversión se reintegra con dividendos durante la fase de pago o compensación de energía, cuando se produce ATP mediante la fosforilación a nivel del sustrato y el NAD+ se reduce a NADH mediante los electrones liberados de la oxidación de los alimentos (en este ejemplo, la glucosa). El rendimiento neto de energía de la glucólisis, por cada molécula de glucosa, es 2 ATP más 2 NADH.

En la figura 9-9 se observa que todo el carbono inicialmente presente en la glucosa está en las dos moléculas de piruvato; no se libera CO₂ durante la glucólisis. La glucólisis ocurre en presencia o en ausencia de O₂. Sin embargo, si hay O₂, la energía química almacenada en el piruvato y en el NADH puede ser extraída mediante el ciclo del ácido cítrico y la fosforilación oxidativa, respectivamente.

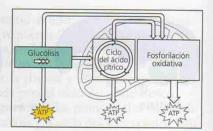
Evaluación de conceptos



Véanse las respuestas en el Apéndice A.



▼ Fig. 9-9. La glucólisis en detalle. El diagrama de orientación de la derecha relaciona la glucólisis con el proceso general de respiración. No permita que los detalles químicos del diagrama en general le impidan apreciar el panorama de la glucólisis como fuente de ATP y NADH



FASE DE INVERSIÓN DE ENERGÍA

- La glucosa entra en la célula y es fosforilada por la enzima hexocinasa que transfiere un grupo fosfato del ATP al azúcar. La carga del grupo fosfato atrapa el azúcar en la célula porque la membrana plasmática es impermeable a los iones. La fosforilación también hace a la glucosa más reactiva desde el punto de vista químico. En este diagrama, la transferencia de un grupo fosfato o de un par de electrones de un reactivo a otro se indica mediante flechas acopladas.
- 2 La glucosa-6-fosfato se reorganiza para convertirse en su isómero fructosa-6-fosfato

- 3 Esta enzima transfiere un grupo fosfato desde un ATP al azúcar e invierte otra molécula de ATP en la glucólisis. Hasta aquí se han usado 2 ATP. Con los grupos fosfato en sus extremos opuestos, el azúcar ahora está lista para ser escindida a la mitad. Éste es un paso central para la regulación de la glucólisis; la fosfofructocinasa es regulada de forma alostérica por el ATP y sus productos.
- 4 Ésta es la reacción a partir de la cual la glucólisis toma su nombre. La enzima escinde la molécula de azúcar en dos azúcares de tres carbonos diferentes: la dihidroxiacetona fosfato y el gliceraldehído-3-fosfato. Estos dos azúcares son isómeros entre sí.
- **5** La isomerasa cataliza la conversión reversible entre los dos azúcares de tres carbonos. Esta reacción nunca alcanza el equilibrio en la célula porque la siguiente enzima de la glucólisis usa solamente el gliceraldehído-3-fosfato como su sustrato (y no la dihidroxiacetona fosfato). Esto atrae el equilibrio en dirección al gliceraldehído-3-fosfato, que es eliminado tan pronto se forma. Así, el resultado neto de los pasos 4 y 5 es la escisión de un azúcar de seis carbonos a dos moléculas de gliceraldehído-3-fosfato; cada una avanzará a través de los pasos remanentes de la glucólisis.

2 NAD+ Triosa fosfato desidrogenasa 2 (P) NADH + 2 H+ -0-CHOH CH2-0-P 1, 3-Bifosfoglicerato 2 ADP Fosfoglicerocinasa MM 2 =0 CHOH CH2-0-P 3-Fosfoglicerato Fosfogliceromutasa 2 c=0H-C-0-P CH₂OH 2- Fosfoglicerato Enolasa 2 H₂O 2 $\dot{c} = 0$ 0-P CH2 Fosfoenolpiruvato 2 ADP Piruvato cinasa =0 =0 ĊH₃ **Piruvato**

FASE DE COMPENSACIÓN DE ENERGÍA

- G Esta enzima cataliza dos reacciones secuenciales mientras mantiene al gliceraldehido-3-fosfato en su sitio activo. En primer lugar, el azúcar se oxida por la transferencia de electrones y de H+ al NAD+, para formar NADH (una reacción redox). Esta reacción es muy exergónica, y la enzima emplea la energía liberada para unir un grupo fosfato al sustrato oxidado y crear un producto de energía potencial muy elevada. La fuente de los fosfatos es el reservorio de iones fosfato inorgánicos que siempre están presentes en el citosol. Nótese que el coeficiente 2 precede a todas las moléculas en la fase de compensación de energía; estos pasos ocurren después de que la glucosa se ha escindido en dos azúcares de tres carbonos (paso 4)
- 1 La glucólisis produce cierta cantidad de ATP por fosforilación al nivel de sustrato. El grupo fosfato añadido en el paso previo se transfiere al ADP en una reacción exergónica. Por cada molécula de glucosa que comienza la glucólisis, el paso 7 produce 2 ATP, dado que cada producto después del paso de escisión de la glucosa (paso 4) está duplicado. Recuerde que se invirtieron 2 ATP para preparar el azúcar para su escisión; esta deuda de ATP quedó saldada. La glucosa se ha convertido en dos moléculas de 3- fosfoglicerato, que no es un azúcar. El grupo carbonilo que caracteriza un azúcar se ha oxidado a un grupo carboxilo (—COOT), el distintivo de un ácido orgánico. El azúcar se oxidó en el paso 6 y ahora la energía que proveyó la oxidación se ha empleado para sintetizar ATP.
- 8 Luego, esta enzima reubica el grupo fosfato restante. Este paso prepara al sustrato para la siguiente reacción.
- 9 Esta enzima genera un doble enlace en el sustrato al extraer una molécula de agua, lo que produce fosfoenolpiruvato (PEP). Los electrones del sustrato se reordenan, de modo que el enlace fosfato remanente queda muy inestable y prepara al sustrato para la siguiente reacción.

D La última reacción de la glucólisis produce más ATP por transferencia del grupo fosfato del PEP al ADP, un segundo ejemplo de fosforilación a nivel de sustrato. Dado que este paso ocurre dos veces por cada molécula de glucosa, se producen 2 ATP. En total, la glucólisis ha empleado 2 ATP en la fase de inversión de energía (pasos 1 y 3) y ha producido 4 ATP en la fase de compensación de energía (pasos 7 y 10), con una ganancia neta de 2 ATP. L glucólisis ha pagado la inversión de ATP con un 100% de interés. La energía adicional se almacenó en el paso 6 en el NADH, que puede emplearse para elaborar ATP por fosforilación oxidativa si hay oxígeno presente. La glucosa se ha degradado y oxidado a dos moléculas de piruvato, el producto final de la vía glucolítica. Si hay oxígeno presente, la energía química del piruvato puede ser extraída por el ciclo del ácido cítrico.

Concepto 9-3

El ciclo del ácido cítrico completa la oxidación de moléculas orgánicas que genera energía

La glucólisis libera menos de una cuarta parte de la energía química almacenada en la glucosa; la mayor parte de la energía permanece almacenada en las dos moléculas de piruvato. Si hay oxígeno molecular presente, el piruvato ingresa en la mitocondria, donde las enzimas del ciclo del ácido cítrico completan la

oxidación del combustible orgánico.

Al entrar en la mitocondria por medio del transporte activo el piruvato es convertido, en primer lugar, en un compuesto llamado acetil coenzima A, o acetil CoA (fig. 9-10). Este paso, la unión entre la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico, es llevado a cabo por un complejo multienzimático que cataliza tres reacciones: 11 El grupo carboxilo (-COO-) del piruvato que ya está completamente oxidado y, por tanto, tiene poca energía química, es eliminado y pasa a formar parte de una molécula de CO, (Éste es el primer paso en el cual se libera CO, durante la respiración). 2 El fragmento de dos carbonos remanente se oxida y forma un compuesto llamado acetato (la forma ionizada del ácido acético). Una enzima transfiere los electrones extraídos al NAD+, y se almacena energía en forma de NADH. 3) Por último, la coenzima A, un compuesto azufrado derivado de una vitamina B, se une al acetato con un enlace inestable que vuelve muy reactivo al grupo acetilo (el acetato unido). El producto de este enlace químico, la acetil CoA, está preparado ahora para proveer su grupo acetilo al ciclo del ácido cítrico para continuar su oxidación.

El ciclo del ácido cítrico también es conocido como ciclo del ácido tricarboxílico o ciclo de Krebs, en honor de Hans Krebs, el científico germano-británico que en gran medida fue responsable del descubrimiento de esta vía metabólica en la década de 1930. El ciclo funciona como un horno metabólico que oxida combustible orgánico derivado del piruvato. La **figura 9-11** resume las

CITOSOL

NAD+ NADH + H+

S—COA

C—O

CH3

Piruvato

Proteína
de transporte

MITOCONDRIA

NADH + H+

S—COA

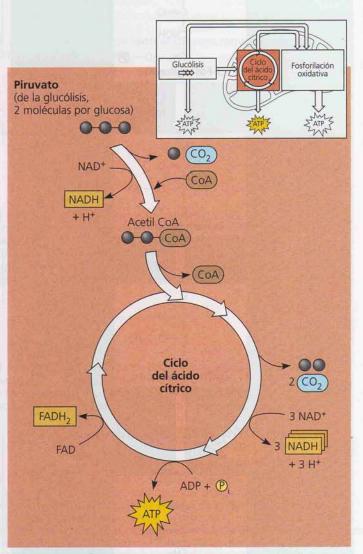
CH3

Acetil CoA

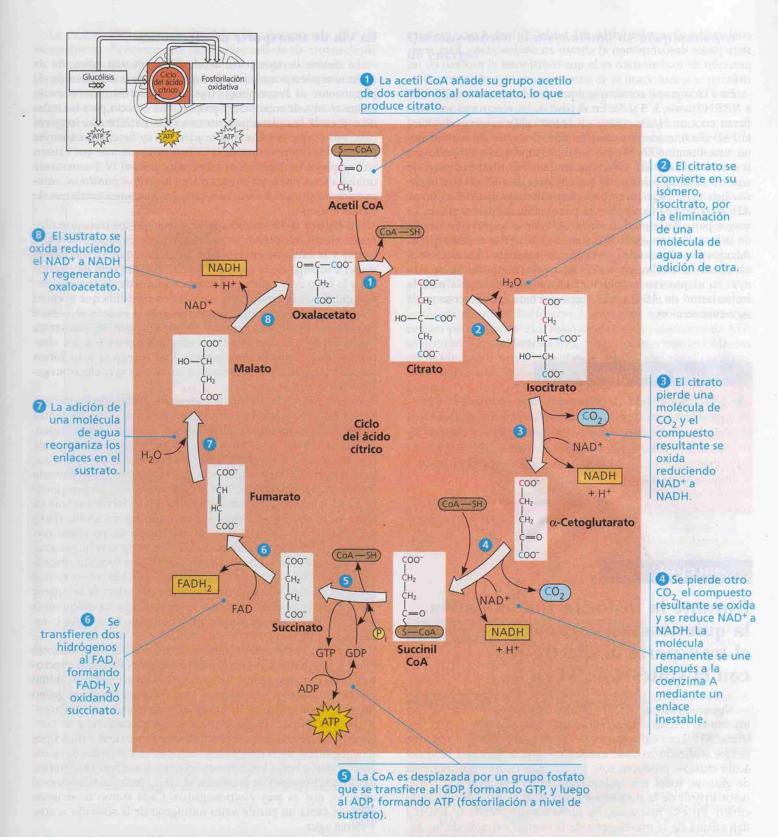
▲ Fig. 9-10. Conversión de piruvato en acetil CoA, la unión entre la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico. Dado que el piruvato es una molécula cargada, debe entrar a la mitocondria por medio de transporte activo, con la ayuda de una proteína transportadora. Luego, un complejo de varias enzimas (el complejo de la piruvato deshidrogenasa) cataliza los tres pasos numerados que se describen en el texto. El grupo acetilo de la acetil CoA entrará al ciclo del ácido cítrico. La molécula de CO₂ se difundirá hacia el exterior de la célula.

entradas y salidas a medida que el piruvato se degrada a 3 moléculas de CO₂ que incluyen la molécula de CO₂ liberada durante la conversión de piruvato a acetil CoA. El ciclo genera un ATP en cada vuelta, mediante fosforilación a nivel de sustrato, pero la mayor parte de la energía química se transfiere al NAD+ y a la coenzima relacionada FAD, durante las reacciones redox. Las coenzimas reducidas, NADH y FADH₂, transportan su carga de electrones de alta energía hacia la cadena de transporte de electrones.

Analicemos ahora al ciclo del ácido cítrico con mayor detalle. El ciclo tiene ocho pasos, cada uno de los cuales es catalizado por una enzima específica. Usted puede ver en la **figura 9-12** que por cada vuelta del ciclo del ácido cítrico, se incluyen dos carbonos (en rojo) en la forma relativamente reducida de un grupo acetilo (paso 1), y otros dos carbonos diferentes (en azul) se liberan en la forma completamente oxidada del CO₂ (pasos 3 y 4). El grupo acetilo de la acetil CoA se une al ciclo combinándose con el compuesto oxalacetato, para formar citrato (paso 1) (el citrato es la forma ionizada del ácido cítrico, del



▲ Fig. 9-11. Un panorama general del ciclo del ácido cítrico. Para calcular las entradas y las salidas sobre la base de una molécula de glucosa se debe multiplicar por 2, porque cada molécula de glucosa se escinde durante la glucólisis para formar dos moléculas de piruvato.



▲ Fig. 9-12. El ciclo del ácido cítrico en detalle. En las estructuras químicas, los trazos rojos muestran el destino de los dos átomos de carbono que entran al ciclo vía la acetil CoA (paso 1), y en azul se indican los dos carbonos que salen del ciclo como CO₂ en los pasos 3 y 4. (La marca en rojo solamente avanza hasta el paso 5, pero se puede continuar siguiendo el destino de esos átomos).

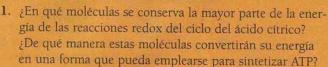
Nótese que los átomos de carbono que entran al ciclo desde la acetil CoA no lo abandonan en la misma vuelta. Permanecen en el ciclo y ocupan una localización distinta en las moléculas en la siguiente vuelta del ciclo después de que se añade otro grupo acetilo. En consecuencia, el oxaloacetato que se regenera en el paso 8 está compuesto de diferentes átomos de carbono en cada vuelta. Todas las enzimas

del ciclo del ácido cítrico se localizan en la matriz mitocondrial, excepto la enzima que cataliza el paso 6, la cual reside en la membrana mitocondrial interna. Los ácidos carboxílicos están representados en forma ionizada como –COO⁻, porque las formas ionizadas prevalecen al pH presente en el interior de la mitocondria. Por ejemplo, el cítrato es la forma ionizada del ácido cítrico.

cual recibe el nombre ciclo del ácido cítrico). Los siguientes siete pasos descomponen el citrato en oxaloacetato. Esta regeneración de oxaloacetato es la que transforma el proceso en un ciclo.

Para cada grupo acetilo que entra al ciclo se reducen 3 NAD+ a NADH (pasos 3, 4 y 8). En el paso 6, los electrones se transfieren no a un NAD+, sino a un aceptor de electrones distinto, el FAD (flavina adenina dinucleótido, derivado de la riboflavina, una vitamina B). El paso 5 del ciclo del ácido cítrico forma una molécula de GTP directamente por fosforilación a nivel de sustrato, similar a los pasos generadores de ATP de la glucólisis. Este GTP luego se emplea para sintetizar un ATP, el único ATP generado de forma directa por el ciclo del ácido cítrico. La mayor parte de la producción de ATP de la respiración resulta de la fosforilación oxidativa cuando el NADH y el FADH, producidos por el ciclo del ácido cítrico transfieren los electrones extraídos de los alimentos a la cadena de transporte de electrones. En el proceso proporcionan la energía necesaria para la fosforilación de ADP a ATP. Exploraremos este proceso en la siguiente sección.

Evaluación de conceptos



2. ¿Qué procesos celulares producen el dióxido de carbono que usted exhala?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 9-4

Durante la fosforilación oxidativa, la quimiósmosis acopla el transporte de electrones con la síntesis de ATP

Nuestro principal objetivo en este capítulo es aprender de qué manera las células obtienen la energía de los alimentos para sintetizar ATP. Los componentes metabólicos de la respiración, que hemos analizado hasta el momento -la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico-, producen solo 4 moléculas de ATP por molécula de glucosa, todas por fosforilación a nivel de sustrato: 2 ATP netos a partir de la glucólisis y 2 ATP a partir del ciclo del ácido cítrico. En este momento, las moléculas de NADH (y FADH,) dan cuenta de la mayor parte de la energía extraída de los alimentos. Estos escoltas de electrones vinculan la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico con la maquinaria de la fosforilación oxidativa, la cual emplea la energía liberada por la cadena de transporte de electrones para impulsar la síntesis de ATP. En esta sección aprenderá, en primer lugar, cómo funciona la cadena de transporte de electrones; luego, de qué manera la membrana interna de la mitocondria acopla el flujo de electrones de la cadena a la síntesis de ATP.

La via de transporte de electrones

La cadena de transporte de electrones es una colección de moléculas insertas en la membrana interna de la mitocondria. El plegamiento de la membrana interna para formar crestas incrementa el área de superficie y proporciona espacio para las miles de copias de la cadena presentes en cada mitocondria (una vez más, vemos que la estructura se adecúa a su función). La mayor parte de los componentes de la cadena son proteínas que existen en complejos multiproteicos numerados del I al IV. Fuertemente unidos a estas proteínas se encuentran los grupos prostéticos, compuestos no proteicos esenciales para las funciones catalíticas de ciertas enzimas.

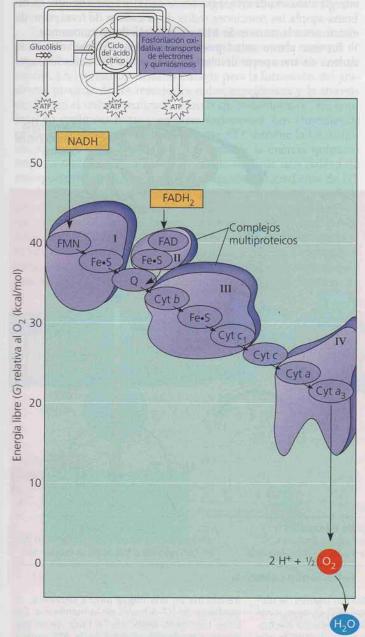
La **figura 9-13** muestra la secuencia de los transportadores de electrones presentes en la cadena de transporte de electrones y la caída de energía libre a medida que los electrones viajan a lo largo de la cadena. Durante el transporte de electrones a lo largo de la cadena, los transportadores de electrones alternan entre estados reducidos y oxidados a medida que aceptan y donan electrones; cada componente de la cadena se reduce cuando acepta electrones de su vecino que se encuentra "hacia arriba", el cual tiene una afinidad menor por los electrones (es menos electronegativo). Luego regresa a su forma oxidada cuando cede electrones a su vecino más electronegativo "hacia abajo".

Veamos ahora en detalle la cadena de transporte de electrones de la figura 9-13. Los electrones extraídos de los alimentos por el NAD+, durante la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico, se transfieren del NADH a la primera molécula de la cadena de transporte de electrones. Esta molécula es una flavoproteína, denominada así puesto que tiene un grupo prostético llamado flavina mononucleótido (FMN en el complejo I). En la siguiente reacción redox, la flavoproteína vuelve a su forma oxidada en tanto cede electrones a una proteína con hierro-azufre (Fe·S del complejo I), perteneciente a una familia de proteínas con hierro como y fuertemente unidos. La proteína con hierro-azufre luego cede los electrones a un compuesto llamado ubiquinona (Q en fig. 9-13). Este transportador de electrones es una pequeña molécula hidrófoba, y el único miembro de la cadena de transporte de electrones que no es proteico. La ubiquinona se mueve dentro de la membrana y no reside en ningún complejo en particular.

La mayor parte de los transportadores de electrones restantes entre la ubiquinona y el oxígeno son proteínas llamadas citocromos. Su grupo prostético, llamado grupo hemo, tiene un átomo de hierro que acepta electrones y los dona (es similar al grupo hemo de la hemoglobina, la proteína de los glóbulos rojos, excepto que el hierro de la hemoglobina transporta oxígeno y no electrones). La cadena de transporte de electrones tiene varios tipos de citocromos, cada uno de los cuales es una proteína diferente con un grupo hemo ligeramente diferente que acarrea electrones. El último citocromo de la cadena, el cyt a_3 , pasa sus electrones al oxígeno, que es muy electronegativo. Cada átomo de oxígeno también capta un par de iones hidrógeno de la solución acuosa y forma agua.

Otra fuente de electrones para la cadena de transporte es el FADH₂, el otro producto reducido del ciclo del ácido cítrico. En la figura 9-13 se ve que FADH₂ añade sus electrones a la cadena de transporte de electrones en el complejo II, a un nivel de energía más bajo que el NADH. En consecuencia, la cadena de transporte de electrones proporciona alrededor de un tercio de energía menos para la síntesis de ATP cuando el donante electrónico es FADH₂ en lugar de NADH.

La cadena de transporte de electrones no sintetiza ATP de forma directa. Funciona para facilitar la caída de electrones desde los alimentos al oxígeno, fraccionando una gran caída de energía libre en una serie de pasos más pequeños que liberan energía en cantidades manejables. ¿De qué manera la mitocondria acopla ese transporte de electrones y la liberación de energía a la síntesis de ATP? La respuesta es un mecanismo llamado quimiósmosis.

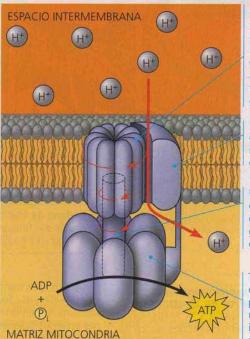


▲ Fig. 9-13. Cambio de la energía libre durante el transporte de electrones. La caída de energía libre (ΔG) para los electrones que viajan desde el NADH al oxígeno es 53 kcal/mol, pero esta "caída" está fraccionada en una serie de pasos más pequeños por la cadena de transporte de electrones (un átomo de oxígeno se representa aquí como 1/2 O_2 para subrayar el hecho de que la cadena de transporte de electrones reduce el oxígeno molecular O_2 , no átomos de oxígeno individuales. Por cada dos moléculas de NADH se reduce una molécula de O_2 a 2 H_2O).

Quimiósmosis: el mecanismo de acoplamiento de energía

Dentro de la membrana interna de la mitocondria se encuentran muchas copias de un complejo proteico llamado ATP sintasa, la enzima que -de hecho- sintetiza ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico (fig. 9-14). La ATP sintasa funciona como una bomba iónica que trabaja en sentido inverso. Recuerde del capítulo 7 que las bombas iónicas utilizan ATP como fuente de energía para transportar los iones contra sus gradientes. En el modo inverso de este proceso, la ATP sintasa emplea la energía de un gradiente iónico existente para impulsar la síntesis del ATP. El gradiente iónico que impulsa la fosforilación es un gradiente de protones (iones hidrógeno), es decir, la fuente de poder para la ATP sintasa es una diferencia en la concentración de H+ de lados opuestos de la membrana interna de la mitocondria (podemos pensar también en este gradiente como una diferencia de pH, dado que el pH es una medida de la concentración de H+). Este proceso, en el cual la energía almacenada en forma de un gradiente de iones hidrógeno a través de una membrana se emplea para impulsar el trabajo celular, como la síntesis de ATP, se denomina quimiósmosis (del griego osmos, empujar). Hemos empleado previamente la palabra ósmosis al analizar el transporte de agua, pero aquí se refiere al flujo de H+ a través de una membrana.

Al estudiar la estructura de la ATP sintasa, los científicos han aprendido la manera en que flujo de H⁺ a través de esta gran enzima impulsa la generación de ATP. La ATP sintasa es un complejo de múltiples subunidades con cuatro partes principales,



Un rotor dentro de la membrana gira en sentido de las agujas del reloj cuando el H⁺ fluye a través de él a favor del gradiente de H⁺

Un estator anclado en la membrana mantiene el pomo estacionario.

Un vástago que se extiende al interior del pomo también gira activando sitios catalíticos del pomo.

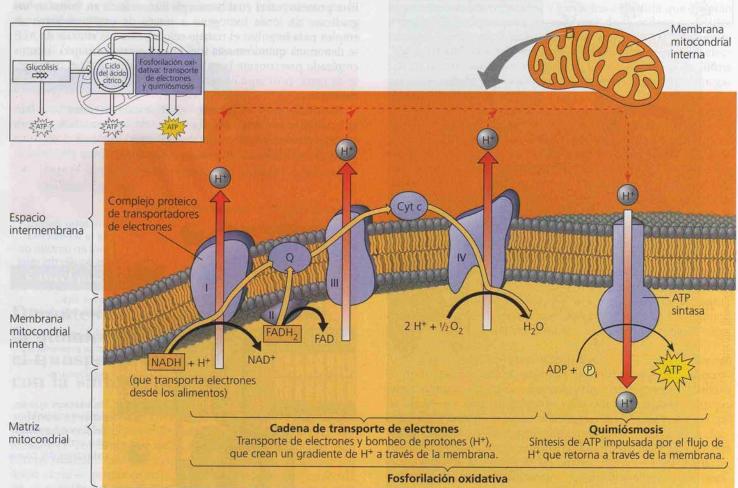
Tres sitios catalíticos del pomo estacionario unen fosfato inorgánico al ADP para formar ATP.

▲ Fig. 9-14. ATP sintasa, un molino hidráulico molecular. El complejo proteico de la ATP sintasa funciona como un molino hidráulico impulsado por el flujo de los iones de hidrógeno. Este complejo reside en las membranas de las mitocondrias y los cloroplastos de los eucariontes y en las membranas plasmáticas de los procariontes. Cada una de las cuatro partes de la ATP sintasa se compone de un número de subunidades polipeptídicas.

cada una de las cuales está formada por múltiples polipéptidos (fig. 9-14): un rotor en la membrana mitocondrial interna; un pomo que sobresale hacia el interior de la matriz mitocondrial; un vástago que se extiende desde el rotor al pomo y un estator que se encuentra anclado cerca del rotor que mantiene el pomo quieto. Los iones hidrógeno fluyen por un espacio estrecho entre el estator y el rotor, y ocasionan que éste y su vástago unido roten, de forma similar a una corriente de agua que hace girar un molino hidráulico. El vástago que gira provoca cambios estructurales en el pomo estacionario y activa tres sitios catalíticos en las subunidades que constituyen el pomo, de modo que se combinan ADP y fosfato inorgánico para sintetizar ATP.

Entonces, ¿de qué manera la membrana mitocondrial interna genera y mantiene el gradiente de H⁺ que impulsa la síntesis de ATP en el complejo de la proteína ATP sintasa? Crear el gradiente de H⁺ es la función de la cadena de transporte de electrones, cuya localización en la mitocondria se muestra en la **figura 9-15**. La cadena es un transformador energético que emplea el flujo exergónico de electrones para bombear H⁺ a través de la membrana, desde la matriz de la mitocondria al interior del espacio intramembrana. El H⁺ tiene una tendencia a retroceder y atravesar la membrana para difundirse a favor de su gradiente. Las ATP sintasas son los únicos sitios de la membrana que tienen permeabilidad absoluta para iones H⁺. Los iones pasan a través de un canal presente en la ATP sintasa, que emplea el flujo exergónico de H⁺ para impulsar la fosforilación del ADP (fig. 9-14). Así, la energía almacenada en un gradiente de H⁺ a través de una membrana acopla las reacciones redox de la cadena de transporte de electrones a la síntesis de ATP, un ejemplo de quimiósmosis.

En este punto usted puede preguntarse de qué manera la cadena de transporte de electrones bombea los iones hidróge-



▲ Fig. 9-15. La quimiósmosis acopla la cadena de transporte de electrones a la síntesis de ATP. El NADH y el FADH₂ llevan electrones de alta energía extraídos de los alimentos durante la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico a una cadena de transporte de electrones construida en la membrana interna de la mitocondria. La flecha amarilla traza el transporte de electrones que finalmente pasan al oxígeno en el extremo "cuesta abajo" de la cadena para formar agua. Como se mostró en la figura 9-13, la mayoría de los transportadores de electrones de la cadena se agrupan en cuatro

complejos. Dos transportadores móviles, la ubiquinona (Q) y el citocromo c (Cyt c), se mueven rápidamente en la membrana llevando electrones entre los grandes complejos. A medida que los complejos I, III, y IV aceptan y luego donan electrones, bombean iones hidrógeno (protones) desde la matriz mitocondrial al espacio intermembrana (nótese que el FADH₂ deposita sus electrones por medio del complejo II y, por lo tanto, se bombean menos protones dentro del espacio intermembrana que cuando se emplea NADH). La energía química originalmente obtenida a partir de los alimentos se

transforma en una fuerza motriz protónica, un gradiente de H⁺ a través de la membrana. Los iones hidrógeno retroceden a favor de su gradiente a través de un canal en la ATP sintasa, otro complejo proteico insertado en la membrana. La ATP sintasa emplea la fuerza motriz protónica para fosforilar ADP formando ATP. El uso de un gradiente de H⁺ (fuerza motriz protónica) para transferir energía de las reacciones redox al trabajo celular (síntesis de ATP, en este caso) se llama quimiósmosis. En conjunto, el transporte de electrones y la quimiósmosis componen la fosforilación oxidativa.

no. Los investigadores han descubierto que ciertos miembros de la cadena de transporte de electrones aceptan y liberan protones (H⁺) junto con los electrones. En ciertos pasos a lo largo de la cadena, la transferencia de electrones hace que los H⁺ sean captados y liberados en la solución del entorno. Los transportadores de electrones están dispuestos espacialmente en la membrana, de modo que el H⁺ se capta desde la matriz mitocondrial y se deposita en el espacio intermembrana (fig. 9-15). El gradiente de H⁺ resultante se conoce como fuerza motriz protónica, haciendo hincapié en la capacidad del gradiente para llevar a cabo trabajo. La fuerza retroimpulsa al H⁺ a través de la membrana empleando canales específicos de H⁺ que aportan las ATP sintasas.

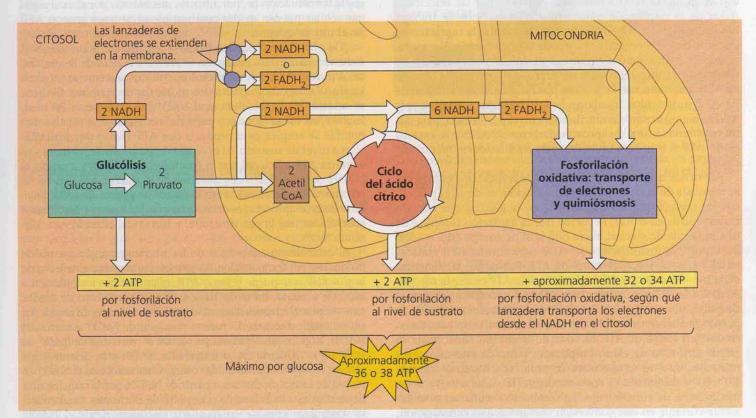
En términos generales, la quimiósmosis es un mecanismo de acoplamiento energético que emplea la energía almacenada en forma de un gradiente de H⁺ a través de una membrana para realizar trabajo celular. En las mitocondrias, la energía para la formación del gradiente procede de las reacciones redox exergónicas y la síntesis de ATP es el trabajo realizado. Pero la quimiósmosis ocurre también en cualquier lugar y en otras variaciones. Los cloroplastos emplean la quimiósmosis para generar ATP durante la fotosíntesis; en estos orgánulos, la luz (en lugar de la energía química) impulsa tanto el flujo de electrones a lo largo de una cadena de transporte de electrones como la formación del gradiente de H+ resultante. Los procariontes, que carecen tanto de mitocondrias como de cloroplastos, generan gradientes de H+ a través de sus membranas plasmáticas. Luego, explotan la fuerza motriz protónica, no solo para sintetizar ATP, sino también para bombear nutrientes y productos de desecho a través de la membrana y para rotar sus flagelos. A raíz de su importancia central para las conversiones energéticas en los procariontes y eucariontes, la quimiósmosis ha ayudado a unificar el estudio de la bioenergética. Peter Mitchell recibió el Premio Nobel en 1978 al formular la original propuesta del modelo quimiosmótico.

Un balance de la producción de ATP mediante la respiración celular

Ahora que hemos mirado más de cerca los procesos centrales de la respiración celular volvamos a su función global: obtener la energía de los alimentos para sintetizar ATP.

Durante la respiración, la mayor parte de la energía fluye en esta secuencia: glucosa → NADH → cadena de transporte de electrones → fuerza motriz protónica → ATP. Podemos hacer la contabilidad para calcular las ganancias de ATP que se producen cuando la respiración celular oxida una molécula de glucosa a seis moléculas de dióxido de carbono. Los tres departamentos principales de esta empresa metabólica son la glucólisis, el ciclo del ácido cítrico y la cadena de transporte de electrones, que impulsa la fosforilación oxidativa. La figura 9-16 proporciona un recuento detallado del ATP producido por molécula de glucosa oxidada. La cuenta suma los 4 ATP producidos de forma directa por la fosforilación a nivel de sustrato durante la glucólisis, y el ciclo del ácido cítrico, a las muchas más moléculas de ATP generadas por la fosforilación oxidativa. Cada NADH que transfiere un par de electrones desde los alimentos a la cadena de transporte de electrones, contribuye suficientemente a la fuerza motriz protónica para generar un máximo de aproximadamente 3 ATP.

¿Por qué los números de la figura 9-16 son inexactos? Hay tres razones por las que no podemos establecer un número exac-



▲ Fig. 9-16. ATP producido por molécula de glucosa en cada etapa de la respiración celular.

to de moléculas de ATP generadas por la degradación de una molécula de glucosa. En primer lugar, la fosforilación y las reacciones redox no están directamente acopladas entre sí, de modo que el cociente de moléculas de NADH con respecto al número de moléculas de ATP no es un número entero. Sabemos que 1 NADH resulta en el transporte de 10 H⁺ a través de la membrana mitocondrial interna, y sabemos también que en algún lugar entre 3 H⁺ y 4 H⁺ deben volver a entrar a la matriz mitocondrial por medio de una ATP sintasa para generar 1 ATP. Por tanto, 1 NADH genera suficiente fuerza protomotriz para la síntesis de entre 2,5 y 3,3 ATP; por lo general redondeamos y afirmamos que 1 NADH puede generar cerca de 3 ATP. El ciclo del ácido cítrico también aporta electrones a la cadena de transporte de electrones vía el FADH2, pero dado que luego entra en la cadena, cada molécula de este transporte de electrones es responsable del transporte de H+ para la síntesis de solo 1,5 ATP a 2 ATP.

En segundo término, el rendimiento en ATP varía ligeramente de acuerdo con el tipo de lanzadera empleada para transportar los electrones desde el citosol a la mitocondria. La membrana interna de la mitocondria es impermeable al NADH, de modo que el NADH presente en el citosol queda segregado de la maquinaria de la fosforilación oxidativa. Los dos electrones del NADH capturados en la glucólisis deben converger en la mitocondria o uno de varios sistemas de lanzaderas de electrones. De acuerdo con el tipo de lanzadera, en un tipo celular particular, los electrones pasan bien al NAD+ o al FAD. Si los electrones pasan al FAD, como en las células del cerebro, solo aproximadamente 2 ATP pueden resultar de cada NADH citosólico. Si los electrones pasan al NAD+ de las mitocondrias, como en los hepatocitos y los cardiomiocitos, el rendimiento es de alrededor de 3 ATP.

Una tercera variable que reduce el rendimiento de ATP es el uso de la fuerza motriz protónica generada por las reacciones redox de la respiración para conducir otros tipos de trabajo. Por ejemplo, la fuerza motriz protónica impulsa la captación de piruvato desde el citosol por parte de la mitocondria. Por tanto, si toda la fuerza motriz protónica generada por la cadena de transporte de electrones se empleara para conducir la síntesis de ATP, una molécula de glucosa podría generar un máximo de 34 ATP producidos mediante la fosforilación oxidativa más 4 ATP (netos) desde la fosforilación a nivel de sustrato, para dar un rendimiento total de aproximadamente 38 ATP (o solo cerca de 36 ATP si estuvieran funcionando las lanzaderas menos eficientes).

Ahora nos hallamos en condiciones de realizar una estimación aproximada de la eficiencia de la respiración; es decir, el porcentaje de energía química almacenada en la glucosa que ha sido realmacenada en el ATP. Recuerde que la oxidación completa de una molécula de glucosa libera 686 kcal de energía ($\Delta G = -686$ kcal/mol). La fosforilación del ADP para formar ATP almacena al menos 7,3 kcal por mol de ATP. Por tanto, la eficiencia de la respiración es de 7,3 kcal por mol de ATP multiplicado por 38 moles de ATP por mol de glucosa dividido por 686 kcal por mol de glucosa, lo que iguala a 0,4. Así, aproximadamente un 40% de la energía almacenada en la glucosa se ha transferido para almacenarse en forma de ATP. El resto de la energía almacenada se pierde en forma de calor. Empleamos parte de este calor para mantener nuestra temperatura corporal relativamente elevada (37 °C) y disipamos el resto mediante la sudoración y otros mecanismos de enfriamiento. La respiración celular es notablemente eficiente en esta conversión energética. Por comparación, el automóvil más eficiente convierte solamente cerca del 25% de

la energía almacenada en el combustible en energía que mueve el automóvil.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué efecto tendría una ausencia de O₂ en el proceso que se muestra en la figura 9-15?
- En ausencia de O₂, como se mencionó más arriba, ¿qué piensa que ocurriría si se disminuyera el pH del espacio intermembrana de la mitocondria? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 9-5

La fermentación permite que algunas células produzcan ATP sin emplear oxígeno

Dado que la mayor parte del ATP generado por la respiración celular es el trabajo de la fosforilación oxidativa, nuestra estimación de la producción de ATP a partir de la respiración depende de un suministro adecuado de oxígeno a la célula. Sin el oxígeno electronegativo para impulsar los electrones a lo largo de la cadena de transporte, la fosforilación oxidativa cesa. Sin embargo, la fermentación proporciona un mecanismo por el cual algunas células pueden oxidar combustible orgánico y generar ATP sin el uso de oxígeno.

¿De qué manera pueden oxidarse los alimentos sin oxígeno? Cabe recordar que la oxidación se refiere a la pérdida de electrones a cualquier aceptor de electrones, no simplemente al oxígeno. La glucólisis oxida glucosa a dos moléculas de piruvato. El agente oxidante de la glucólisis es el NAD+, no el oxígeno. En total, la glucólisis es exergónica, y parte de la energía que se vuelve disponible se emplea para producir dos ATP (neto) por fosforilación a nivel de sustrato. Si el oxígeno está presente, entonces se sintetiza ATP adicional por la fosforilación oxidativa, cuando el NADH cede los electrones tomados de la glucosa a la cadena de transporte de electrones. Pero la glucólisis genera dos ATP, haya o no oxígeno presente; es decir, si las condiciones son aeróbicas o anaeróbicas (del griego aero, aire, y bios, vida; el prefijo an- significa "sin").

El catabolismo anaerobico de los nutrientes orgánicos puede producirse por fermentación. La fermentación es una extensión de la glucólisis que puede generar ATP solamente por fosforilación a nivel de sustrato, en tanto haya suficiente suministro de NAD+ para aceptar electrones durante el paso de oxidación de la glucólisis. Sin algún mecanismo para el reciclado de NAD+ a partir del NADH, la glucólisis rápidamente vaciará el reservorio de NAD+ de la célula al reducirlo en su totalidad a NADH y se detendrá por carecer un agente oxidante. En condiciones aerobias, el NAD+ se recicla de forma productiva a partir de NADH por la transferencia de electrones a la cadena de transporte de electrones. La alternativa anaerobica consiste en transferir electrones desde el NADH hasta el piruvato, el producto final de la glucólisis.

Tipos de fermentación

La fermentación se compone de la glucólisis más las reacciones que regeneran NAD+ transfiriendo electrones del NADH al piruvato o a derivados del piruvato. El NAD+ puede, entonces, emplearse de nuevo para oxidar azúcar mediante la glucólisis, que rinde dos moléculas de ATP por cada fosforilación a nivel de sustrato. Hay muchos tipos de fermentación que difieren en los productos finales que se forman a partir del piruvato. Dos tipos comunes son la fermentación alcohólica y la fermentación ácida láctica.

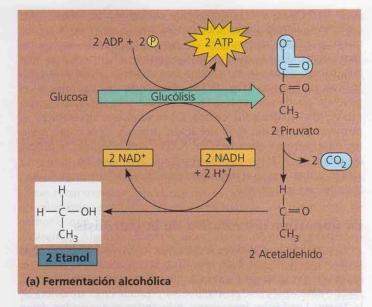
En la fermentación alcohólica (fig. 9-17a), el piruvato se convierte en etanol (alcohol etílico) en dos pasos. El primer paso libera dióxido de carbono del piruvato, que se convierte en el compuesto de dos carbonos acetaldehído. En el segundo paso, el acetaldehído es reducido por el NADH a etanol. Esto regenera la provisión de NAD+ necesaria para la continuación de la glucólisis. Muchas bacterias llevan a cabo la fermentación alcohólica en condiciones anaerobicas. La levadura (un hongo) también lleva a cabo la fermentación alcohólica. Durante miles de años, los seres humanos han empleado las levaduras en la fabricación de cerveza, de vinos y en la panificación. Las burbujas de CO₂ generadas por la levadura del pan permiten que éste leude.

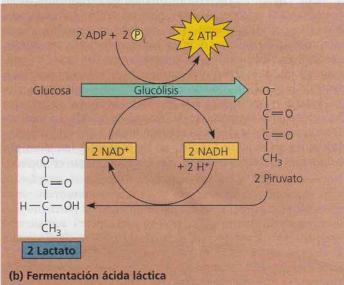
Durante la **fermentación ácida láctica (fig. 9-17b)**, el piruvato se reduce directamente por acción del NADH para formar lactato como producto final, sin liberación de CO₂ (el lactato es la forma ionizada del ácido láctico). La fermentación ácida láctica por ciertos hongos y bacterias se emplea en la industria láctea para elaborar queso y yogur. Otros tipos de fermentación microbiana, importantes desde el punto de vista comercial, producen acetona y metanol (alcohol metílico).

Las células de músculo humano sintetizan ATP mediante la fermentación ácida láctica cuando hay escasez de oxígeno. Esto ocurre durante las etapas iniciales de un ejercicio extenuante, cuando el catabolismo de los azúcares para producir ATP sobrepasa el suministro de oxígeno proveniente de la sangre para el músculo. En estas condiciones, las células cambian de la respiración aerobica a la fermentación. El lactato que se acumula puede provocar fatiga muscular y dolor, pero es eliminado de forma gradual por la sangre vía el hígado. El lactato se convierte nuevamente en piruvato por acción de las células hepáticas.

Fermentación y respiración celular

La fermentación y la respiración celular son las alternativas anaerobica y aerobica, respectivamente, para la producción de ATP cosechando la energía química de los alimentos. Ambas vías emplean la glucólisis para oxidar glucosa y otros combustibles orgánicos a piruvato, con una producción neta de 2 ATP por fosforilación a nivel del sustrato. Tanto en la fermentación como en la respiración el NAD+ es el agente oxidante que acepta electrones a partir de los alimentos durante la glucólisis. Una diferencia central son los mecanismos contrastantes para oxidar NADH nuevamente a NAD+, necesario para sostener la glucólisis. En la fermentación, el aceptor final de los electrones es una molécula orgánica como el piruvato (fermentación ácida láctica) o el acetaldehído (fermentación alcohólica). En la respiración, por el contrario, el aceptor final de electrones a partir del NADH es el oxígeno. Esto no solo regenera el NAD+ requerido para la glucólisis, sino que permite obtener un ATP extra cuando el transporte de electrones desde





▲ Fig. 9-17. Fermentación. En ausencia de oxígeno, muchas células emplean la fermentación para producir ATP por fosforilación a nivel de sustrato. El piruvato, el producto final de la glucólisis, sirve como un aceptor de electrones para oxidar el NADH de nuevo a NAD⁺, que luego puede emplearse otra vez en la glucólisis. Dos de los productos finales comunes que se forman en la fermentación son (a) etanol y (b) lactato, la forma ionizada del ácido láctico.

NADH a oxígeno impulsa la fosforilación oxidativa. Una ganancia de ATP aún mayor proviene de la oxidación de piruvato en el ciclo del ácido cítrico, que es exclusivo de la respiración. Sin oxígeno, la energía aún almacenada en el piruvato no está disponible para las células. Por lo tanto, la respiración celular recupera mucha más energía de cada molécula de azúcar que la fermentación. De hecho, la respiración produce hasta 19 veces más ATP por molécula de glucosa que la fermentación: hasta 38 ATP en el caso de la respiración, en comparación con los 2 ATP producidos por la fosforilación a nivel del sustrato en la fermentación.

Algunos organismos, entre ellos las levaduras y muchas bacterias, pueden sintetizar suficiente ATP para sobrevivir emplean-

do la fermentación o la respiración en forma alternativa. Estas especies se llaman anaerobios facultativos. A nivel de la célula, nuestras células musculares se comportan como anaerobios facultativos. En un anaerobio facultativo, el piruvato es una bifurcación en la vía metabólica que conduce a dos vías catabólicas alternativas (fig. 9-18). En condiciones aerobicas, el piruvato puede convertirse en acetil CoA y la oxidación continúa en el ciclo del ácido cítrico. En condiciones anaerobicas, el piruvato diverge del ciclo del ácido cítrico y sirve como aceptor de electrones para reciclar NAD+. Para elaborar la misma cantidad de ATP, un anaerobio facultativo debería consumir azúcar a una tasa mucho mayor cuando está fermentando que cuando está respirando.

La importancia evolutiva de la glucólisis

El papel de la glucólisis, tanto en la fermentación como en la respiración, tiene una base evolutiva. Los procariontes ancestrales probablemente emplearon la glucólisis para sintetizar ATP mucho antes que el oxígeno estuviera presente en la atmósfera de la Tierra. Los fósiles bacterianos más antiguos conocidos datan de unos 3500 millones de años, pero tal vez no comenzaron a acumularse cantidades apreciables de oxígeno atmosférico hasta hace unos 2 700 millones de años. Las cianobacterias produjeron este O, como subproducto de la fotosíntesis. Por tanto, los procariontes iniciales deben haber generado ATP exclusivamente a partir de la glucólisis, que no requiere oxígeno. Además, la glucólisis es la vía metabólica más generalizada, lo que sugiere que evolucionó muy temprano en la historia de la vida. La localización citosólica de la glucólisis también implica una gran antigüedad; la vía no requiere ninguno de los orgánulos limitados por membranas presentes en las células eucariontes que evoluciona-

CITOSOL

Piruvato

Ausencia de O₂
Fermentación

Presencia de O₂
Respiración celular

MITOCONDRIA

Acetil CoA

lactato

Ciclo
del ácidocítrico

▲ Fig. 9-18. Piruvato como enlace clave en el catabolismo. La glucólisis es común a la fermentación y a la respiración celular. El producto final de la glucólisis, el piruvato, representa una bifurcación en las vías catabólicas de la oxidación de la glucosa. En una célula que realiza respiración celular y fermentación, el piruvato está destinado a una de estas dos vías, habitualmente en función de que haya oxígeno o no.

ron alrededor de 1 000 millones de años después de las células procariontes. La glucólisis es una joya de la familia metabólica de las primeras células, que continúa funcionando en la fermentación y como primera etapa en la degradación de las moléculas orgánicas por respiración.

Evaluación de conceptos



- 1. Considere el NADH formado durante la glucólisis. ¿Cuál es el aceptor final de sus electrones durante la fermentación? ¿Cuál es el aceptor final de sus electrones durante la respiración?
- 2. Una levadura alimentada con glucosa se cambia de un ambiente aerobico a un ambiente anaerobico. Para que la célula continúe generando ATP a la misma velocidad, ¿de qué manera debería cambiar su velocidad de consumo de glucosa?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 9-6

La glucólisis y el ciclo del ácido cítrico se conectan con muchas otras vías metabólicas

Hasta aquí hemos tratado la degradación oxidativa de la glucosa de forma aislada del resto de la economía metabólica total de las células. En esta sección usted aprenderá que la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico son los principales cruces de varias vías catabólicas y anabólicas (biosintéticas).

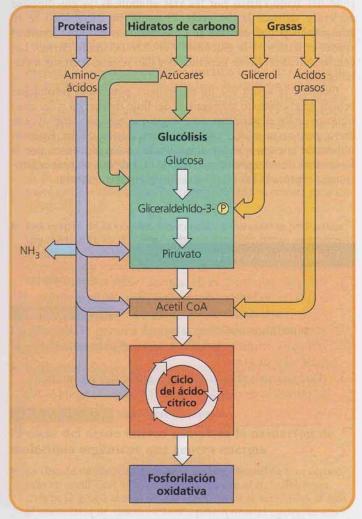
La versatilidad del catabolismo

En todo este capítulo hemos empleado la glucosa como combustible para la respiración celular. Pero las moléculas de glucosa libre no son comunes en las dietas de los seres humanos ni otros animales. Nosotros obtenemos la mayor parte de nuestras calorías en forma de grasas, proteínas, sacarosa y otros disacáridos y almidón, un polisacárido. Todas estas moléculas orgánicas de los alimentos pueden ser empleadas por la respiración celular para sintetizar ATP (fig. 9-19).

La glucólisis puede aceptar un amplio espectro de hidratos de carbono para el catabolismo. En el aparato digestivo, el almidón se hidroliza a glucosa que luego puede ser degradada en las células por el proceso de glucólisis y el ciclo del ácido cítrico. De forma similar, el glucógeno, el polisacárido que los seres humanos y muchos otros animales almacenan en su hígado y sus células musculares, puede hidrolizarse a glucosa entre las comidas como combustible para la respiración. La digestión de los disacáridos, incluida la sacarosa, proporciona glucosa y otros monosacáridos como combustible para la respiración.

Las proteínas también pueden emplearse como combustible, pero primero deben ser digeridas a sus aminoácidos constituyentes. Muchos de los aminoácidos, por supuesto, se usan por el organismo para construir nuevas proteínas. Los aminoácidos presentes en exceso son convertidos por enzimas en intermediarios de la glucólisis y del ciclo del ácido cítrico. Antes de que los aminoácidos puedan alimentar la glucólisis o el ciclo del ácido cítrico, sus grupos amino deben eliminarse, en un proceso llamado desaminación. El nitrógeno de desecho se excreta de los animales en forma de amoníaco, urea u otros productos de deshecho.

El catabolismo también puede obtener la energía almacenada en las grasas obtenidas de los alimentos, o bien de las células de almacenamiento del organismo. Después de que las grasas son digeridas a glicerol y ácidos grasos, el glicerol se convierte en gliceraldehído-3-fosfato, un intermediario de la glucólisis. La mayor parte de la energía de una grasa se almacena en los ácidos grasos. Una secuencia metabólica denominada oxidación beta degrada los ácidos grasos a fragmentos de dos carbonos, que entran en el ciclo del ácido cítrico como acetil CoA. Las grasas



▲ Fig. 9-19. Catabolismo de varias moléculas de los alimentos. Los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas pueden emplearse como combustible para la respiración celular. Los monómeros de estas moléculas entran en la glucólisis o en el ciclo del ácido cítrico en varios puntos. La glucólisis y el ciclo del ácido cítrico son embudos catabólicos a través de los cuales los electrones de todos los tipos de moléculas orgánicas fluyen en su caída exergónica al oxígeno.

constituyen un excelente combustible. Un gramo de grasa oxidada por la respiración produce más del doble de ATP que un gramo de hidrato de carbono. Lamentablemente, esto también significa que una persona que está tratando de perder peso debe trabajar duramente para emplear la grasa almacenada en el organismo porque hay muchas calorías almacenadas por cada gramo de grasa.

Biosíntesis (vías anabólicas)

Las células requieren sustancia y energía. No todas las moléculas orgánicas de alimentos están destinadas a ser oxidadas como combustibles para sintetizar ATP. Además de las calorías, los alimentos también deben proporcionar los esqueletos de carbono que las células requieren para sintetizar sus propias moléculas. Algunos monómeros orgánicos obtenidos por digestión pueden usarse de forma directa. Por ejemplo, como se mencionó previamente, los aminoácidos de la hidrólisis de las proteínas de los alimentos pueden incorporarse a las propias proteínas del organismo. Con frecuencia, sin embargo, el cuerpo requiere moléculas específicas que no están presentes como tales en la comida. Compuestos formados como intermediarios de la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico pueden divergir a vías anabólicas como precursores a partir de los cuales la célula puede sintetizar las moléculas que requiere. Por ejemplo, los seres humanos son capaces de sintetizar alrededor de la mitad de los 20 aminoácidos presentes en las proteínas modificando compuestos extraídos del ciclo del ácido cítrico. Además, la glucosa, puede sintetizarse a partir de piruvato, y los ácidos grasos también pueden sintetizarse a partir de la acetil CoA. Por supuesto, estas vías anabólicas, o biosintéticas, no generan ATP, sino que lo consumen.

Además, la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico funcionan como intercambios metabólicos que permiten que nuestras células conviertan algunos tipos de moléculas en otros cuando las necesitamos. Por ejemplo, un compuesto intermediario generado durante la glucólisis, en la dihidroxiacetona fosfato (fig. 9-9, paso 5), puede convertirse en uno de los principales precursores de las grasas. Comemos más alimento del necesario. Almacenamos grasa aun si nuestra dieta es libre de grasa. El metabolismo es notablemente versátil y adaptable.

Regulación de la respiración celular a través de mecanismos de retroalimentación

Los principios básicos de la oferta y la demanda regulan la economía metabólica. La célula no desperdicia energía sintetizando más de una sustancia determinada si no es necesario. Si por ejemplo, hay un exceso de cierto aminoácido, la vía anabólica que sintetiza ese aminoácido a partir de un intermediario del ciclo del ácido cítrico se detiene. El mecanismo más común para este control es la inhibición por retroalimentación: el producto final de una vía anabólica inhibe la enzima que cataliza un paso inicial de la vía (fig. 8-20). Esto evita la distracción innecesaria de intermediarios metabólicos clave de usos que son más urgentes.

La célula también controla su catabolismo. Si la célula está trabajando duramente y su concentración de ATP comienza a caer, la respiración se acelera. Cuando hay mucho ATP para satisfacer la demanda, la respiración se vuelve más lenta, lo que supone un ahorro de moléculas orgánicas valiosas para otras funciones. Nuevamente, el control se basa sobre todo en la regulación de la actividad de enzimas en puntos estratégicos de la vía catabólica. Un interruptor importante es la fosfofructocinasa **(fig. 9-20)**, la enzima que cataliza el paso 3 de la glucólisis (fig. 9-9). Éste es el paso más temprano que dirige al sustrato irreversiblemente a la

Glucosa AMP Glucólisis Fructosa-6-fosfato Estimula Fosfofructocinasa Fructosa-1,6-bifosfato Inhibe Inhibe Piruvato Citrato Acetil CoA Ciclo del ácido citrico Fosforilación oxidativa

▲ Fig. 9-20. El control de la respiración celular. Las enzimas alostéricas en ciertos puntos de la vía respiratoria responden a inhibidores que ayudan a mantener el ritmo de la glucólisis y del ciclo del ácido cítrico. La fosfofructocinasa, la enzima que cataliza el paso 3 de la glucólisis (fig. 9-9), es una de esas enzimas. Es estimulada por el AMP (derivado del ADP) pero inhibida por ATP y por citrato. Esta regulación por retroalimentación ajusta la tasa de respiración a medida que cambian las demandas catabólicas y anabólicas de la célula.

vía glucolítica. Al controlar la velocidad de este paso, la célula puede acelerar o volver más lento el proceso catabólico completo; la fosfofructocinasa puede considerarse como el marcapasos de la respiración.

La fosfofructocinasa es una enzima alostérica con sitios receptores para inhibidores y activadores específicos. Es inhibida por el ATP y estimulada por el AMP (adenosina monofosfato), que la célula deriva del ADP. A medida que el ATP se acumula, la inhibición de la enzima vuelve más lenta la glucólisis. La enzima se vuelve activa nuevamente a medida que el trabajo celular convierte ATP en ADP (y AMP) más rápido que lo requerido para la regeneración del ATP. La fosfofructocinasa también es sensible al citrato, el primero de los productos del ciclo del ácido cítrico. Si se acumula citrato en las mitocondrias, parte de él pasa al citosol e inhibe la fosfofructocinasa. Este mecanismo permite sincronizar las velocidades de la glucólisis y del ciclo del ácido cítrico. A medida que se acumula citrato, la glucólisis se vuelve más lenta, y el suministro de los grupos acetilo al ciclo del ácido cítrico disminuye. Si aumenta el consumo de citrato, sea por una demanda de más ATP o porque están drenándose intermediarios del ciclo del ácido cítrico por las vías anabólicas, la glucólisis se acelera y satisface la demanda. El equilibrio metabólico se ve aumentado por el control de otras enzimas en otras localizaciones cruciales en la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico. Las células son ahorrativas, expeditivas y dan respuesta en sus metabolismos.

Examine la figura 9-2 de nuevo para poner a la respiración celular en el contexto más general del flujo de energía y del ciclo químico en los ecosistemas. La energía que nos mantiene vivos se libera, pero no se produce mediante la respiración celular. Estamos utilizando energía que fue almacenada en los alimentos por la fotosíntesis. En el siguiente capítulo se verá de qué manera la fotosíntesis captura la luz y la convierte en energía química.

Evaluación de conceptos



- 1. Compare la estructura de la grasa (véase la figura 5-11) con la de un hidrato de carbono (véase la figura 5-3). ¿Qué características de su estructura convierten a una grasa en un combustible superior?
- 2. ¿En qué circunstancias su organismo podría sintetizar moléculas de grasa?
- 3. ¿Qué ocurriría en una célula muscular que ha utilizado su provisión de oxígeno y de ATP? (véase la figura 9-20).

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo

Los procesos vitales requieren energía que entra al ecosistema en forma de luz solar. La energía se emplea para realizar trabajo o se disipa como calor, mientras que los elementos químicos esenciales se reciclan mediante la respiración y la fotosíntesis

Concepto

Las vías catabólicas producen energía mediante la oxidación de los combustibles orgánicos

- Las vías catabólicas y la producción de ATP (p. 161). La degradación de glucosa y de otros combustibles orgánicos es exergónica. A partir de la glucosa o de otra molécula orgánica y empleando O2, la respiración celular produce H,O, CO2 y energía en forma de ATP y calor. Para mantenerse trabajando, una célula debe regenerar ATP.
- Reacciones redox: oxidación y reducción (pp. 161-164). La célula utiliza la energía almacenada en las moléculas de alimentos mediante las reacciones redox, en las cuales una sustancia desplaza los electrones de forma parcial o total a otra. La sustancia que recibe los electrones se reduce; la sustancia que pierde los electrones se oxida. Durante la respiración celular, la glucosa (C₆H₁₂O₆) se oxida a CO₂, y el O₂ se reduce a H₂O. Los electrones pierden energia potencial durante su transferencia desde los compuestos orgánicos hasta el oxígeno. Los electrones de los compuestos orgánicos habitualmente pasan primero al NAD+ reduciéndolo a NADH. El NADH pasa los electrones a una cadena de transporte de electrones, que los conduce hasta el O, en pasos que liberan energía. La energía liberada se emplea para sintetizar ATP.
- Las etapas de la respiración celular: presentación preliminar (pp. 164-165). La glucólisis y el ciclo del ácido cítrico suministran electrones (vía el NADH o el FADH,) a la cadena de transporte de electrones, que impulsa la fosforilación oxidativa. La fosforilación oxidativa genera ATP.

Concepto

La glucólisis genera energía química mediante la oxidación de glucosa a piruvato

La glucólisis degrada glucosa a dos moléculas de piruvato y genera 2 ATP y 2 NADH por cada molécula de glucosa (pp. 165-167).

Concepto

El ciclo del ácido cítrico completa la oxidación de moléculas orgánicas que genera energía

La llegada de piruvato al interior de la mitocondria y su conversión en acetil CoA vincula la glucólisis con el ciclo del ácido cítrico. El grupo acetilo de dos carbonos de la acetil CoA se une al oxalacetato de cuatro carbonos para formar el citrato de seis carbonos, que se degrada nuevamente a oxalacetato. El ciclo libera 2 CO2, forma 1 ATP y pasa electrones al NAD+ y al FAD, lo que da como resultado 3 NADH y 1 FADH, por ciclo (pp. 168-170).

Concepto



Durante la fosforilación oxidativa, la quimiósmosis acopla el transporte de electrones con la síntesis de ATP

- El NADH y el FADH, donan electrones a la cadena de transporte de electrones, que impulsa la síntesis de ATP vía fosforilación oxidativa (p. 170).
- La via de transporte de electrones (pp. 170-171). En la cadena de transporte de electrones, los electrones del NADH y del FADH, pierden energía en varios pasos en los que se libera energía. Al final de la cadena, los electrones pasan al O, y lo reducen a H2O.
- Quimiósmosis: el mecanismo de acoplamiento de energía (pp. 171-173). En ciertos pasos a lo largo de la cadena de transporte de electrones, la transferencia de electrones determina que los complejos proteicos muevan H+ desde la matriz mitocondrial al espacio intermembrana, almacenando energía como una fuerza motriz protónica (gradiente de H+). A medida que H+ se difunde nuevamente a la matriz a través de la ATP sintasa, su paso impulsa la fosforilación de ADP.
- Un balance de la producción de ATP mediante la respiración celular (pp. 173-174). Cerca del 40% de la energía almacenada en una molécula de glucosa se transfiere al ATP durante la respiración celular para producir un máximo de alrededor de 38 ATP.

Concepto

La fermentación permite que algunas células produzcan ATP sin emplear oxígeno

- Tipos de fermentación (p. 175). La glucólisis genera 2 ATP por fosforilación a nivel de sustrato, esté o no presente el oxígeno. En condiciones anaerobicas, los electrones del NADH pasan al piruvato o a un derivado del piruvato para regenerar el NAD+ requerido para oxidar más glucosa. Dos tipos comunes de fermentación son la fermentación alcohólica y la fermentación ácido láctica
- Fermentación y respiración celular (pp. 175-176). Ambas emplean la glucólisis para oxidar glucosa pero difieren en el aceptor final de electrones. La respiración produce más ATP.
- La importancia evolutiva de la glucólisis (p. 176). La glucólisis ocurre en casi todos los organismos y probablemente evolucionó en los procariontes antiguos antes de que hubiese O, en la atmósfera.

Concepto

La glucólisis y el ciclo del ácido cítrico se conectan con muchas otras vías metabólicas

- La versatilidad del catabolismo (pp. 176-177). Las vías catabólicas captan electrones de muchos tipos de moléculas orgánicas en la respiración celular.
- Biosíntesis (vías anabólicas) (p. 177). El cuerpo puede emplear pequeñas moléculas de alimento directamente, o usarlas para construir otras sustancias a través de la glucólisis o del ciclo del ácido cítrico.
- Regulación de la respiración celular a través de mecanismos de retroalimentación (pp. 177-178). La respiración celular es controlada por enzimas alostéricas en puntos clave de la glucólisis y del ciclo del ácido cítrico.

Autoevaluación

¿Cuál es el agente reductor en la siguiente reacción?

Piruvato + NADH + H⁺ → Lactato + NAD⁺

a. Oxígeno

b. NADH

d. Lactato

e. Piruvato

- 2. La fuente de energía inmediata que conduce la síntesis de ATP por acción de la ATP sintasa durante la fosforilación oxidativa es:
 - a. La oxidación de glucosa y de otros compuestos orgánicos.
 - b. El flujo de electrones a favor de la cadena de transporte electrónico.
 - c. La afinidad del oxígeno por los electrones.
 - d. El gradiente de concentración de H+ a través de la membrana interna de la mitocondria.
 - e. La transferencia de fosfato a ADP.
- 3. ¿Cuál es la vía metabólica común a la fermentación y la respiración celular?
 - a. El ciclo del ácido cítrico.
 - b. La cadena de transporte de electrones.
 - c. La glucólisis.
 - d. La síntesis de acetil CoA a partir de piruvato.
 - e. La reducción de piruvato a lactato.
- 4. En las mitocondrias, las reacciones redox exergónicas:
 - a. Son la fuente de energía que impulsa la síntesis de ATP en los procariontes
 - b. Están directamente acopladas a la fosforilación a nivel de sustrato.
 - c. Proporcionan la energía para establecer el gradiente protónico.
 - d. Reducen los átomos de carbono a dióxido de carbono.
 - e. Se acoplan vía intermediarios fosforilados a procesos endergónicos.
- 5. El aceptor final de electrones de la cadena de transporte de electrones que funciona en la fosforilación oxidativa es:

a. El oxígeno. b. El agua.

c. El NAD+

d. El piruvato.

e. El ADP.

- 6. Cuando los electrones fluyen a lo largo de las cadenas de transporte de electrones de las mitocondrias, ¿cuáles de los siguientes cambios
 - a. El pH de la matriz se incrementa.
 - b. La ATP sintasa bombea protones por transporte activo.
 - c. Los electrones ganan energía libre.
 - d. Los citocromos fosforilan ADP para formar ATP.
 - e. Se oxida el NAD+.
- 7. En presencia de un veneno metabólico que inhibe en forma específica y completa todas las funciones de la ATP sintasa mitocondrial. ¿qué esperaría que ocurra?
 - a. La disminución de la diferencia de pH a través de la membrana
 - b. Un incremento de la diferencia de pH a través de la membrana mitocondrial interna.

- c. Un aumento de la síntesis de ATP.
- d. Un aumento del consumo de oxígeno.
- e. Una acumulación de NAD+
- 8. Las células no catabolizan dióxido de carbono porque:
 - a. Sus dobles enlaces son demasiado estables para degradarse.
 - b. El CO2 tiene menor cantidad de electrones enlazantes que otros compuestos orgánicos.
 - c. El CO, ya está completamente reducido.
 - d. El CO₂ ya está completamente oxidado.
 - e. La molécula tiene muy pocos átomos.
- 9. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es una distinción verdadera entre la fermentación y la respiración celular?
 - a. Solo la respiración oxida glucosa.
 - b. El NADH se oxida por la cadena de transporte de electrones solo en la respiración.
 - c. La fermentación, pero no la respiración, es un ejemplo de una vía catabólica.
 - d. La fosforilación a nivel de sustrato es única a la fermentación.
 - e. La NAD+ funciona como un agente oxidante solo en la respiración.
- 10. La mayor parte del CO, del catabolismo se libera durante:
 - a. La glucólisis.
- b. El ciclo del ácido cítrico.
 - c. La fermentación de lactato.
 - d. El transporte de electrones.
 - e. La fosforilación oxidativa.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

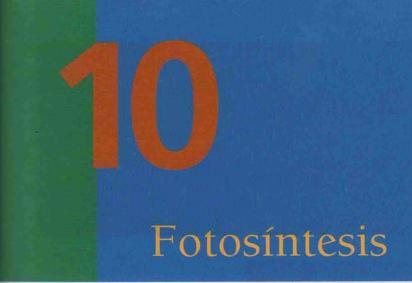
Las enzimas ATP sintasas están presentes en la membrana plasmática de los procariontes y en la mitocondria y los cloroplastos. ¿Qué sugiere esto acerca de la relación evolutiva de estos orgánulos eucariontes con los procariontes? ¿De qué manera las secuencias aminoacídicas de las ATP sintasas de las diferentes fuentes sustenta o refuta su hipótesis?

Problemas científicos

En la década de 1940, algunos médicos recetaron bajas dosis de una droga llamada dinitrofenol (DNP) para ayudar a sus pacientes a bajar de peso. Este método poco seguro se abandonó después de la muerte de algunos pacientes. El DNP desacopla la maquinaria quimiosmótica al hacer que la bicapa lipídica de la membrana interna de la mitocondria se vuelva permeable a los H+. Explique de que manera esto provoca un descenso de peso.

Ciencia, tecnología y sociedad

Casi todas las sociedades humanas emplean la fermentación para producir bebidas alcohólicas como la cerveza y el vino. Esta práctica se remonta a los primeros días de la agricultura ¿Cómo supone usted que se descubrió la fermentación? ¿Por qué el vino es una bebida más útil. especialmente para la cultura preindustrial, que el jugo de uva a partir del cual se elabora?





▲ Fig. 10-1. La luz solar se compone de un espectro de colores, como se observa en el arco iris.

Conceptos clave

- 10-1 La fotosíntesis convierte la energía lumínica en la energía química de los alimentos
- 10-2 Las reacciones de la fase luminosa convierten la energía solar en la energía química del ATP y del NADPH
- **10-3** El ciclo de Calvin utiliza el ATP y el NADPH para convertir el CO₂ en azúcar
- 10-4 En climas áridos y calurosos han evolucionado mecanismos alternativos de fijación del carbono

Panorama general

El proceso que alimenta la biósfera

a vida en la Tierra está impulsada por el sol. Los cloroplastos de las plantas captan la energía lumínica que viaja 150 millones de kilómetros desde el sol y la convierte en energía química almacenada en azúcar y otras moléculas orgánicas. Este proceso de conversión se denomina fotosíntesis. Comencemos por ubicar a la fotosíntesis en su contexto ecológico.

La fotosíntesis alimenta casi la totalidad del mundo vivo de forma directa e indirecta. Un organismo adquiere los componentes orgánicos que utiliza para energía y esqueletos carbonados de una o dos maneras principales: la nutrición autotrófica o la nutrición heterotrófica. Los **autótrofos** se "autoalimentan" (auto significa "sí mismo", y trophos significa "alimentar"); se sostienen a sí mismos sin comer nada derivado de otros organismos. Los autótrofos producen sus propias moléculas orgánicas a partir del CO₂ y otra materia prima inorgánica obtenida del

ambiente. Son las fuentes esenciales de compuestos orgánicos para todos los organismos no autótrofos y, por ese motivo, los biólogos denominan a los autótrofos como los *productores* de la biosfera.

Casi todas las plantas son autótrofas; los únicos nutrientes que requieren son el agua y los minerales del suelo y el dióxido de carbono del aire. Específicamente, las plantas son *foto*autótrofos, organismos que utilizan la luz como fuente de energía para sintetizar las sustancias orgánicas (**fig. 10-1**). La fotosíntesis también tiene lugar en las algas, otros protistas y algunos procariontes (**fig. 10-2**). En este capítulo, se pondrá hincapié en las plantas; las variaciones en la nutrición autótrofa que se suscitan en los procariontes y en las algas se abordarán en los capítulos 27 y 28.

Los heterótrofos obtienen su material orgánico por medio del segundo modo de nutrición más importante. Incapaces de elaborar su propio alimento viven de compuestos producidos por otros organismos (hetero significa "otros"). Los heterôtrofos son los consumidores de la biosfera. La forma más obvia de los que se "alimentan de otros" tiene lugar cuando un animal ingiere vegetales u otros animales. Pero la nutrición heterotrófica puede ser más sutil. Algunos heterótrofos consumen los restos de organismos muertos descomponiendo y alimentándose de desechos orgánicos como los esqueletos, las heces y las hojas caídas: se los conoce como descomponedores. La mayor parte de los hongos y muchos tipos de procariontes obtienen su nutrición de esta forma. Casi todos los heterótrofos, incluidos los seres humanos, son completamente dependientes de los fotoautótrofos para obtener alimento; y también para el oxígeno, un subproducto de la fotosíntesis.

En este capítulo aprenderá cómo funciona la fotosíntesis. Tras dar una explicación de los principios generales de la fotosíntesis, consideraremos las dos etapas de la fotosíntesis: las reacciones de la fase lumínica, en la cual la energía solar es captada y transformada en energía química, y el ciclo de Calvin, en el cual se utiliza energía química para elaborar las moléculas orgánicas de alimento. Finalmente, contemplaremos la fotosíntesis desde una perspectiva evolutiva.

▶ Fig. 10-2. Fotoautótrofos. Estos organismos utilizan la energía lumínica para impulsar la síntesis de moléculas orgánicas a partir del dióxido de carbono y (en la mayoría de los casos) del agua. No solo se alimentan ellos mismos, sino a todos los seres vivos. (a) Sobre la tierra, las plantas son los productores predominantes de alimento. En los ambientes acuáticos, los organismos fotosintéticos incluyen (b) las algas multicelulares, como esta alga parda; (c) algunos protistas unicelulares como Euglena; (d) los procariotas denominados cianobacterias; y (e) otros procariontes fotosintéticos, como esta bacteria violeta del azufre, la cual produce azufre (glóbulos esféricos) (c, d, e: LMs).



(a) Plantas



(b) Algas multicelulares



(d) Cianobacterias

Concepto 10-1

La fotosíntesis convierte la energía lumínica en la energía química de los alimentos

En el capítulo 6 se le presentaron los cloroplastos. Este importante orgánulo es responsable de alimentar a la inmensa mayoría de los organismos en nuestro planeta. Si bien los cloroplastos están presentes en una variedad de organismos fotosintéticos (fig. 10-2), aquí nos centraremos en las plantas.

Cloroplastos: los sitios de la fotosíntesis en las plantas

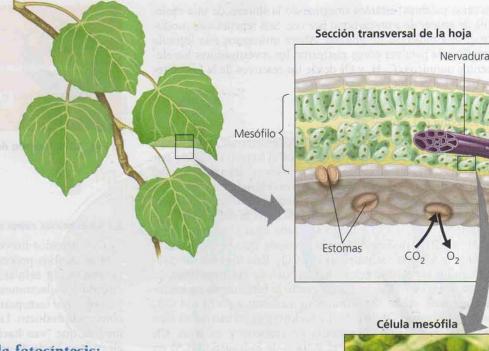
Todas las partes verdes de una planta, incluidos los tallos verdes y las frutas inmaduras, tienen cloroplastos, pero las hojas son los principales sitios de fotosíntesis en la mayoría de las plantas (fig. 10-3). Hay alrededor de medio millón de cloroplastos por

milímetro cuadrado de superficie de una hoja. El color de la hoja proviene de la clorofila, el pigmento verde ubicado dentro de los cloroplastos. Es la energía lumínica absorbida por los cloroplastos la que impulsa la síntesis de moléculas orgánicas en el cloroplasto. Los cloroplastos se encuentran principalmente en las células del mesófilo, el tejido del interior de la hoja. El dióxido de carbono entra en la hoja y el oxígeno sale, vía los poros microscópicos denominados estomas (del griego, que significa "boca"). El agua absorbida por las raíces es enviada hasta las hojas mediante los fascículos vasculares. Las hojas también utilizan los fascículos vasculares para exportar azúcar hasta las raíces y otras partes no fotosintéticas de la planta.

Una célula mesófila típica tiene alrededor de 30 a 40 cloroplastos y cada orgánulo mide alrededor de 2-4 µm por 4-7 µm. Una cubierta de dos membranas encierran el **estroma**, el líquido denso dentro de los cloroplastos. Un sistema elaborado de sacos membranosos interconectados llamados **tilacoides** separa al estroma de otro compartimento, el interior de los tilacoides o *espacio tilacoidal*. En algunos lugares, los sacos tilacoides se apilan en columnas llamadas *grana* (en singular, granum). La clorofila reside en las membranas tilacoides (los procariontes fotosintéticos carecen de

A Fig. 10-3. Detalle de la localización de la fotosíntesis en una planta. Las hojas son los principales órganos de la fotosíntesis en las plantas. Estas imágenes lo introducen en una hoja, luego en una célula y finalmente en un cloroplasto, el orgánulo donde tiene lugar la fotosíntesis (medio, LM; abajo; TEM).

cloroplastos, pero tienen membranas fotosintéticas que surgen de regiones arrolladas de la membrana plasmática que funcionan de forma similar a las membranas tilacoides de los cloroplastos; figura 27, 7b.) Ahora que hemos observado los sitios de la fotosíntesis en las plantas estamos preparados para observar más de cerca los procesos de la fotosíntesis.



Rastreo de átomos a través de la fotosíntesis: problema científico

Los científicos intentaron durante siglos armar el rompecabezas del proceso mediante el cual las plantas elaboran alimento. Aunque algunos de los pasos aún no se comprenden en su totalidad, la ecuación fotosintética general se conoce desde los años 1800: en presencia de la luz, las partes verdes de las plantas producen compuestos orgánicos y oxígeno a partir del dióxido de carbono y el agua. Mediante el empleo de fórmulas moleculares se puede resumir la fotosíntesis con esta ecuación química:

6 CO₂ + 12 H₂O + Energía lumínica
$$\rightarrow$$
 C₆H₁₂O₆ + 6 O₂ + 6 H₂O

El hidrato de carbono $C_6H_{12}O_6$ es glucosa.* El agua aparece en ambos lados de la ecuación debido a que se consumen 12 moléculas y se forman nuevamente 6 moléculas durante la fotosíntesis. Podemos simplificar la ecuación indicando solo el consumo neto de agua:

$$6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} + \text{Energía lumínica} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ O}_2$$

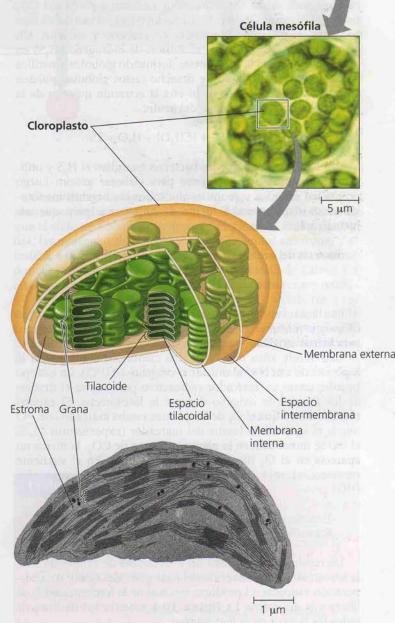
Al escribir la ecuación de esta forma podemos ver que el cambio químico global durante la fotosíntesis es la inversa del que tiene lugar durante la respiración celular. Estos dos procesos metabólicos tienen lugar en las células vegetales. Sin embargo, como pronto aprenderá, las plantas no elaboran alimento simplemente invirtiendo los pasos de la respiración.

Ahora dividamos la ecuación fotosintética por 6 para ponerla en su forma más simple posible:

$$CO_2 + H_2O \rightarrow [CH_2O] + O_2$$

Aquí, los corchetes indican que CH₂O no es un azúcar real sino que representa la fórmula general de un hidrato de carbono.

^{*} El producto directo de la fotosíntesis es, en realidad, un azúcar tricarbonado. Aquí se utiliza la glucosa para simplificar la relación entre fotosíntesis y respiración.



En otras palabras, estamos imaginando la síntesis de una molécula de azúcar de a un carbono por vez. Seis repeticiones producirían una molécula de glucosa. Ahora utilicemos esta fórmula simplificada para ver cómo rastrearon los investigadores los elementos químicos (C, H, y O) desde los reactivos de la fotosíntesis hasta los productos.

La escisión del agua

Una de las principales claves del mecanismo de la fotosíntesis proviene del descubrimiento de que el oxígeno emitido por las plantas a través de sus estomas se obtiene del agua y no del dióxido de carbono. Los cloroplastos escinden el agua en hidrógeno y oxígeno. Antes de este descubrimiento, la hipótesis imperante era que la fotosíntesis escindía el dióxido de carbono (CO₂ → C + O₂) y luego agregaba agua al carbono (C + $H_2O \rightarrow [CH_2O]$). Esta hipótesis predecía que el O_2 liberado durante la fotosíntesis provenía del CO2. Esta idea fue cuestionada en los años 1930 por C. B. van Niel, de la Universidad de Stanford. Van Niel estaba investigando la fotosíntesis en bacterias que elaboraban sus hidratos de carbono a partir del CO2 pero no liberaban O2. Van Niel concluyó que, al menos en esas bacterias, el CO, no se escindía en carbono y oxígeno. Un grupo de bacterias utilizaba el sulfuro de hidrógeno (H,S) en lugar del agua para la fotosíntesis, formando glóbulos amarillos de azufre como producto de desecho (estos glóbulos pueden verse en la figura 10-2e). Aquí está la ecuación química de la fotosíntesis en estas bacterias del azufre:

$$CO_2 + 2 H_2S \rightarrow [CH_2O] + H_2O + 2S$$

Van Niel concluyó que las bacterias escindían el H₂S y utilizaban los átomos de hidrógeno para elaborar azúcar. Luego generalizó esa idea y propuso que todos los organismos fotosintéticos requieren una fuente de hidrógeno, pero que esa fuente varía:

Bacteria del azufre:
$$CO_2 + 2 H_2S \rightarrow [CH_2O] + H_2O + 2 S$$

Plantas: $CO_2 + 2 H_2O \rightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$
General: $CO_2 + 2 H_2X \rightarrow [CH_2O] + H_2O + 2 X$

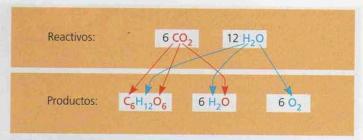
Por tanto, van Niel postuló que las plantas escindían el agua como una fuente de electrones a partir de átomos de hidrógeno, para liberar oxígeno como subproducto.

Casi veinte años más tarde, los científicos confirmaron la hipótesis de van Niel al utilizar el oxígeno-18 (18O), un isótopo pesado, como un marcador radioactivo para seguir el destino de los átomos de oxígeno durante la fotosíntesis. El experimento mostró que el O₂ de las plantas estaba marcado con 18O solo si el agua era la fuente del marcador (experimento 1). Si el 18O se introducía en la planta en forma de CO₂, la marca no aparecía en el O₂ liberado (experimento 2). En el siguiente resumen, el rojo denota los átomos de oxígeno marcados (18O):

Experimento 1:
$$CO_2 + 2 H_2O \rightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$$

Experimento 2: $CO_2 + 2 H_2O \rightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$

Un resultado significativo del intercambio de átomos durante la fotosíntesis es la extracción del hidrógeno del agua y su incorporación al azúcar. El producto residual de la fotosíntesis, O_2 , se libera a la atmósfera. La **figura 10-4** muestra los destinos de todos los átomos en la fotosíntesis.



▲ Fig. 10-4. Rastreo de átomos a través de la fotosíntesis.

La fotosíntesis como un proceso redox

Comparemos brevemente la fotosíntesis con la respiración celular. Ambos procesos incluyen reacciones redox. Durante la respiración celular, la energía se libera a partir del azúcar cuando los electrones asociados con el hidrógeno son transportados por transportadores hasta el oxígeno para formar agua como subproducto. Los electrones pierden energía potencial a medida que "van hacia abajo" en la cadena de transporte de electrones hacia el oxígeno electronegativo y la mitocondria emplea esa energía para sintetizar ATP (fig. 9-15). La fotosíntesis invierte la dirección del flujo de electrones. El agua se escinde y los electrones son transferidos junto con los iones hidrógeno desde el agua al dióxido de carbono, que se reduce a azúcar. Debido a que los electrones incrementan su energía potencial al moverse desde el agua hasta el azúcar, este proceso requiere energía. La luz proporciona este impulso de energía.

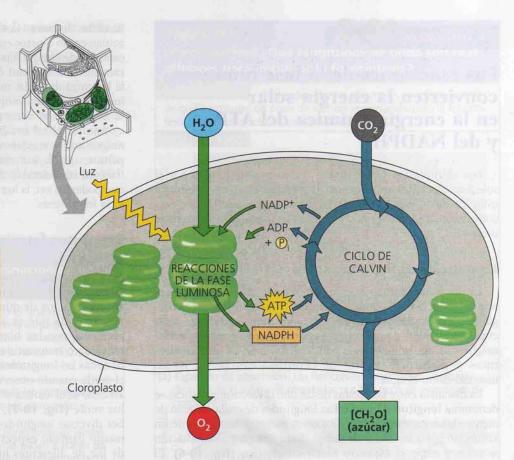
Las dos etapas de la fotosíntesis: presentación preliminar

La ecuación de la fotosíntesis es un resumen decepcionantemente simple de un proceso complejo. En realidad, la fotosíntesis no es un proceso único, sino dos procesos, cada uno con múltiples pasos. Estas dos etapas de la fotosíntesis se conocen como las reacciones de la fase luminosa o fotoquímica (la parte foto de la fotosíntesis) y el ciclo de Calvin (la parte de síntesis) (fig. 10-5).

Las reacciones de la fase luminosa son pasos de la fotosíntesis que convierten la energía solar en energía química. La luz absorbida por la clorofila impulsa una transferencia de electrones y de hidrógeno desde el agua hasta un aceptor denominado NADP+ (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato), que almacena temporalmente los electrones energizados. El agua es escindida en el proceso y, por tanto, son las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis las que liberan O2 como subproducto. El aceptor de electrones de las reacciones de la fase luminosa, NADP+, es un NAD+, que funciona como transportador de electrones en la respiración celular; las dos moléculas difieren solo por la presencia de un grupo fosfato extra en la molécula de NADP+. Las reacciones de la fase luminosa utilizan la energía solar para reducir el NADP+ a NADPH agregando un par de electrones junto con un núcleo de hidrógeno o H⁺. Las reacciones de la fase luminosa también generan ATP, utilizando la quimiósmosis para impulsar la adición de un grupo fosfato al ADP, un proceso denominado fotofosforilación. Por tanto, al principio la energía lumínica es convertida en energía química en forma de dos compuestos: NADPH, una

Fig. 10-5. Panorama general de la fotosíntesis: cooperación de las reacciones de la fase luminosa y el ciclo de Calvin. En el cloroplasto, las membranas tilacoidales son los lugares de las reacciones de la fase luminosa, mientras que el ciclo de Calvin tiene lugar en el estroma. Las reacciones de la fase luminosa utilizan energía solar para elaborar ATP y NADPH, que funcionan como energía química y poder reductor, respectivamente, en el ciclo de Calvin. El ciclo de Calvin incorpora CO, a las moléculas orgánicas, que se convierten en azúcar (en el capítulo 5 usted vio que la mayoría de los azúcares simples tienen fórmulas que son algún múltiplo de [CH2O]).

Una versión más reducida de este diagrama reaparecerá en varias figuras posteriores para recordar si los sucesos que se describen tienen lugar en las reacciones de la fase luminosa o en el ciclo de Calvin.



fuente de electrones energizados ("poder reductor") y ATP, la moneda circulante de energía versátil de las células. Observe que las reacciones de la fase luminosa no producen azúcar; eso tiene lugar en la segunda etapa de la fotosíntesis, el ciclo de Calvin.

El ciclo de Calvin lleva ese nombre por Melvin Calvin, quien, junto con sus colegas, comenzó a dilucidar sus pasos a finales de la década de 1940. El ciclo comienza con la incorporación de CO, del aire en las moléculas orgánicas que ya están presentes en los cloroplastos. Esta incorporación inicial de carbono en compuestos orgánicos se conoce como fijación del carbono. Luego, el ciclo de Calvin reduce el carbono fijado a los hidratos de carbono por la adición de electrones. El poder reductor procede del NADPH, el cual adquiere electrones con energía en las reacciones de la fase luminosa. Para convertir el CO2 en hidratos de carbono, el ciclo de Calvin también requiere energía química en la forma de ATP, que también es generado por las reacciones de la fase luminosa. Por lo tanto, es el ciclo de Calvin el que elabora azúcar, pero solo puede efectuarlo con la ayuda del NADPH y el ATP producidos por las reacciones de la fase luminosa. Los pasos metabólicos del ciclo de Calvin a veces se denominan reacciones oscuras, o reacciones independientes de la luz, debido a que ninguno de los pasos requiere luz directamente. Sin embargo, el ciclo de Calvin en la mayoría de las plantas tiene lugar durante el día, ya que solo entonces las reacciones de la fase luminosa pueden proporcionar el NADPH y el ATP que el ciclo de Calvin requiere. En esencia, el cloroplasto utiliza la energía de la luz para elaborar azúcar coordinando las dos etapas de la fotosíntesis.

Como indica la figura 10-5, en los tilacoides de los cloroplastos se producen las reacciones de la fase luminosa mientras que el ciclo de Calvin tiene lugar en el estroma. En los tilacoides, las moléculas de NADP⁺ y ADP recogen los electrones y el fosfato, respectivamente, y luego son liberados en el estroma, donde transfieren su alta carga de energía al ciclo de Calvin. En esta figura se tratan las dos etapas de la fotosíntesis como módulos metabólicos que incorporan ingredientes y elaboran productos en grandes cantidades. Nuestro siguiente paso hacia la comprensión de la fotosíntesis es observar con mayor detalle cómo funcionan las dos etapas, comenzando con las reacciones de la fase luminosa.

Evaluación de conceptos



- ¿De qué manera las moléculas de reactivos de la fotosíntesis llegan a los cloroplastos de las hojas?
- ¿Cómo ayudó a dilucidar la química de la fotosíntesis la utilización de un isótopo del oxígeno?
- Describa la interdependencia de las dos etapas de la fotosintesis

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 10-2

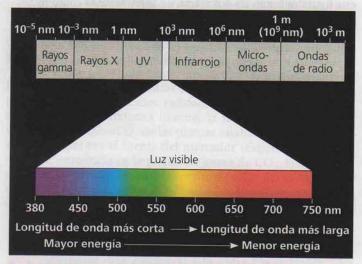
Las reacciones de la fase luminosa convierten la energía solar en la energía química del ATP y del NADPH

Los cloroplastos son centrales químicas impulsadas por el sol. Sus tilacoides transforman la energía solar en la energía química del ATP y del NADPH. Para comprender mejor esta conversión, debemos conocer algunas propiedades importantes de la luz.

La naturaleza de la luz solar

La luz es una forma de energía conocida como energía electromagnética, también llamada radiación electromagnética. La energía electromagnética se desplaza en ondas rítmicas análogas a las creadas al arrojar una piedra a un estanque. Las ondas electromagnéticas, sin embargo, son perturbaciones de los campos eléctricos y magnéticos en vez de perturbaciones de un medio material como el agua.

La distancia entre las crestas de las ondas electromagnéticas se denomina longitud de onda. Las longitudes de onda abarcan de menos de un nanómetro (para los rayos gamma), hasta más de un kilómetro (para las ondas de radio). Todo este rango de radición se conoce como el espectro electromagnético (fig. 10-6). El segmento más importante para la vida es una banda angosta de 380 nm a 750 nm de longitud de onda. Esta radiación se conoce como luz visible porque el ojo humano la detecta como diversos colores. El modelo ondulatorio de la luz explica muchas de las propiedades de la luz pero, en ciertos aspectos, la luz se comporta como si estuviese compuesta por partículas discretas,



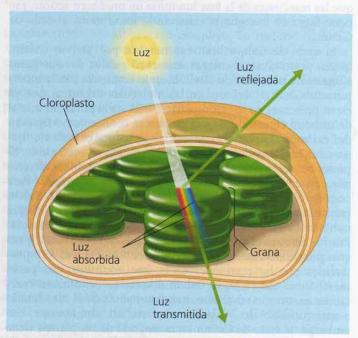
▲ Fig. 10-6. El espectro electromagnético. La luz blanca es una mezcla de todas las longitudes de onda de luz visible. Un prisma puede descomponer la luz blanca en sus colores constitutivos al refractar la luz de diferentes longitudes de onda en ángulos diferentes (las gotas de agua en la atmósfera pueden actuar como prismas y formar un arco iris; véase la figura 10-1). La luz visible impulsa la fotosíntesis.

llamadas **fotones**. Los fotones no son objetos tangibles, pero actúan como objetos en cuanto a que cada uno de ellos tiene una cantidad de energía fija. La cantidad de energía se relaciona inversamente a la longitud de onda de la luz; mientras más corta sea la longitud de onda, mayor será la energía de cada fotón de esa luz. Por tanto, un fotón de luz violeta carga casi con el doble de la energía de un fotón de luz roja.

Aunque el sol irradia en todo el espectro de energía electromagnética, la atmósfera actúa como una ventana selectiva, que permite que la luz visible la atraviese, mientras que filtra una fracción considerable de otras radiaciones. La parte del espectro que podemos ver, la luz visible, también es la radiación que impulsa la fotosíntesis.

Pigmentos fotosintéticos: los receptores de luz

Cuando la luz se encuentra con la materia puede ser reflejada, transmitida o absorbida. Las sustancias que absorben luz visible se conocen como pigmentos. Los diferentes pigmentos absorben la luz de diferentes longitudes de onda y las longitudes de onda que se absorben desaparecen. Si se ilumina un pigmento con luz blanca, el color que vemos es el color más reflejado o transmitido por el pigmento (si un pigmento absorbe todas las longitudes de onda, se ve como negro). Percibimos el verde cuando observamos una hoja debido a que la clorofila absorbe azul-violeta y luz roja mientras que transmite y refleja luz verde (fig. 10-7). La capacidad de un pigmento de absorber diversas longitudes de onda puede medirse con un instrumento llamado espectrofotómetro. Esta máquina dirige rayos de luz de diferentes longitudes de onda a través de una solución del pigmento y mide la fracción de la luz transmitida en cada longitud de onda (fig. 10-8). Un gráfico que traza la absor-



▲ Fig. 10-7. Por qué las hojas son verdes: interacción de la luz con los cloroplastos. Las moléculas de clorofila de los cloroplastos absorben luz azul-violeta y luz roja (los colores más efectivos para impulsar la fotosíntesis), y reflejan o transmiten luz verde. Éste es el motivo por el cual las hojas parecen verdes.

ción de la luz de un pigmento versus la longitud de onda se denomina espectro de absorción.

El espectro de absorción de los pigmentos de los cloroplastos proporciona claves de la efectividad relativa de diferentes longitudes de onda para impulsar la fotosíntesis, puesto que la luz puede realizar trabajo en los cloroplastos solo si ésta es absorbida. Si primero observamos el espectro de absorción de la clorofila a, éste sugiere que la luz azul violeta y la luz roja funcionan mejor para la fotosíntesis, puesto que son absorbidas, mientras que el verde es el color menos efectivo. Esto se confirma por un espectro de acción para la fotosíntesis (fig. 10-9b),

Figura 10-8 Metodo de investigación Determinación de un espectro de absorción

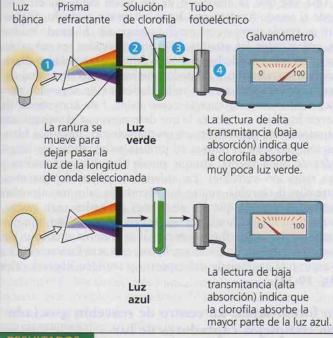
Un espectro de absorción es una representación visual de lo bien que un pigmento concreto absorbe diferentes longitudes de onda de luz visible. El espectro de absorción de diversos pigmentos de los cloroplastos ayuda a los científicos a descifrar la función de cada pigmento en una planta.

Un espectrofotómetro mide las cantidades relativas de luz de diferentes longítudes de onda absorbidas y transmitidas por una solución de pigmento.

 Un prisma separa la luz blanca en colores (longitudes de onda).
 Uno por uno, los diferentes colores de la luz pasan a través de una muestra (clorofila en este ejemplo). Aquí se muestran la luz verde y la luz azul.

3 La luz transmitida golpea un tubo fotoeléctrico, que convierte la energía lumínica en electricidad.

4 Se mide la corriente eléctrica mediante un galvanómetro. El dispositivo de medida indica la fracción de luz transmitida a través de la muestra, a partir de la cual podemos determinar la cantidad de luz absorbida.



Véase la figura 10-9 para encontrar el espectro de absorción de tres tipos de pigmentos de los cloroplastos.

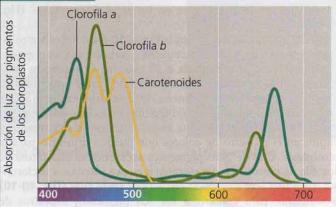
Figura 10-9

investigación ¿Qué longitudes de onda son más eficaces para impulsar la fotosíntesis?

Tres experimentos diferentes ayudaron a revelar qué longitudes de onda de luz son importantes para la fotosíntesis. Abajo se muestran los resultados.

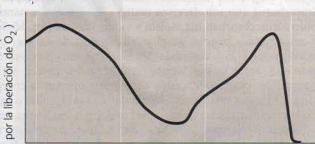
RESULTADOS

Fasa de fotosíntesis (medida



Longitud de onda de la luz (nm)

(a) Espectro de absorción. Las tres curvas muestran las longitudes de onda de la luz mejor absorbidas por tres tipos de pigmentos de cloroplastos.



(b) Espectro de acción. Este gráfico muestra la tasa de la fotosíntesis frente a la longitud de onda. El espectro de acción resultante se asemeja al espectro de absorción para la clorofila a pero no coincide exactamente (véase la parte a). Esto se debe en parte a la absorción de luz por parte de pigmentos accesorios como la clorofila b y los carotenoides.



(c) El experimento de Engelmann. En 1883, Theodor W. Engelmann iluminó un alga filamentosa con luz que había pasado a través de un prisma y expuso diferentes segmentos del alga a diferentes longitudes de onda. Utilizó una bacteria aeróbica, que se concentra cerca de una fuente de oxígeno, para determinar qué segmentos del alga estaban liberando la mayor parte del O₂ y, por tanto, fotosintetizando más. La bacteria se congregó en mayor número alrededor de las partes del alga iluminada con la luz violeta-azul o luz roja. Nótese la cercana coincidencia entre la distribución bacteriana y el espectro de la parte b.

CONCLUSIÓN

La luz en las porciones violeta-azul y roja del espectro es la más efectiva para impulsar la fotosíntesis.

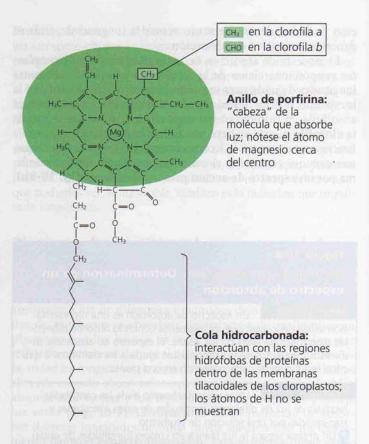
que perfila la efectividad relativa de diferentes longitudes de onda de la radiación para impulsar el proceso. Un espectro de acción se prepara iluminando los cloroplastos con luz de diferentes colores y luego representando gráficamente las longitudes de onda contra alguna medición de la proporción fotosintética, como el consumo de ${\rm CO_2}$ o la liberación de ${\rm O_2}$. El espectro de acción de la fotosíntesis se demostró en 1883 en un experimento muy interesante realizado por el botánico alemán Theodor W. Engelmann, quien utilizó bacterias para medir las velocidades de la fotosíntesis en las algas filamentosas (fig. 10-9c).

Nótese al comparar a y b en la figura 10-9 que el espectro de acción para la fotosíntesis no coincide exactamente con el espectro de absorción de la clorofila a. El espectro de absorción de la clorofila a sola subestima la efectividad de ciertas longitudes de onda para conducir la fotosíntesis. Esto se debe en parte a que los pigmentos accesorios con diferentes espectros de absorción también son fotosintéticamente importantes en los cloroplastos y amplifican el espectro de colores que pueden utilizarse para la fotosíntesis. Uno de estos pigmentos accesorios es otra forma de clorofila, la clorofila b. La clorofila b es casi idéntica a la clorofila a, pero una leve diferencia estructural entre ellas (fig. 10-10) es suficiente para conferir a los dos pigmentos espectros de absorción levemente diferentes (fig. 10-9a). Como resultado, tienen diferente color: la clorofila a es azul verdosa, mientras que la clorofila b es amarillo-verdosa.

Otros pigmentos accesorios incluyen los carotenoides, hidrocarburos que son diversos matices de amarillo y naranja debido a que absorben luz violeta y verde azulada (fig. 10-9a). Los carotenoides pueden ampliar el espectro de colores que pueden impulsar la fotosíntesis. Sin embargo, una función más importante de al menos algunos carotenoides parece ser la fotoprotección: estos compuestos absorben y disipan la energía lumínica excesiva que de otra forma dañaría la clorofila o interactuaría con el oxígeno, para formar moléculas oxidativas reactivas que son peligrosas para la célula. Es interesante observar que carotenoides similares a los fotoprotectores en los cloroplastos desempeñan un papel fotoprotector en el ojo humano. Éstas y otras moléculas relacionadas se destacan en productos alimenticios como "fitoquímicos" (del griego fito, planta) con poderes antioxidantes. Las plantas pueden sintetizar todos los antioxidantes que requieren, mientras que los seres humanos y otros animales deben obtener algunos de ellos a partir de sus dietas.

Excitación de la clorofila por la luz

¿Qué es lo que sucede exactamente cuando la clorofila y otros pigmentos absorben luz? Los colores correspondientes a las longitudes de onda absorbidas desaparecen del espectro de la luz transmitida y reflejada, pero la energía no puede desaparecer. Cuando una molécula absorbe un fotón de luz, uno de los electrones de la molécula se eleva hasta un orbital donde tiene más energía potencial. Cuando el electrón se encuentra en su orbital normal, se dice que la molécula de pigmento está en su estado fundamental. La absorción de un fotón impulsa un electrón a un orbital de mayor energía y se dice que la molécula de pigmento se encuentra en su estado excitado. Los únicos fotones absorbidos son aquellos cuya energía es exactamente igual a la diferencia de energía entre el estado fundamental y el estado excitado y esta diferencia de energía varía de un tipo de átomo o molécula a otra. Por tanto, un componente particular absorbe solamente fotones correspondientes a longitudes de



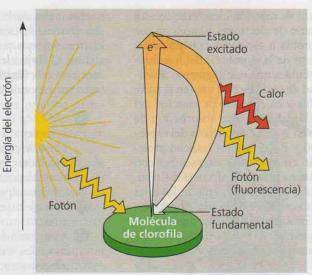
▲ Fig. 10-10. Estructura de las moléculas de clorofila en los cloroplastos de las plantas. La clorofila a y la clorofila b difieren solo en uno de los grupos funcionales unidos al anillo de la porfirina.

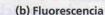
onda específicas, razón por la cual cada pigmento tenga un único espectro de absorción.

Una vez que la absorción de un fotón eleva un electrón desde el estado fundamental hasta un estado excitado, el electrón no puede permanecer mucho tiempo allí. El estado excitado, como todos los estados de energía elevados, es inestable. Por lo general, cuando las moléculas de pigmento aisladas absorben luz, sus electrones excitados vuelven a caer al orbital del estado fundamental en una milmillonésima de segundo: para liberar su exceso de energía como calor. Esta conversión de energía lumínica en calor es lo que determina que el techo de un automóvil esté tan caliente en un día soleado (los autos blancos son más frescos porque su pintura refleja todas las longitudes de onda visible, aunque puede absorber ultravioleta v otra radiación invisible). En aislamiento algunos pigmentos, entre ellas la clorofila, emiten luz además de calor tras absorber fotones. A medida que los electrones excitados caen nuevamente a su estado fundamental emiten fotones. Esta luminiscencia se denomina fluorescencia. Si se ilumina una solución de clorofila aislada de los cloroplastos, esta será fluorescente en la parte roja-anaranjada del espectro y también liberará calor (fig. 10-11).

Un fotosistema: un centro de reacción asociado con complejos captadores de luz

Las moléculas de clorofila excitadas por la absorción de energía lumínica producen resultados muy diferentes en un cloroFig. 10-11. Excitación de la clorofila aislada por la luz. (a) La absorción de un fotón causa una transición de la molécula de clorofila de su estado fundamental a su estado excitado. El fotón impulsa un electrón a un orbital donde tiene más energía potencial. Si la molécula iluminada existe en aislamiento. Su electrón excitado regresa de inmediato al orbital del estado fundamental y su exceso de energía se libera como calor y fluorescencia (luz). (b) Una solución de clorofila excitada con luz ultravioleta resplandece con un brillo rojo-anaranjado.





(a) Excitación de una molécula de clorofila aislada

plasto intacto del que tendrían en aislamiento (fig. 10-11). En su ambiente original de la membrana tilacoide, las moléculas de clorofila se organizan junto con otras moléculas orgánicas complejas y proteínas para formar fotosistemas.

Un fotosistema está compuesto por un centro de reacción rodeado por un número de complejos captadores de luz (fig. 10-12). Cada complejo captador de luz consiste en moléculas de pigmento (que pueden incluir clorofila a, clorofila b y carotenoides) unidos a proteínas concretas. El número y la variedad de moléculas de pigmentos permiten a un fotosistema captar luz en una extensa superficie y una porción mayor del espectro que lo que podría cualquier molécula de pigmento individual. En conjunto, estos complejos captadores de luz actúan como una antena para el centro de reacción. Cuando una molécula de pigmento absorbe un fotón, la energia es transferida de una molécula de pigmento a otra dentro de un complejo captador de luz hasta que se canaliza al centro de reacción. El centro de reacción es un complejo proteico que incluye dos moléculas de clorofila a y una molécula denominada aceptor primario de electrones. Estas moléculas de clorofila a son especiales debido a que sus ambientes moleculares -sus localizaciones y las otras moléculas con las cuales se asocian- les permiten utilizar la energía de la luz para impulsar uno de sus electrones a un nivel de energía superior.

La transferencia impulsada por energía solar de un electrón desde una molécula especial de clorofila a hasta el aceptor primario de electrones es el primer paso de las reacciones de la fase luminosa. Tan pronto el electrón de la clorofila es excitado a un nivel de energía superior, el aceptor primario de electrones lo captura; ésta es una reacción redox. La clorofila aislada es fluorescente debido a que no hay un aceptor de electrones, por lo que, los electrones de la clorofila fotoexcitada vuelven a caer directamente al estado fundamental. En un cloroplasto se evita este abrupto regreso de los electrones de alta energía con el estado fundamental. Por tanto, cada fotosistema —un centro de reacción rodeado por complejos captadores de luz— funciona en el cloroplasto como una unidad. Esta convierte la energía lumínica en energía química que, en última instancia, se empleará para la síntesis de azúcar.

La membrana tilacoidal está poblada por dos tipos de fotosistemas que cooperan en las reacciones de la fotosíntesis. Se los

Tilacoide **ESTROMA Fotosistema** Complejos Centro captadores Aceptor primario de reacción de electrones de luz Membrana tilacoida Moléculas Transferencia Moléculas de pigmentos de energía especiales de clorofila a **ESPACIO TILACOIDAL** (INTERIOR DEL TILACOIDE)

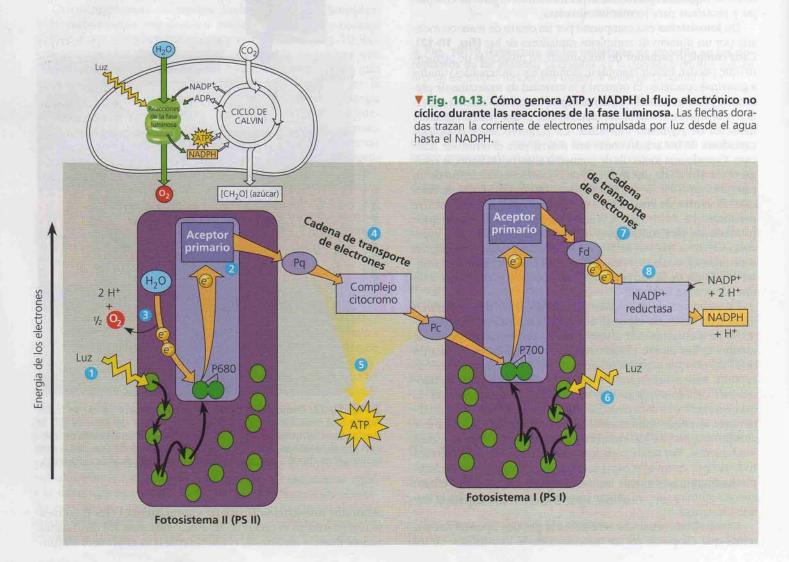
▲ Fig. 10-12. Cómo capta la luz un fotosistema. Cuando un fotón llega a una molécula de pigmento en un complejo captador de luz, la energía pasa de molécula a molécula hasta que alcanza el centro de reacción. En el centro de reacción, un electrón excitado de una de las dos moléculas de clorofila a es capturado por el principal aceptor electrónico.

denomina fotosistema II (PS II) y fotosistema I (PS I) (si bien se nombraron en el orden de su descubrimiento, los dos funcionan de manera secuencial, el fotosistema II es el primero en funcionar). Cada uno tiene un centro de reacción característico -un tipo particular de aceptor primario de electrones junto a un par de moléculas especiales de clorofila a asociadas con proteínas específicas-. El centro de reacción de la clorofila a del fotosistema II se conoce como P680 debido a que este pigmento absorber mejor la luz con una longitud de onda de 680 nm (en la parte del rojo del espectro). La clorofila a en el centro de reacción del fotosistema I se denomina P700 debido a que absorbe luz de 700 nm con mayor efectividad (en la parte rojo lejana del espectro). Estos dos pigmentos, P680 y P700, son en realidad moléculas idénticas de clorofila a. Sin embargo, sus asociaciones con diferentes proteínas en la membrana tilacoidal afecta la distribución de electrones en las moléculas de clorofila y aplican las leves diferencias en las propiedades absorbentes de la luz. Ahora veamos el modo en el que los dos fotosistemas trabajan juntos utilizando energía lumínica para generar ATP y NADPH, los dos productos principales de las reacciones de la fase luminosa.

Flujo electrónico no cíclico

La luz impulsa la síntesis de NADPH y ATP al dar energía a dos fotosistemas embebidos en las membranas tilacoidales de los cloroplastos. La clave de esta transformación de energía es un flujo de electrones a través de los fotosistemas y otros componentes moleculares constituidos dentro de la membrana tilacoidal. Durante las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis existen dos vías posibles para el flujo electrónico: cíclico y no cíclico. El flujo electrónico no cíclico, la vía predominante, se muestra en la figura. 10-13. Los números en la descripción del texto corresponden a los pasos numerados en la figura.

- 1 Un fotón de luz impacta una molécula de pigmento en un complejo captador de luz y es transmitido a otras moléculas de pigmento hasta que alcanza una de las dos moléculas de clorofila *a* P680 en el centro de reacción PS II. Excita uno de los electrones P680 que alcanza un nivel de energía superior.
- Este electrón es captado por el aceptor primario de electrones.
- 3 Una enzima escinde la molécula de agua en dos electrones, dos iones hidrógeno y un átomo de oxígeno. Los electrones son suministrados uno por uno a las moléculas P680; así, cada uno de ellos repone un electrón perdido al aceptor primario de electrones (al perder un electrón, el P680 es el oxidante biológico más fuerte que se conoce; su hueco electrónico debe llenarse). El átomo de oxígeno se combina inmediatamente con otro átomo de oxígeno para formar O₂.

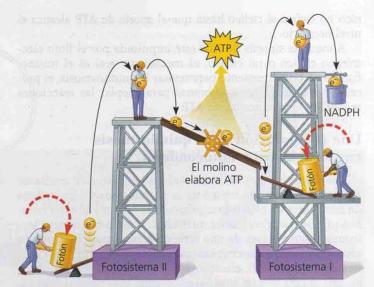


- de electrón fotoexcitado pasa desde el aceptor primario de electrones del PS II al PS I vía una cadena de trasporte de electrones (similar a la cadena de transporte de electrones que funciona en la respiración celular). La cadena de transporte de electrones entre el PS II y el PS I está constituida por el transportador de electrones plastoquinona (Pa), un complejo citocromo y una proteína denominada plastocianina (Pc).
- La "caída" exergónica de electrones a un menor nivel de energía aporta energía para la síntesis de ATP.
- 6 Mientras tanto, la energía lumínica se transfiere a través de un complejo captador de luz al centro de reacción PS I y excita a un electrón de una de las dos moléculas de clorofila a P700 localizadas allí. Luego, el electrón foto-excitado es captado por el aceptor primario de electrones del PS I, lo que crea un "hueco" electrónico en el P700. El hueco se llena con un electrón que alcanza la parte inferior de la cadena de transporte de electrones del PS II.
- 7 Los electrones fotoexcitados pasan desde el aceptor primario de electrones del PS I a una segunda cadena de transporte de electrones a través de la proteína ferrodoxina (Fd).
- 8 La enzima NADP+ reductasa transfiere electrones desde la Fd al NADP+. Se requieren dos electrones para su reducción a NADPH.

A pesar de la complejidad del esquema mostrado en la figura 10-13 no pierda el rastro de sus funciones: las reacciones de la fase luminosa utilizan la energía solar para generar ATP y NADPH, los cuales proporcionan energía química y poder reductor, respectivamente, a las reacciones de elaboración de azúcar del ciclo de Calvin. En la **figura 10-14** se muestran por analogía los cambios de energía de los electrones a medida que fluyen a través de las reacciones de la fase luminosa.

Flujo cíclico de electrones

En ciertas condiciones, los electrones fotoexcitados toman un camino alternativo denominado **flujo cíclico de electrones**, que utiliza el fotosistema I pero no el fotosistema II. Usted puede ver

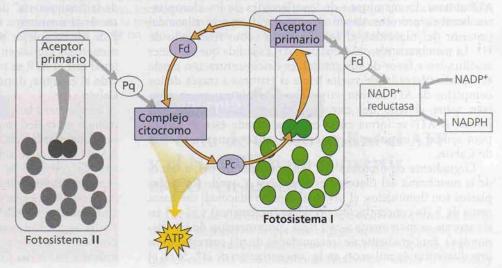


▲ Fig. 10-14. Una analogía mecánica de las reacciones de la fase luminosa.

en la **figura 10-15** que el flujo cíclico es un cortocircuito: los electrones regresan desde la ferrodoxina (Fd) al complejo citocromo y desde allí continúan hasta una clorofila P700 en el centro de reacción del PS I. Allí no hay producción de NADPH y ninguna liberación de oxígeno. Sin embargo, el flujo cíclico genera ATP.

¿Cuál es la función del flujo cíclico de electrones? El flujo electrónico no cíclico produce ATP y NADPH en cantidades, aproximadamente, iguales, pero el ciclo de Calvin consume más ATP que NADPH. El flujo cíclico de electrones completa la diferencia, ya que produce ATP pero no NADPH. La concentración de NADPH en el cloroplasto puede ayudar a regular la vía, cíclica o no cíclica, que siguen los electrones a través de las reacciones de la fase luminosa. Si al cloroplasto se le agota el ATP para el ciclo de Calvin, el NADPH comenzará a acumularse a medida que el ciclo de Calvin disminuye su velocidad. El aumento de NADPH puede estimular un cambio temporal del flujo electró-

▶ Fig. 10-15. Flujo cíclico de electrones. Ocasionalmente, los electrones fotoexcitados del PS I se desvían de la ferredoxina (Fd) a la clorofila a través del complejo citocromo y la plastocianina (Pc). Esta desviación de electrones suplementa el abastecimiento de ATP (a través de la quimiósmosis) pero no produce NADPH. La "sombra" del flujo electrónico no cíclico se incluye en el diagrama para compararía con la vía cíclica. Las dos moléculas de ferredoxina mostradas en este diagrama son en realidad una y la misma: el transportador de electrones final en la cadena de transporte de electrones del PS I.



nico no cíclico al cíclico hasta que el aporte de ATP alcanza el nivel necesario.

Aunque la síntesis de ATP esté impulsada por el flujo electrónico cíclico o no cíclico, el mecanismo real es el mismo. Éste es un buen momento para revisar la quimiósmosis, el proceso que utilizan las membranas para acoplar las reacciones redox con la producción de ATP.

Una comparación de la quimiósmosis en cloroplastos y mitocondrias

Los cloroplastos y las mitocondrias generan ATP mediante el mismo mecanismo básico de la quimiósmosis. Una cadena de transporte de electrones integrada en una membrana bombea protones a través de la membrana a medida que los electrones pasan a través de una serie de transportadores que son progresivamente más electronegativos. De esta forma, las cadenas de transporte de electrones transforman la energía redox en una fuerza motriz protónica, energía potencial almacenada en forma de un gradiente de H+ a través de una membrana. Constituido en la misma membrana hay un complejo de ATP sintasa que acopla la difusión de iones hidrógeno a favor de su gradiente con la fosforilación de ADP. Algunos de los transportadores de electrones, entre ellos las proteínas que contienen hierro denominadas citocromos, son muy similares en los cloroplastos y en las mitocondrias. Los complejos ATP sintasa de los dos orgánulos también son muy similares. Pero existen diferencias dignas de mención entre la fosforilación oxidativa en las mitocondrias y la fotofosforilación en los cloroplastos. En la mitocondria, los electrones de alta energía que descendieron por la cadena de transporte son extraídos de moléculas orgánicas (que, por ello, son oxidadas). Los cloroplastos no necesitan moléculas sólidas para elaborar ATP; sus fotosistemas captan la energía de la luz y la utilizan para impulsar los electrones hasta la parte superior de la cadena de transporte. En otras palabras, las mitocondrias transfieren energía química obtenida a partir de molécula de alimento al ATP (y al NADH), mientras que los cloroplastos transforman la energía lumínica en energía química en el ATP (y en el NADPH).

La organización espacial de la quimiósmosis también difiere en los cloroplastos y en las mitocondrias (**fig. 10-16**). La membrana interna de la mitocondria bombea protones desde la matriz mitocondrial hacia el espacio intermembrana, que luego sirve como depósito de iones hidrógeno que accionan la ATP sintasa. La membrana de los tilacoides de los cloroplastos bombea protones desde el estroma al espacio tilacoidal (interior del tilacoide), el que funciona como reservorio de H⁺. La membrana tilacoidal elabora ATP a medida que los iones se difunden a favor de sus gradientes de concentración desde el espacio tilacoidal de vuelta hacia el estroma a través de los complejos de ATP sintasa, cuyas zonas catalíticas se encuentran sobre el lado del estroma de la membrana. De esta forma, el ATP se forma en el estroma, donde éste se utiliza para ayudar a impulsar la sintesis de azúcar durante el ciclo de Calvin

El gradiente de protones (H⁺), o gradiente de pH, a través de la membrana del tilacoide es sustancial. Cuando los cloroplastos son iluminados, el pH en el espacio tilacoidal cae hasta cerca de 5 (la concentración de H⁺ se incrementa) y el pH en el estroma se incrementa a casi 8 (la concentración de H⁺ disminuye). Este gradiente de tres unidades de pH corresponde a una diferencia de mil veces en la concentración de H⁺. Si en el

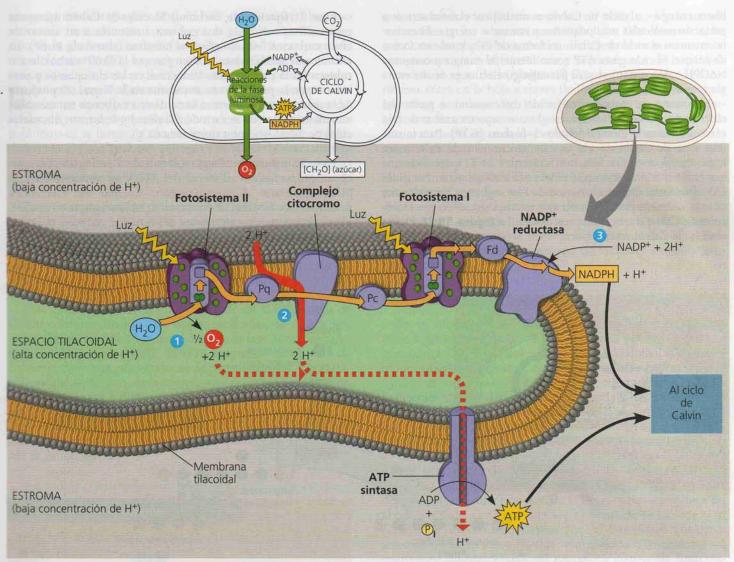
Referencias Mayor [H+] Menor [H+] Mitocondria Cloroplasto **ESTRUCTURA ESTRUCTURA** MITOCONDRIAL **DEL CLOROPLASTO** Difusión Espacio Espacio intermembrá tilacoidal Cadena de transporte Membrana de electrones sintasa Matriz Estroma ADP + P

▲ Fig. 10-16. Comparación de la quimiósmosis en las mitocondrias y los cloroplastos. En ambos tipos de orgánulos, la cadena de transporte de electrones bombea protones (H⁺) a través de una membrana desde una región de baja concentración de H⁺ (gris claro en este diagrama) hacia una alta concentración de H⁺ (gris oscuro). Los protones se difunden luego de regreso a través de la membrana a través de la ATP sintasa, lo que impulsa la síntesis de ATP.

laboratorio las luces se apagan, el gradiente de pH se anula, pero puede restablecerse rápidamente al volver a encender las luces. Ese tipo de experimentos aporta una fuerte evidencia a favor del modelo de la quimiósmosis.

Basado en estudios realizados en varios laboratorios, la **figura 10-17** muestra un modelo actual de la organización de la "maquinaria" de las reacciones de la fase luminosa dentro de la membrana del tilacoide. Cada una de las moléculas y de los complejos moleculares en la figura está presente en numerosas copias en cada tilacoide. Véase que el NADPH, al igual que el ATP, se produce en el lado de la membrana orientado al estroma, donde tienen lugar las reacciones del ciclo de Calvin

Resumamos las reacciones de la fase luminosa; el flujo electrónico no cíclico impulsa los electrones desde el agua, donde se encuentran en un estado bajo de energía potencial, hacia el NADPH, donde se almacenan en un estado de energía potencial alto. La corriente de electrones impulsada por la luz también genera ATP. Por tanto, el equipo de la membrana del tilacoide convierte la energía lumínica en energía química almacenada en la forma de NADPH y ATP (el oxígeno es un subproducto). Ahora veamos el mando en que el ciclo de Calvin utiliza los productos de las reacciones de la fase luminosa para sintetizar azúcar a partir del CO₂.



A Fig. 10-17. Reacciones de la fase luminosa y quimiósmosis: la organización de la membrana de los tilacoides. El diagrama muestra un modelo corriente para la organización de la membrana de los tilacoides. La flecha dorada sigue el rastro del flujo electrónico no cíclico esquematizado en la figura 10-13. A medida que los electrones pasan de transportador a transportador en las reacciones redox, los iones hidrógeno extraídos desde el estroma se depositan en el espacio

tilacoidal, que almacena energía como fuerza motriz protónica (gradiente H⁺). Al menos tres pasos en las reacciones de la fase luminosa contribuyen al gradiente de protones: ① El fotosistema II en el lado de la membrana orientado hacia el espacio tilacoidal escinde el agua; ② a medida que la plastoquinona (Pq), un transportador móvil, transfiere electrones al complejo citocromo, los protones son translocados a través de la membrana en el espacio tilacoidal y ③ un ion hidrógeno es

eliminado del estroma cuando es incorporado por el NADP⁺. Nótese cómo, al igual que en la figura 10-16, los iones hidrógeno son impulsados desde el estroma hacia el espacio tilacoidal. La difusión de H⁺ desde el espacio tilacoidal de regreso al estroma (a lo largo del gradiente de concentración de H⁺) impulsa la ATP sintasa. Estas reacciones impulsadas por la luz almacenan energía química en el NADPH y el ATP, que transporta la energía al ciclo de Calvin, productor de azúcar.

Evaluación de conceptos

- ¿Qué color de la luz es menos efectivo para impulsar la fotosíntesis? Explíquelo.
- 2. En comparación con una solución de clorofila aislada, ¿por qué los cloroplastos intactos liberan menos calor y son fluorescentes cuando se les ilumina?
- 3. En las reacciones de la fase luminosa, ¿cuál es el donante de electrones? ¿Dónde terminan los electrones?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 10-3

El ciclo de Calvin utiliza el ATP y el NADPH para convertir el CO₂ en azúcar

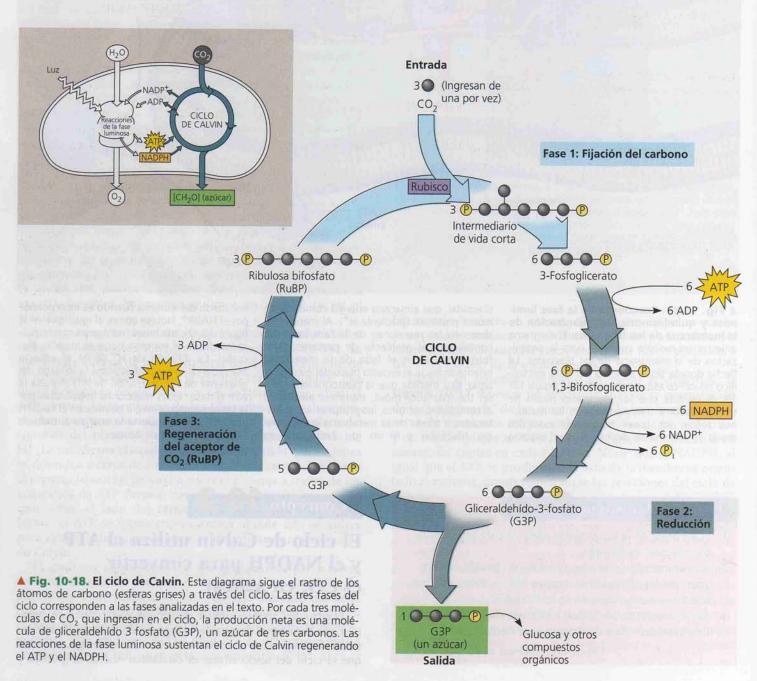
El ciclo de Calvin es similar al ciclo del ácido cítrico en cuanto a que el material de partida es regenerado después de que las moléculas ingresan y abandonan el ciclo. Sin embargo, mientras que el ciclo del ácido cítrico es catabólico —oxida la glucosa y

libera energía—, el ciclo de Calvin es anabólico: elabora azúcar a partir de moléculas más pequeñas y consume energía. El carbono entra en el ciclo de Calvin en forma de CO_2 y sale en forma de azúcar. El ciclo gasta ATP como fuente de energía y consume NADPH como poder reductor para agregar electrones de alta energía para elaborar el azúcar.

El hidrato de carbono producido directamente a partir del ciclo de Calvin en realidad no es glucosa, sino un azúcar de tres carbonos llamado **gliceraldehído–3–fosfato (G3P)**. Para la síntesis neta de una molécula de este azúcar, el ciclo debe tener lugar tres veces, para fijar tres moléculas de CO₂ (recordemos que la fijación del carbono se refiere a la incorporación inicial de CO₂ al material orgánico). A medida que seguimos los pasos del ciclo es necesario tener presente que estamos siguiendo tres moléculas de CO₂ a través de las reacciones. La **figura 10-18** divide el ciclo de Calvin en tres fases:

Fase 1: fijación de carbono. El ciclo de Calvin incorpora cada molécula de CO₂, una por vez, uniéndola a un azúcar de cinco carbonos llamado ribulosa bifosfato (abreviada RuBP). La enzima que cataliza este primer paso es la RuBP carboxilasa o rubisco (es la proteína más abundante en los cloroplastos y probablemente la proteína más abundante en la Tierra). El producto de la reacción es un intermediario de seis carbonos tan inestable inmediatamente que se escinde a la mitad y se forman dos moléculas de 3-fosfoglicerato (para cada CO₂).

Fase 2: reducción. Cada molécula de 3-fosfoglicerato recibe un grupo fosfato adicional del ATP y se convierte en 1,3-bifosfoglicerato. A continuación, un par de electrones donados del NADPH reducen el 1,3-bifosfoglicerato a G3P. Específicamente, los electrones del NADPH reducen el grupo carboxilo del 3-fosfoglicerato al grupo aldehído del G3P, que



almacena más energía potencial. El G3P es un azúcar) el mismo azúcar de tres carbonos formado en la glucólisis por la escisción de la glucosa. Obsérvese en la figura 10-18 que por cada tres moléculas de CO_2 hay seis moléculas de G3P. Pero solo una molécula de este azúcar de tres carbonos puede contarse como una ganancia neta de hidratos de carbono. El ciclo comienza con 15 carbonos de carbohidrato en la forma de tres moléculas del azúcar de cinco carbonos RuBP. Ahora hay 18 carbonos de carbohidrato en la forma de seis moléculas de G3P. Una molécula abandona el ciclo para ser utilizada por la célula vegetal, pero las otras cinco moléculas deben reciclarse para regenerar las tres moléculas de RuBP.

Fase 3: regeneración del aceptor de CO₂ (RuBP). En una compleja serie de reacciones, los últimos pasos del ciclo de Calvin reorganizan los esqueletos de carbono de cinco moléculas de G3P en tres moléculas de RuBP. Para lograr esto, el ciclo consume tres moléculas más de ATP. La RuBP ahora está preparada para recibir CO₂ nuevamente y el ciclo continúa.

Para la síntesis neta de una molécula de G3P, el ciclo de Calvin consume un total de nueve moléculas de ATP y seis moléculas de NADPH. Las reacciones de la fase luminosa regeneran el ATP y el NADPH. El G3P producido en el ciclo de Calvin se convierte en el material de partida para las vías metabólicas que sintetizan otros compuestos orgánicos, entre ellos, la glucosa y otros hidratos de carbono. Ni las reacciones de la fase luminosa ni las del ciclo de Calvin por sí mismas pueden elaborar azúcar a partir de CO₂. La fotosíntesis es una propiedad emergente del cloroplasto intacto, que integra las dos etapas de la fotosíntesis.

Evaluación de conceptos 10-3

- 1. Para sintetizar una molécula de glucosa el ciclo de Calvin utiliza _____ moléculas de CO₂, ____ moléculas de ATP y _____ moléculas de NADPH.
- 2. Explique por qué el elevado número de moléculas de ATP y NADPH utilizadas durante el ciclo de Calvin es compatible con el alto valor de la glucosa como fuente de energía.
- Explique por qué un veneno que inhibe una enzima del ciclo de Calvin también inhibirá las reacciones de la fase luminosa.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 10-4

En climas áridos y calurosos han evolucionado mecanismos alternativos de fijación del carbono

Desde que las plantas llegaron a la Tierra hace de 475 millones de años se han ido adaptando a los problemas de la vida terrestre, en particular, a los problemas de deshidratación. En los capítulos 29 y 36 consideraremos las adaptaciones anatómicas

que ayudaron a las plantas a conservar el agua. Aquí estamos interesados en las adaptaciones metabólicas. Con frecuencia, las soluciones implican intercambios. Un ejemplo importante es el compromiso entre la fotosíntesis y la prevención de la pérdida excesiva de agua de la planta. El CO2 requerido para la fotosíntesis entra en la hoja a través de los estomas, los poros de la superficie de la hoja (fig. 10-3). Sin embargo, los estomas también son las principales avenidas de transpiración, la pérdida evaporatoria del agua de las hojas. En un día caluroso y seco, la mayoría de las plantas cierran sus estomas, una respuesta que conserva agua. Esta respuesta también reduce la producción fotosintética limitando el acceso al CO2. Incluso con los estomas parcialmente cerrados, las concentraciones de CO2 comienzan a disminuir en los espacios de aire dentro de la hoja y la concentración de O, liberada por las reacciones de la fase luminosa comienza a incrementarse. Estas condiciones dentro de la hoja favorecen un proceso en aparencia derrochador llamado fotorrespiración.

Fotorrespiración: ¿una reliquia evolutiva?

En la mayoría de las plantas, la fijación inicial de carbono tiene lugar a través de la rubisco, la enzima del ciclo de Calvin que agrega CO, a la ribulosa bifosfato. Estas plantas se denominan plantas C3 porque el primer producto orgánico de la fijación del carbono es un compuesto de tres carbonos, el 3-fosfoglicerato (fig. 10-18). El arroz, la cebada y los brotes de soja son vegetales C3 que son importantes en la agricultura. Cuando sus estomas se cierran parcialmente en los días secos y cálidos, las plantas C3 producen menos azúcar debido a que el descenso de los niveles de CO2 en la hoja determina que el ciclo de Calvin perezca por inanición. Además, la rubisco puede fijar O2 en lugar de CO2. A medida que el CO2 comienza a escasear dentro de los espacios de aire de la hoja, la rubisco agrega O, al ciclo de Calvin en lugar de CO2. El producto se escinde y un compuesto de dos carbonos abandona el cloroplasto. Los peroxisomas y las mitocondrias se reorganizan y escinden este compuesto, liberando CO2. El proceso se denomina fotorrespiración debido a que tiene lugar cuando hay luz (foto) y consume O, mientras que produce CO, (respiración). Sin embargo, a diferencia de la respiración celular normal, la fotorrespiración no genera ATP; de hecho, la fotorrespiración consume ATP. Y, a diferencia de la fotosíntesis, la fotorrespiración no produce azúcar. En efecto, la fotorrespiración disminuye el producto fotosintético extrayendo material orgánico del ciclo de

¿Cómo podemos explicar la existencia de un proceso metabólico que parece ser contraproducente para la planta? De acuerdo con una hipótesis, la fotorrespiración es un bagaje evolutivo, una reliquia metabólica de una época antigua, cuando la atmósfera tenía menos O_2 y más CO_2 que hoy en día. En la atmósfera primitiva que prevaleció cuando la rubisco evolucionó por primera vez, la incapacidad del sitio activo de la enzima para excluir el O_2 habría producido poco impacto. La hipótesis especula que la moderna rubisco conserva algo de su afinidad fortuita por el O_2 , el cual hoy en día está tan concentrado en la atmósfera que una cierta cantidad de fotorrespiración es inevitable.

No se sabe si la fotorrespiración de alguna forma es beneficiosa para las plantas. Se sabe que en muchos tipos de plantas –incluidas las plantas de cultivo– la fotorrespiración drena tanto como el 50% del carbono fijado por el ciclo de Calvin. Como heterótrofos que dependemos de la fijación del carbono en los

cloroplastos para nuestra alimentación, consideramos la fotorrespiración antieconómica. En verdad, si pudiera reducirse la fotorrespiración en ciertas especies vegetales, sin afectar la productividad fotosintética, las producciones de cultivos y alimentos se incrementarían.

En ciertas especies de plantas, las otras formas de fijación del carbono evolucionaron minimizando la fotorrespiración y optimizando el ciclo de Calvin, incluso en climas cálidos y áridos. Las dos adaptaciones fotosintéticas más importantes son la fotosíntesis C_4 y la CAM.

Plantas C.

Las **plantas** C_4 se llaman así debido a que prologan el ciclo de Calvin con un modo alternativo de fijación del carbono que forma un compuesto de cuatro carbonos como su primer producto. Varios miles de especies, de al menos 19 familias de plantas, utilizan la vía C_4 . Entre las plantas C_4 importantes para la agricultura están la caña de azúcar y el maíz, miembros de la familia de las gramíneas.

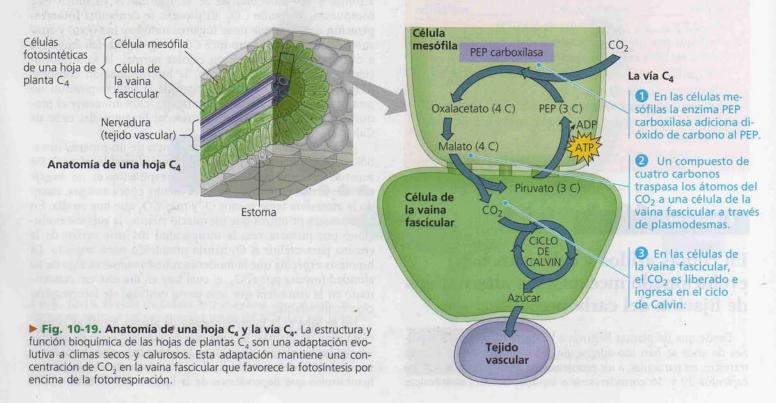
Una anatomía única de la hoja se correlaciona con el mecanismo de la fotosíntesis C_4 (**figura 10-19**; compárese con figura 10-3). En las plantas C_4 hay dos tipos distintos de células fotosintéticas: células de la vaina fascicular y células mesófilas. Las **células de la vaina fascicular** están organizadas en láminas fuertemente comprimidas alrededor de los fascículos vasculares de la hoja. Entre la vaina fascicular y la superficie de la hoja están las **células mesófilas**, organizadas con más amplitud. El ciclo de Calvin está confinado en los cloroplastos de la vaina fascicular. Sin embargo, el ciclo va precedido de la incorporación de CO_2 en compuestos orgánicos en el mesófilo. El primer paso, llevado a cabo por la enzima **PEP carboxilasa** es la adición de CO_2 al fosfoenolpiruvato (PEP), para formar el producto de cuatro carbonos oxalacetato. La PEP

carboxilasa tiene mucha mayor afinidad por el CO_2 que la rubisco y ninguna afinidad por el O_2 . Por tanto, PEP carboxilasa puede fijar seis carbonos eficientemente cuando la rubisco no puede –es decir, cuando hace calor y está seco y los estomas están parcialmente cerrados, lo que determina que la concentración de CO_2 en la hoja caiga y la concentración de O_2 se eleve—. Después de que la planta C_4 fija el carbono del CO_2 , las células mesófilas exportan sus productos de cuatro carbonos (malato en el ejemplo mostrado en la figura 10-19) a las células de la vaina fascicular a través del plasmodesma (fig. 6-30). Dentro de las células de la vaina fascicular los compuestos de cuatro carbonos liberan CO_2 , que es reasimilado en material orgánico por la rubisco y el ciclo de Calvin. El piruvato también es regenerado para su conversión en PEP en las células mesófilas.

En efecto, las células mesófilas de una planta C₄ bombean CO₂ dentro de la vaina fascicular y mantienen la concentración de CO₂ en las células de la vaina fascicular lo suficientemente alta para que la rubisco se una al dióxido de carbono en lugar de al oxígeno. La serie cíclica de reacciones que involucran la PEP carboxilasa y la regeneración de PEP puede considerarse como una bomba de concentración de CO₂ impulsada por ATP. De esta forma, la fotosíntesis C₄ minimiza la fotorrespiración e incrementa la producción de azúcar. Esta adaptación es ventajosa especialmente en las regiones cálidas con intensa luz solar, donde los estomas se cierran parcialmente durante el día y es en estos ambientes en que las plantas C₄ evolucionaron y prosperan en la actualidad.

Plantas CAM

Una segunda adaptación fotosintética a las condiciones áridas se ha desarrollado en las plantas suculentas (que almacenan agua), incluidas las plantas de jade, muchos cactus, piñas y represen-



tantes de otras familias. Estas plantas abren sus estomas durante la noche y los cierran durante el día, a la inversa de cómo se comportan otras plantas. El cierre de los estomas durante el día ayuda a las plantas del desierto a conservar agua, pero también previene la entrada del CO, a las hojas. Durante la noche, cuando sus estomas están abiertos, estas plantas toman CO, y lo incorporan a una variedad de ácidos orgánicos. Este modo de fijación del carbono se denomina metabolismo del ácido crasuláceo, o CAM, en referencia a las plantas de la familia Crassulaceae, las plantas suculentas en las cuales el proceso fue descubierto por primera vez. Las células mesófilas de las plantas CAM almacenan los ácidos orgánicos que sintetizan durante la noche en sus vacuolas hasta la mañana, cuando el estoma se cierra. Durante el día, cuando las reacciones de la fase luminosa pueden aportar ATP y NADPH para el ciclo de Calvin, el CO2 es liberado desde los ácidos orgánicos sintetizados la noche anterior para incorporarse en azúcares en los cloroplastos.

Véase en la **figura 10-20** que la vía CAM es similar a la vía C_4 en que el dióxido de carbono se incorpora primero en intermediarios orgánicos antes de ingresar al ciclo de Calvin. La diferencia es que, en las plantas C_4 los pasos iniciales de la fijación del carbono están separados estructuralmente del ciclo de Calvin, mientras que, en las plantas CAM los dos

pasos suceden en tiempos separados pero dentro de la misma célula (téngase en cuenta que las plantas CAM, C_4 y C_3 usan el ciclo de Calvin para sintetizar azúcar a partir de dióxido de carbono).

Evaluación de conceptos

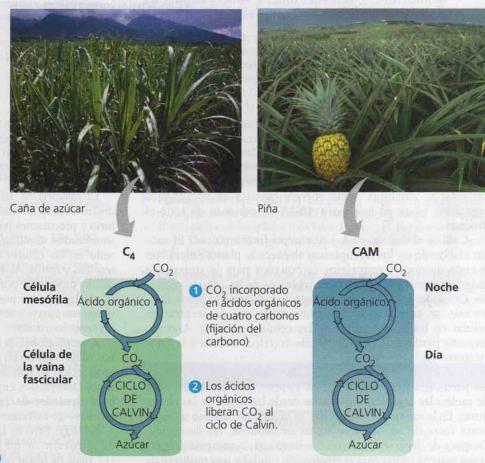
10-4

- Explique por qué la fotorrespiración disminuye el rendimiento fotosintético de las plantas.
- 2. ¿Cómo esperaría que cambie la abundancia relativa de especies C₃ frente a C₄ y CAM en una región geográfica cuyo clima se vuelve más caluroso y seco?

Véanse respuestas en el Apéndice A.

Importancia de la fotosíntesis: resumen

En este capítulo hemos seguido el proceso de la fotosíntesis desde los fotones hasta los alimentos. Las reacciones lumínicas capturan energía solar y la utilizan para sintetizar ATP y transfe-

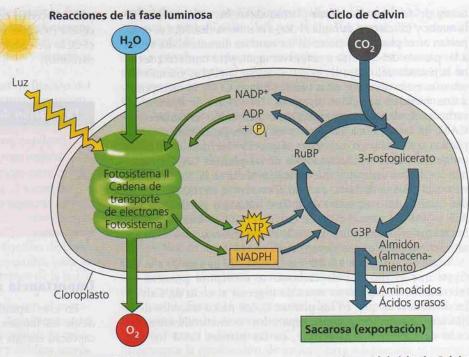


► Fig. 10-20. Comparación de la fotosíntesis en plantas C₄ y CAM. Ambas adaptaciones se caracterizan por jincorporación preliminar de CO₂ en ácidos orgánicos, seguida por transferencia de CO₂ al ciclo de Calvin. Las vías C₄ y CAM son dos soluciones evolutivas al problema del mantenimiento de la fotosíntesis con los estomas parcialmente o completamente cerrados en días calurosos y secos.

(a) Separación espacial de pasos. En plantas C₄, la fijación del carbono y el ciclo de Calvin tienen lugar en diferentes tipos de células.

(b) Separación temporal de pasos. En plantas CAM, la fijación del carbono y el ciclo de Calvin tienen lugar en las mismas células en momentos diferentes.

▶ Fig. 10-21. Un resumen de la fotosíntesis. Este diagrama esquematiza los principales reactivos y productos de las reacciones de la fase luminosa y del ciclo de Calvin a medida que tienen lugar en los cloroplastos de las células vegetales. Todo el funcionamiento ordenado depende de la integridad estructural del cloroplasto y de sus membranas. Las enzimas en el cloroplasto y el citosol convierten el gliceralde-hído-3-fosfato (G3P), el producto directo del ciclo de Calvin, en muchos otros compuestos orgánicos.



Reacciones de la fase luminosa:

- Se llevan a cabo por moléculas de la membrana tilacoidal
- Convierten la energía lumínica en la energía química del ATP y el NADPH
- Escinden el H₂O y liberan O₂ a la atmósfera

Reacciones del ciclo de Calvin:

- Tienen lugar en el estroma
- Utilizan ATP and NADPH para convertir CO₂ en el azúcar G3P
- Restituyen ADP, fosfato inorgánico y NADP+ a las reacciones de la fase luminosa

rir electrones desde el agua hasta el NADP⁺. El ciclo de Calvin utiliza el ATP y el NADPH para producir azúcar a partir de dióxido de carbono. La energía que entra en los cloroplastos como luz solar se almacena como energía química en compuestos orgánicos. Véase en la **figura 10-21** un resumen de todo el proceso.

¿Cuál es el destino de los productos fotosintéticos? El azúcar elaborado en los cloroplastos abastece la planta entera con energía química y esqueletos carbonados para la síntesis de todas las principales moléculas orgánicas de las células vegetales. Cerca del 50% del material orgánico sintetizado por la fotosíntesis se consume como combustible por la respiración celular en las mitocondrias de las células vegetales. A veces, hay una pérdida de productos fotosintéticos debida a la fotorrespiración.

Desde el punto de vista técnico, las células verdes son las únicas partes autotróficas de la planta. El resto de la planta depende de moléculas orgánicas exportadas desde las hojas vía las nervaduras. En la mayoría de las plantas, el hidrato de carbono se transporta fuera de las hojas en forma de sacarosa, un disacárido. Después de llegar a células no fotosintéticas, la sacarosa proporciona materia prima para la respiración celular y una multitud de vías anabólicas que sintetizan proteínas, lípidos y otros productos. Una considerable cantidad de azúcar en forma de glucosa se liga entre sí para elaborar el polisacárido celulosa, especialmente en las células vegetales que aún están creciendo y madurando. La

celulosa, el principal ingrediente de las paredes celulares, es la molécula orgánica más abundante en la planta y, probablemente, en el planeta.

La mayoría de las plantas consiguen elaborar más material orgánico cada día del que requieren como combustible respiratorio y precursores biosintéticos. Éstas almacenan el azúcar extra sintetizando almidón, almacenando algo en los cloroplastos y el resto en las células de almacenamiento de raíces, tubérculos, semillas y frutos. Al dar cuenta del consumo de moléculas de alimento producida por la fotosíntesis no olvidemos que la mayoría de las plantas pierden hojas, raíces, tallos, frutos y, algunas veces, sus cuerpos enteros a causa de los heterótrofos, entre ellos los seres humanos.

A escala global, la fotosíntesis es el proceso que explica la presencia de oxígeno en nuestra atmósfera. Además, en términos de producción de alimento, la productividad colectiva de los diminutos cloroplastos es prodigiosa; se estima que la fotosíntesis elabora alrededor de 160 mil millones de toneladas métricas de hidratos de carbono por año (una tonelada métrica equivale a 1 000 kg). Esto es la materia orgánica equivalente a una pila de alrededor de 60 billones de copias de este libro de texto: ¡17 pilas de libros que se extiendan desde la Tierra hasta el Sol! Ningún otro proceso químico sobre el planeta puede igualar el rendimiento de la fotosíntesis. Y ningún proceso es más importante que la fotosíntesis para el bienestar de la vida sobre la Tierra.

× .

Revisión del capítulo 10

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Las plantas y otros autótrofos son los productores de la biosfera.

Los fotoautótrofos utilizan la energía de la luz solar para sintetizar moléculas orgánicas a partir de CO₂ y H₂O. Los heterótrofos consumen moléculas orgánicas de otros organismos para obtener energía y carbono (p. 181).

Concepto 10-1

La fotosíntesis convierte la energía lumínica en la energía química de los alimentos

- Cloroplastos: los sitios de la fotosíntesis en las plantas (pp. 182-183). En los eucariontes autotróficos, la fotosíntesis ocurre en los cloroplastos, los orgánulos que contienen tilacoides. Las pilas de tilacoides forman los grana.
- Rastreo de átomos a través de la fotosíntesis: problema científico (pp. 183-184). La fotosíntesis se resume como

6 CO₂ + 12 H₂O + energía lumínica \rightarrow C₆H₁₂O₆ + 6 O₂ + 6 H₂O

Los cloroplastos escinden al agua en hidrógeno y oxígeno, e incorporan los electrones del hidrógeno en moléculas de azúcar. La fotosíntesis es un proceso redox: el $\rm H_2O$ se oxida, el $\rm CO_2$ se reduce.

▶ Las dos etapas de la fotosíntesis: presentación preliminar (pp. 184-185). Las reacciones de la fase luminosa en los grana escinden el agua para liberar O₂, producir ATP y formar NADPH. El ciclo de Calvin en el estroma forma azúcar a partir de CO₂, mediante el ATP para energía y NADPH para poder reductor.

Concepto 10-2

Las reacciones de la fase luminosa convierten la energía solar en la energía química del ATP y del NADPH

- La naturaleza de la luz solar (p. 186). La luz es una forma de energía electromagnética. Los colores que vemos como luz visible incluyen los longitudes de onda que impulsan la fotosíntesis.
- Pigmentos fotosintéticos: los receptores de luz (p. 186-188). Un pigmento absorbe luz visible de longitudes de onda específicas. La clorofila a es el principal pigmento fotosintético de las plantas. Otros pigmentos accesorios absorben diferentes longitudes de onda de luz y pasan la energía a la clorofila a.
- Excitación de la clorofila por la luz (p. 188). Un pigmento pasa desde un estado fundamental hasta un estado excitado cuando un fotón impulsa uno de sus electrones hacia un orbital de mayor energía. Este estado excitado es inestable. Los electrones de pigmentos aislados tienden a regresar al estado fundamental, emitiendo calor y/o luz.
- ▶ Un fotosistema: un centro de reacción asociado con complejos captadores de luz (pp. 188-190). Un fotosistema está compuesto de un centro de reacción rodeado por complejos captadores de luz que canalizan la energía de los fotones al centro de reacción. Cuando una molécula de clorofila *a* del centro de reacción absorbe energía, uno de sus electrones consigue colisionar al aceptor primario de electrones. El fotosistema I contiene moléculas de clorofila *a* P700 en el centro de reacción; el fotosistema II contiene moléculas P680.

- Flujo electrónico no cíclico (pp. 190-191). El flujo electrónico no cíclico produce NADPH, ATP y oxígeno.
- Flujo cíclico de electrones (pp. 191-192). El flujo electrónico cíclico emplea solo el fotosistema I, para producir ATP pero no NADPH u O₂.
- Una comparación de la quimiósmosis en cloroplastos y mitocondrias (pp. 192-193). En ambos orgánulos, las reacciones redox de las cadenas de transporte de electrones generan un gradiente de H+ a través de una membrana. La ATP sintasa utiliza esta fuerza motriz protónica para elaborar ATP.

Concepto 10-3

El ciclo de Calvin utiliza el ATP y el NADPH para convertir el CO, en azúcar

▶ El ciclo de Calvin tiene lugar en el estroma y se compone de la fijación de carbono, reducción y regeneración del CO₂ aceptor. Utilizando los electrones del NADPH y la energía del ATP, el ciclo sintetiza un azúcar de tres carbonos (G3P). La mayoría del G3P se reutiliza en el ciclo, pero algo sale del ciclo y se convierte en glucosa y otras moléculas orgánicas (pp. 193-195).

Concepto 10-4

En climas áridos y calurosos han evolucionado mecanismos alternativos de fijación del carbono

- ▶ Fotorrespiración: ¿una reliquia evolutiva? (pp. 195-196). En días calurosos y secos, las plantas cierran sus estomas para conservar agua. El oxígeno de las reacciones de la fase luminosa se acumula. En la fotorrespiración, el O₂ sustituye al CO₂ en el sitio activo de la rubisco. Este proceso consume combustible orgánico y libera CO₂ sin producir ATP o azúcar.
- ▶ Plantas C₄ (p. 196). Las plantas C₄ minimizan el costo de fotorrespiración al incorporar CO₂ en compuestos de cuatro carbonos en las células mesofilicas. Estos compuestos se exportan hacia células de la vaina fascicular, donde liberan dióxido de carbono para ser usado en el ciclo de Calvin.
- ▶ Plantas CAM (pp. 196-197). Las plantas CAM abren sus estomas durante la noche e incorporan CO₂ en ácidos orgánicos, que están almacenados en las células mesófilas. Durante el día, el estoma se cierra y el CO₂ se libera de los ácidos orgánicos para ser usado en el ciclo de Calvin.
- ▶ Importancia de la fotosíntesis: resumen (pp. 197-198). Los compuestos orgánicos producidos por la fotosíntesis proporcionan la energía y el material de construcción para los ecosistemas.

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Autoevaluación

- Las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis abastecen el ciclo de Calvin con:
 - a. Energía lumínica.
 - b. CO, y ATP.
 - d. H₂O y NADPH.
- d. ATP y NADPH.
- e. Azúcar y O₂.

- 2. ¿Cuál de las siguientes secuencias representa correctamente el flujo de electrones durante la fotosíntesis?
 - a. NADPH \rightarrow O, \rightarrow CO,
 - b. H₂O→ NADPH → ciclo de Calvin
 - c. NADPH → clorofila → ciclo de Calvin
 - d. $H_2O \rightarrow$ fotosistema I \rightarrow fotosistema II
 - e. NADPH \rightarrow cadena de transporte de electrones \rightarrow O_2
- **3**. ¿Cuál de las siguientes conclusiones *no* se obtiene a partir del estudio del espectro de acción para la clorofila *a* y del espectro de absorción para la fotosíntesis (figs. 10-9a y b)?
 - a. No todas las longitudes de onda son igualmente efectivas para la fotosíntesis.
 - b. Debe haber pigmentos accesorios que amplíen el espectro de luz que contribuye a la fotosíntesis.
 - Las áreas azules y rojas del espectro son más efectivas para conducir la fotosíntesis.
 - d. La clorofila debe su color a la absorción de luz verde.
 - e. La clorofila a tiene dos picos de absorción.
- 4. La cooperación de dos fotosistemas es necesaria para:
 - a. La síntesis de ATP.
 - b. La reducción de NADP+.
 - c. La fotofosforilación cíclica.
 - d. La oxidación del centro de reacción del fotosistema I.
 - e. La generación de una fuerza motriz protónica.
- 5. Como mecanismo, la fotofosforilación es similar a:
 - a. La fosforilación a nivel de sustrato en la glucólisis.
 - b. La fosforilación oxidativa en la respiración celular.
 - c. El ciclo de Calvin.
 - d. La fijación del carbono.
 - e. La reducción del NADP+.
- 6. ¿En qué sentido son similares las adaptaciones fotosintéticas de las plantas C₄ y las plantas CAM?
 - a. En ambos casos solo se utiliza el fotosistema I.
 - b. Ambos tipos de plantas elaboran azúcar sin el ciclo de Calvin.
 - c. En ambos casos, una enzima además de la rubisco lleva a cabo el primer paso en la fijación del carbono.
 - d. Ambos tipos de plantas elaboran la mayor parte de sus azúcares en la oscuridad.
 - e. Ni las plantas C4 ni las plantas CAM tienen tilacoides.
- 7. ¿Cuál de los siguientes procesos es conducido más directamente por energía lumínica?
 - a. Creación de un gradiente de pH mediante bombeo de protones a través de la membrana del tilacoide.
 - b. Fijación de carbono en el estroma.
 - c. Reducción de moléculas de NADP+
 - d. Extracción de electrones de moléculas de clorofila.
 - e. Síntesis de ATP.
- 8. ¿Cuál de los siguientes enunciados es una diferencia correcta entre el flujo de electrones cíclico y no cíclico?
 - a. Solo el flujo electrónico no cíclico produce ATP.
 - b. Además de ATP, el flujo cíclico de electrones también produce O₂ y NADPH.
 - c. Solo el flujo cíclico de electrones utiliza luz a 700 nm.
 - d. La quimiósmosis es exclusiva del flujo electrónico no cíclico.

- e. Solo el flujo cíclico de electrones puede funcionar en la ausencia de fotosistema II.
- 9. ¿Cuál de los siguientes enunciados es una diferencia correcta entre autótrofos y heterótrofos?
 - a. Solo los heterótrofos requieren compuestos químicos del ambiente.
 - b. La respiración celular es exclusiva de los heterótrofos.
 - c. Solo los heterótrofos tienen mitocondrias.
 - d. Los autótrofos, pero no los heterótrofos, pueden nutrirse a sí mismos a partir del CO₂ y otros nutrientes inorgánicos.
 - e. Solo los heterótrofos requieren O2.
- 10. De los siguientes procesos, ¿cuál no ocurre durante el ciclo de Calvin?
 - a. La fijación del carbono.
 - b. La oxidación del NADPH.
 - c. La liberación de oxígeno.
 - d. La regeneración del CO, aceptor.
 - e. El consumo de ATP.

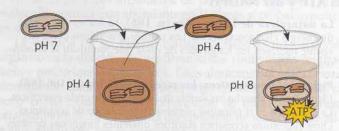
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La fotorrespiración puede disminuir de manera sustancial el rendimiento fotosintético de la soja alrededor del 50%. ¿Esperaría usted que esta cifra sea mayor o menor en parientes silvestres de la soja? ¿Por qué?

Problemas científicos

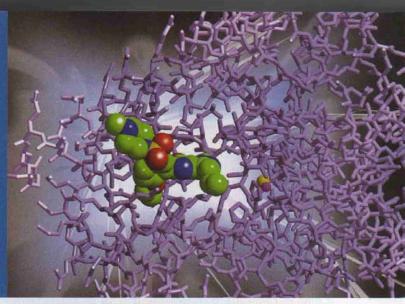
El diagrama de abajo representa un experimento con cloroplastos aislados. Los cloroplastos fueron primero acidificados embebiéndolos en una solución a pH 4. Después de que el espacio tilacoidal alcanzó el pH 4, los cloroplastos se transfirieron a una solución básica a pH 8. Luego los cloroplastos sintetizaron ATP en la oscuridad. Explique este resultado.



Ciencia, tecnología y sociedad

El CO₂ en la atmósfera atrapa el calor y calienta el aire, al igual que lo hacen los vidrios de un invernadero. Existen evidencias científicas que indican que el CO₂ que se adiciona al aire por la quema de bosques y combustibles fósiles está contribuyendo a una elevación en la temperatura global. Se estima que las selvas tropicales son responsables de más del 20% de la fotosíntesis global. Parece razonable esperar que las selvas reduzcan el calentamiento global al consumir grandes cantidades de CO₂, pero muchos expertos ahora piensan que las selvas realizan poca o ninguna contribución *neta* a la reducción del calentamiento global. ¿A qué podría deberse esto? (Sugerencia: ¿qué le ocurre al alimento producido por un árbol de la selva cuando es ingerido por un animal o el árbol muere?)

Comunicación celular



▲ Fig. 11-1. Molécula de Viagra (en colores) unida a una enzima (violeta) participando de una vía de señalización.

Conceptos clave

- 11-1 Las señales externas se convierten en respuestas dentro de la célula
- 11-2 Recepción: una molécula señal se une a una proteína receptora y la induce a cambiar de forma.
- 11-3 Transducción: las cascadas de interacciones moleculares transmiten señales desde los receptores hacia las moléculas diana en el interior de la célula
- 11-4 Respuesta: la señalización celular conduce a la regulación de las actividades citoplasmáticas o a la transcripción

Panorama general

Internet celular

na excursionista se desliza y cae por una ladera muy pronunciada; su pierna se daña en la caída. El accidente no se convierte en una tragedia porque la persona lleva consigo un teléfono móvil y llama para pedir ayuda. Los teléfonos móviles, Internet, el correo electrónico, los mensajes instantáneos: ninguna persona negaría la importancia de la comunicación en nuestras vidas. El papel de la comunicación en la vida a nivel celular es igualmente crítico. La comunicación intercelular es absolutamente esencial para los organismos multicelulares como los seres humanos y los robles. Los billones de células en un organismo multicelular deben comunicarse entre sí para coordinar sus actividades de forma que permitan al organismo desarrollarse a partir de un óvulo fecundado, luego sobrevivir y, a su vez, reproducirse. La comunicación entre células también es importante para muchos organismos unicelulares. Las redes de comunicación entre células pueden ser incluso más complicadas que la World Wide Web.

Al estudiar cómo las células se envían señales entre sí y la forma en que interpretan las señales que reciben, los biólogos descubrieron algunos mecanismos universales de regulación celular, evidencia complementaria de la conexión evolutiva de toda la vida. El mismo conjunto pequeño de mecanismos de señalización de una célula aparece una y otra vez en muchas líneas de investigación biológica, desde el desarrollo embrionario hasta la acción hormonal y el cáncer. Por ejemplo, una vía de señalización intercelular común conduce a la dilatación de los vasos sanguíneos. Una vez que la señal decrece, la respuesta es terminada por la enzima que se muestra en violeta en la figura 11-1. También se muestra una molécula multicolor que bloquea la acción de la enzima y mantiene los vasos sanguíneos dilatados. Los compuestos inhibidores enzimáticos como éste, por lo general, se prescriben para el tratamiento de enfermedades. La acción del compuesto representado en colores, conocido como Viagra, se comentará más adelante en este capítulo. Las señales recibidas por las células, ya sea originadas por otras células o por cambios en el ambiente físico, adoptan diversas formas, incluyendo la luz y el tacto. Sin embargo, con mayor frecuencia, las células se comunican entre sí mediante señales químicas. En este capítulo nos centramos en los principales mecanismos por los cuales las células reciben, procesan y responden a señales químicas enviadas desde otras células.

Concepto 11-1

Las señales externas se convierten en respuestas dentro de la célula

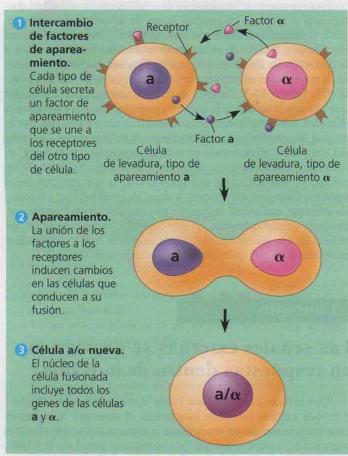
¿Qué le dice una célula "que habla" a una célula "que escucha" y de qué manera responde esta última al mensaje? Abordemos estas preguntas observando primero la comunicación entre microorganismos, ya que éstos son una ventana al papel de la señalización celular en la evolución de la vida en la Tierra.

Evolución de la señalización celular

Un tema de "conversación celular" es el sexo, al menos, en el caso de la levadura Saccharomyces cerevisiae, que las personas han

utilizado durante milenios para elaborar pan, vino y cerveza. Los investigadores han observado que las células de esta levadura identifican a sus parejas mediante la señalización química. Existen dos sexos, o tipos de apareamiento, denominados a y α (fig. 11-2). Las células del tipo de apareamiento a secretan una señal denominada factor a, que puede unirse a proteínas receptoras específicas en las células α cercanas. Al mismo tiempo, las células α secretan el factor α , que se une a los receptores sobre las células a. Sin entrar realmente en las células, los dos factores de apareamiento determinan que las células crezcan la una hacia la otra e induzcan otros cambios celulares. El resultado es la fusión, o apareamiento, de dos células del tipo opuesto. La célula a/α nueva contiene todos lo genes de ambas células originales, una combinación de recursos genéticos que proporcionan ventajas a los descendientes de las células, que surgen por divisiones celulares subsiguientes.

¿Cómo es cambiada, o *transducida*, la señal de apareamiento en la superficie de la célula de levadura en una forma que induce la respuesta celular del apareamiento? El proceso por el cual una señal sobre una superficie celular se convierte en una respuesta celular es una serie de pasos denominada **vía de transducción de señales**. Muchas de estas vías se han estudiado en profundidad tanto en las células de levadura como en las animales.



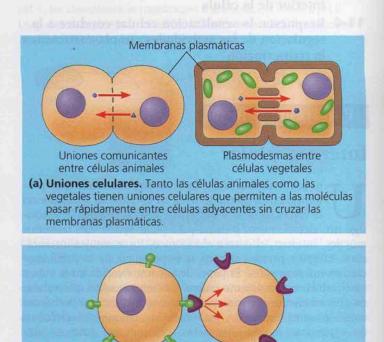
A Fig. 11-2. Comunicación entre dos células de levadura apareándose. Las células de Saccharomyces cerevisiae utilizan señales químicas para identificar células de tipo de apareamiento opuesto e iniciar el proceso de apareamiento. Los dos tipos de apareamiento y sus señales químicas correspondientes, o factores de apareamiento, se denominan a y α.

De manera sorprendente, los detalles moleculares de la transducción de señales en la levadura y en los mamíferos son notablemente similares, a pesar de que el último ancestro común de estos dos grupos de organismos vivió hace más de mil millones de años. Estas similitudes y otras descubiertas más recientemente entre los sistemas de señalización en las bacterias y las plantas sugieren que las versiones primitivas de los mecanismos de señalización celular empleados hoy en día evolucionaron mucho antes de que las primeras criaturas multicelulares aparecieran en la Tierra. Los científicos creen que los mecanismos de señalización evolucionaron primero en los procariontes ancestrales y los eucariontes unicelulares y luego fueron adoptados para nuevos usos por sus descendientes multicelulares.

Señalización local y de larga distancia

Al igual que las células de levadura, las células de un organismo multicelular se comunican, por lo general, a través de mensajeros químicos dirigidos por células que pueden o no estar inmediatamente adyacentes. Las células son capaces de comunicarse por contacto directo, como vimos en los capítulos 6 y 7. Tanto los animales como las plantas tienen uniones celulares que conectan directamente los citoplasmas de células adyacentes (fig. 11-3a). En estos casos, las sustancias de señalización que se disolvieron en el citosol pueden pasar libremente entre células adyacentes. Además, las células animales pueden comunicarse a través del contacto directo entre moléculas de la superficie celular (fig. 11-3b). Esta clase de señalización, denominada reconocimiento intercelular, es importante en procesos como el desarrollo embrionario y la respuesta inmune.

En muchos otros casos, las moléculas mensajeras son secretadas por la célula productora de señal. Algunas de ellas recorren solamente distancias cortas; estos **reguladores locales** influyen

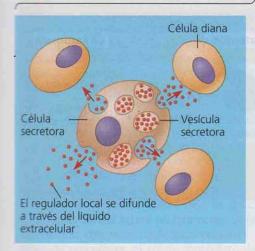


▲ Fig. 11-3. Comunicación por contacto directo entre células.

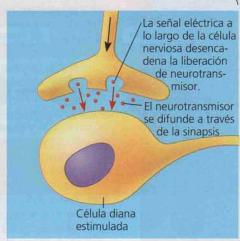
proyectan desde su superficie.

(b) Reconocimiento intercelular. Dos células de un animal pueden comunicarse mediante la interacción entre moléculas que se

Señalización local

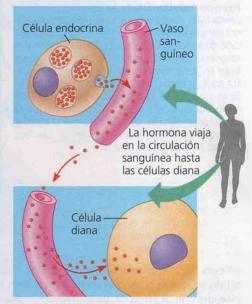


(a) Señalización paracrina. Una célula secretora actúa sobre células diana cercanas descargando moléculas de un regulador local (por ejemplo, un factor de crecimiento) al líquido extracelular



(b) Señalización sináptica. Una célula nerviosa libera moléculas neurotransmisoras a una sinapsis y estimula la célula diana

Señalización de larga distancia



(c) Señalización hormonal. Las células endocrinas especializadas secretan hormonas en los líquidos del cuerpo, con frecuencia en la sangre. Las hormonas pueden alcanzar prácticamente todas las células del cuerpo.

▲ Fig. 11-4. Comunicación celular local y de larga distancia en animales. Tanto en la señalización local como en la de larga distancia solo las células diana específicas reconocen y responden a una señal química concreta.

sobre las células vecinas. Un tipo de reguladores locales en los animales, los *factores de crecimiento*, son compuestos que estimulan a las células diana cercanas para que crezcan y se multipliquen. Numerosas células pueden recibir y responder simultáneamente a las moléculas de factores de crecimiento producidos por una sola célula vecina. Este tipo de señalización local en animales se denomina *señalización paracrina* (fig. 11-4a).

Otro tipo más especializado de señalización local, llamada señalización sináptica, tiene lugar en el sistema nervioso animal. Una señal eléctrica a lo largo de una célula nerviosa desencadena la secreción de una señal química en forma de moléculas de neurotransmisores. Éstas se difunden a través de la sinapsis, el espacio estrecho entre las células nerviosas y su célula diana (en general, otra célula nerviosa). El neurotransmisor estimula a la célula diana (fig. 11-4b).

La señalización local en las plantas no se conoce bien. Debido a sus paredes celulares, las plantas deben utilizar mecanismos algo diferentes de los que funcionan localmente en los animales.

Tanto los animales como las plantas utilizan compuestos químicos denominados hormonas para la señalización de larga distancia. En la señalización hormonal en animales, también conocida como señalización endocrina, algunas células especializadas liberan moléculas de hormona en los vasos del sistema circulatorio, por los cuales viajan hasta las células diana en otras partes del cuerpo (fig. 11-4c). Las hormonas de las plantas (a menudo denominadas reguladores de crecimiento), a veces viajan en vesículas, pero con mayor frecuencia alcanzan sus dianas moviéndose a través de las células (véase cap. 39) o por difusión a través del aire en forma de gas. Las hormonas varían ampliamente en tamaño y forma molecular, como lo hacen los reguladores locales. Por ejemplo, la hormona vegetal etileno, un gas

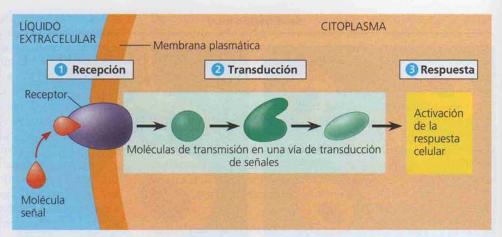
que promueve la maduración de frutas y ayuda a regular el crecimiento, es un hidrocarburo de solo seis átomos (C_2H_4) que puede pasar a través de las paredes celulares. En contraste, la hormona de los mamíferos insulina, que regula los niveles de azúcar en la sangre, es una proteína con miles de átomos.

La transmisión de una señal a través del sistema nervioso también puede considerarse como ejemplo de señalización de larga distancia. Una señal eléctrica viaja a través de la longitud de una célula nerviosa y luego se reconvierte en una señal química que cruza la sinapsis hasta otra célula nerviosa. Aquí se convierte nuevamente en una señal eléctrica. De esta forma, una señal nerviosa puede viajar a través de una serie de células nerviosas. Puesto que algunas células nerviosas son bastante largas, la señal nerviosa puede viajar grandes distancias rápidamente, desde el cerebro hasta la punta del dedo gordo del pie, por ejemplo. Este tipo de señalización de larga distancia se analizará en detalle en el capítulo 48.

¿Qué sucede cuando una célula encuentra una señal? La señal debe ser reconocida por una molécula receptora específica y la información que lleva debe ser cambiada por otra forma –transducida– dentro de la célula antes de que la célula pueda responder. El resto del capítulo aborda este proceso, sobre todo de la forma en que tiene lugar en las células animales.

Las tres etapas de la señalización celular: presentación preliminar

Nuestra comprensión actual de cómo actúan los mensajes químicos a través de vías de transducción de señales tiene su origen en el trabajo pionero de Earl W. Sutherland, por cuya investigación obtuvo el Premio Nobel en 1971. Sutherland y sus ▶ Fig. 11-5. Panorama general de la señalización celular. Desde la perspectiva de la célula que recibe el mensaje, la señalización celular puede dividirse en tres etapas: la recepción de señales, la transducción de señales y la respuesta celular. Cuando la recepción tiene lugar en la membrana plasmática, como se muestra aquí, la etapa de transducción generalmente es una vía de varios pasos, en la que cada molécula en la vía ocasiona un cambio en la siguiente molécula. La última molécula en la vía desencadena la respuesta celular. Las tres etapas se explican en el texto.



colegas de la Universidad de Vanderbilt estaban investigando el modo en que la hormona animal epinefrina estimula la degradación del polisacárido de almacenamiento glucógeno dentro de las células del hígado y de las células del músculo esquelético. La degradación del glucógeno libera el azúcar glucosa 1-fosfato, que la célula convierte en glucosa 6-fosfato. Luego, la célula (una célula hepática, por ejemplo) puede utilizar este compuesto, un intermediario en la glucólisis, para la producción de energía. Por otra parte, el compuesto puede ser despojado del fosfato y liberado de la célula hepática a la sangre en forma de glucosa, que puede servir como combustible a las células de todo el cuerpo. Así, un efecto de la epinefrina, que se secreta desde la glándula suprarrenal durante los momentos de esfuerzo físico o mental, es la movilización de las reservas de combustible.

El equipo de investigación de Sutherland descubrió que la epinefrina estimula la degradación del glucógeno al activar de alguna forma una enzima citosólica, la glucógeno fosforilasa. Sin embargo, cuando se añadió la epinefrina a una mezcla en un tubo de ensayo que contenía la enzima y su sustrato, glucógeno, no tuvo lugar la degradación. La epinefrina activó a la glucógeno fosforilasa solamente cuando la hormona se agregó a una solución que contenía células intactas. Este resultado le indicó a Sutherland dos cosas. Primero, que la epinefrina no interactúa directamente con la enzima responsable de la degradación del glucógeno; dentro de la célula debe ocurrir un paso o una serie de pasos intermedios. Segundo, la membrana plasmática está en cierta forma implicada en la transmisión de la señal de la epinefrina.

El trabajo previo de Sutherland sugirió que el proceso que ocurre en el extremo receptor de una conversación celular puede dividirse en tres etapas: recepción, transducción y respuesta (fig. 11-5):

- Recepción. La recepción es la detección de la célula diana de una molécula señal proveniente del exterior de la célula. Una señal química se "detecta" cuando se une a una proteína receptora ubicada en la superficie celular o dentro de la célula.
- 2 Transducción. La unión de la molécula señal de alguna manera altera la proteína receptora, iniciando el proceso de transducción. La etapa de transducción convierte la señal en una forma que puede ocasionar una respuesta celular específica. En el sistema de Sutherland, la unión de la epinefrina a una proteína receptora en una membra-

na plasmática de una célula hepática conduce a la activación de glucógeno fosforilasa. La transducción a veces tiene lugar en un único paso, pero con mayor frecuencia requiere una secuencia de cambios en una serie de moléculas: una vía de transducción de señales. Las moléculas de la vía a menudo se denominan moléculas transmisoras.

3 Respuesta. En la tercera etapa de la señalización celular, la señal transducida finalmente desencadena una respuesta celular específica. La respuesta puede ser casi cualquier actividad celular imaginable, como la catálisis por una enzima (por ejemplo, la glucógeno fosforilasa), el reordenamiento del citoesqueleto o la activación de genes específicos en el núcleo. El proceso de señalización celular garantiza que las actividades cruciales como éstas tengan lugar en las células apropiadas, en el momento apropiado y en coordinación con las otras células del organismo. Ahora exploraremos el mecanismo de la señalización celular con mayor detalle.

Evaluación de conceptos

- Explique el modo en que las células nerviosas proporcionan ejemplos de señalización tanto local como a larga distancia.
- 2. Cuando la epinefrina se mezcla con glucógeno fosforilasa en un tubo de ensayo, ¿se genera glucosa-1-fosfato? ¿Por qué?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 11-2

Recepción: una molécula señal se une a una proteína receptora y la induce a cambiar de forma

Cuando hablamos con alguien, otras personas que están cerca a veces, pueden escuchar nuestro mensaje, con conse-

cuencias lamentables. Sin embargo, los errores de este tipo rara vez suceden entre las células. Las señales emitidas por una levadura a son "oídas" solo por sus parejas eventuales, las células α. De forma similar, aunque la epinefrina encuentra muchos tipos de células a medida que circulan en la sangre, solamente ciertas células diana detectan o reaccionan a la hormona. Una proteína receptora sobre o en la célula diana permite que la célula "oiga" la señal y responda a ella. La molécula señal es la forma complementaria de un sitio específico sobre el receptor y se adhiere allí, como una llave y una cerradura o un sustrato en el sitio catalítico de una enzima. La molécula señal se comporta como un ligando, el término para una molécula que se une específicamente a otra molécula, con frecuencia una más grande. Por lo general, la unión del ligando ocasiona que una proteína receptora sufra un cambio de estructura; es decir, que cambie de forma. En el caso de muchos receptores, este cambio de forma activa directamente al receptor y le permite interactuar con otras moléculas celulares. En el caso de otros tipos de receptores, el efecto inmediato de la unión del ligando es ocasionar la agregación de dos o más moléculas receptoras, lo que provoca episodios moleculares ulteriores dentro de la célula.

La mayoría de los receptores de señales son proteínas de la membrana plasmática. Otros receptores de señales, sin embargo, se ubican dentro de la célula. Analizaremos esto a continuación, antes de continuar con los receptores de membrana.

Receptores intracelulares

Las proteínas receptoras intracelulares se encuentran en el citoplasma o en el núcleo de las células diana. Para alcanzar este receptor, un mensajero químico pasa a través de la membrana de la célula diana. Numerosas moléculas señal importantes pueden efectuar esto debido a que son suficientemente hidrófobas o suficientemente pequeñas para atravesar el interior fosfolipídico de la membrana. Estos mensajeros químicos hidrófobos incluyen las hormonas esteroideas y las hormonas tiroideas de los animales. Otra señal química con un receptor intracelular es el óxido nítrico (NO), un gas; sus moléculas, que son muy pequeñas, pasan rápidamente entre los fosfolipidos de membrana.

El comportamiento de la testosterona es representativo de las hormonas esteroideas. Secretada por las células del testículo, la hormona viaja a través de la sangre y entra en las células por todo el cuerpo. En el citoplasma de las células diana, las únicas células que contienen moléculas receptoras para la testosterona, la hormona se une a la proteína receptora y la activa (fig. 11-6). Con la hormona unida, la forma activa de la proteína receptora entra en el núcleo y activa a genes específicos que controlan las características del sexo masculino.

¿Cómo activa el complejo receptor de hormonas a los genes? Recuerde que los genes en el DNA de una célula funcionan al ser transcritos y procesados en RNA mensajero (mRNA), el cual abandona el núcleo y es traducido por los ribosomas en el citoplasma (fig. 5-25). Las proteínas específicas denominadas factores de transcripción controlan cuáles son los genes que se activan, es decir, qué genes son transcritos a mRNA en una célula concreta en un momento particular. El receptor de testosterona, cuando se activa, actúa como factor de transcripción, que activa a los genes específicos.

Al actuar como factor de transcripción, el receptor de testosterona por sí mismo lleva a cabo la transducción completa

LIQUIDO Hormona-(testosterona) **EXTRACELULAR** 1 La hormona esteroidea testosterona pasa a través de la membrana plasmática. Membrana plasmática La testosterona. Proteina se une a una proteína receptora receptora en el citoplasma, activándola. Complejo hormonareceptor 3 El complejo hormona-receptor está el el núcleo y se une a genes específicos. 4 La proteína unida **mRNA** estimula la transcripción del gen a mRNA Proteína nueva 6 El mRNA es traducido a proteínas específicas. CITOPLASMA

▲ Fig. 11-6. La hormona esteroidea interactuando con un receptor intracelular.

de la señal. La mayoría de los otros receptores intracelulares funcionan de la misma forma, aunque muchos de ellos ya se encuentran en el núcleo antes que la molécula señal los alcance (un ejemplo es el receptor de la hormona tiroidea). Es interesante ver que muchas de estas proteínas receptoras son similares desde el punto de vista estructural, lo que sugiere una relación evolutiva. Observaremos con mayor detalle las hormonas con receptores intracelulares en el capítulo 45.

Receptores en la membrana plasmática

La mayoría de las moléculas señal solubles en agua se unen a sitios específicos sobre proteínas receptoras embebidas en la membrana plasmática de las células. Este receptor transmite información desde el medio extracelular hacia el interior de la célula, cambiando de forma o agregándose cuando un ligando específico se une a él. Podemos observar cómo trabajan los receptores de la membrana teniendo en cuenta tres tipos principales: los receptores asociados a la proteína G, los receptores tirosincinasa y los receptores asociados a canales iónicos. Estos receptores se estudian y se ilustran en la **figura 11-7** en las tres páginas siguientes; por favor estudie esta figura antes de continuar.

Exploración de los receptores de membrana

RECEPTORES ASOCIADOS A LA PROTEÍNA G



Receptores asociados a proteínas G

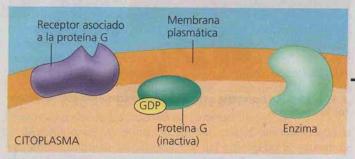
Un receptor asociado a proteína G es un receptor de la membrana plasmática que funciona con la ayuda de una proteína denominada proteína G. Muchas moléculas señal diferentes utilizan receptores acoplados a una proteína G, entre ellos, los factores de apareamiento de la levadura, la epinefrina y muchas otras hormonas y neurotransmisores. Estos receptores varían en cuanto a sus sitios de unión para reconocer moléculas señal y para

reconocer diferentes proteínas G dentro de la célula. No obstante, todos los receptores asociados a proteínas G son notablemente similares en su estructura. Cada uno tiene siete hélices α atravesando la membrana, como se muestra arriba.

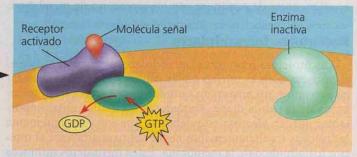
Una gran familia de proteínas receptoras eucariontes tienen esta estructura secundaria, en la que el único polipéptido, representado aquí como una cinta, tiene siete hélices α , representadas como cilindros y dibujadas en hilera para mayor claridad. Hay asas específicas entre las hélices forman sitios de unión para señales y moléculas de la proteína G.

Los sistemas receptores asociados a una proteína G son extremadamente comunes y diversos en sus funciones, que incluyen papeles en el desarrollo embrionario y la recepción sensorial. En los seres humanos, por ejemplo, tanto la visión como el olfato dependen de esas proteínas. Las similitudes en la estructura entre las proteínas G y los receptores asociados a proteína G de los organismos modernos sugieren que las proteínas G y los receptores asociados evolucionaron muy tempranamente.

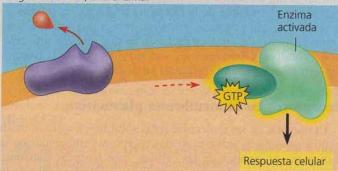
Los sistemas de proteína G están involucrados en muchas enfermedades humanas, incluidas las infecciones bacterianas. Las bacterias causantes del cólera, la tos ferina (tos convulsa) y el botulismo, entre otras, enferman a sus víctimas al producir toxinas que interfieren con la función de la proteína G. Los farmacólogos ahora saben que el 60% de todas las medicinas utilizadas hoy en día ejercen sus acciones influyendo en las vías de la proteína G.



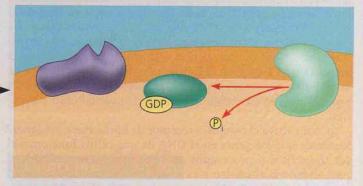
1 Ligeramente unida al lado citoplasmático de la membrana, la proteína G funciona como un interruptor molecular que está encendido o apagado, según cual de los dos nucleótidos guanina esté adherido, GDP o GTP, de allí el término proteína G (el GTP, o guanosina trifosfato, es similar al ATP). Cuando el GDP está unido a la proteína G, como se muestra arriba, ésta se encuentra inactiva. El receptor y la proteína G trabajan junto a otra proteína, generalmente, una enzima.



2 Cuando la molécula señal apropiada se une al lado extracelular del receptor, el receptor se activa y cambia de forma. Su lado citoplasmático se une a una proteína G inactiva y ocasiona que un GTP desplace al GDP. Esto activa a la proteína G.



3 La proteína G activada se disocia del receptor y se difunde a lo largo de la membrana, luego se une a una enzima y altera su actividad. Cuando la enzima está activada puede desencadenar el siguiente paso en una vía que conduce a una respuesta celular.



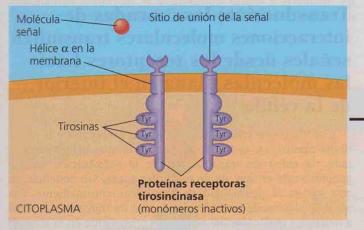
4 Los cambios en la enzima y en la proteína G son solo temporales debido a que la proteína G también funciona como una enzima GTPasa y pronto hidroliza su GTP unido a GDP. Ahora nuevamente inactiva, la proteína G deja a la enzima, que regresa a su estado original. La proteína G ahora está disponible para ser reutilizada. La función GTPasa de la proteína G permite que la vía se apague rápidamente cuando la molécula señal deja de estar presente.

RECEPTOR TIROSINCINASA

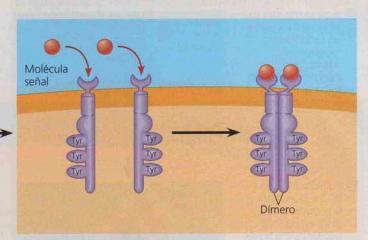
Un receptor tirosincinasa puede desencadenar más de una vía de transducción de señales a la vez y ayudar a la célula a regular y coordinar muchos aspectos del crecimiento celular y de la reproducción celular. Este receptor pertenece a una clase importante de receptores de la membrana plasmática caracterizados por tener actividad enzimática. Una cinasa es una enzima que cataliza la transferencia de grupos fosfato. La parte de la proteína receptora que se extiende hacia el citoplasma funciona como una enzima, denominada tirosincinasa, que cataliza la transferencia de un grupo fosfato del ATP al aminoácido tirosina sobre una

proteína del sustrato. Así, los receptores tirosincinasa son receptores de membrana que unen fosfatos a las tirosinas.

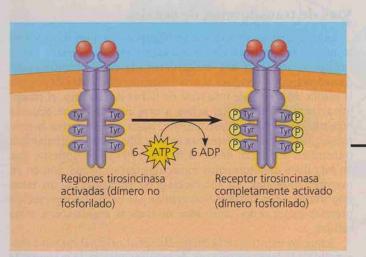
Un complejo receptor tirosincinasa puede activar diez o más vías de transducción y respuestas celulares diferentes. La capacidad de un solo episodio de unión del ligando para desencadenar tantas vías es una diferencia clave entre los receptores tirosincinasa y los receptores acoplados a proteína G. Los receptores tirosincinasa anómalos que se dimerizan incluso en ausencia de moléculas señal pueden contribuir a ciertos tipos de cáncer.



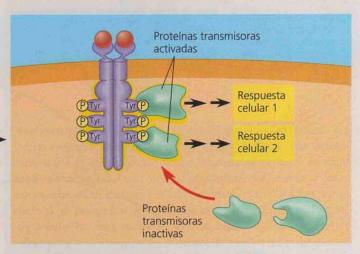
Muchos receptores tirosincinasa tienen la estructura descrita esquemáticamente aquí. Antes de que la molécula señal se una, los receptores existen como polipéptidos individuales. Nótese que cada uno tiene un sitio de unión para la señal extracelular, una hélice que atraviesa la membrana y una cola intracelular que contiene múltiples tirosinas.



2 La unión de una molécula señal (como un factor de crecimiento) determina que dos polipéptidos receptores se asocien estrechamente entre sí para formar un dímero (dimerización).



3 La dimerización activa la región tirosincinasa de cada polipéptido; cada tirosincinasa agrega un fosfato de una molécula de ATP a la tirosina sobre la cola del otro polipéptido.



4 Una vez que la proteína receptora está completamente activada, es reconocida por las proteínas transmisoras específicas dentro de la célula. Cada una de estas proteínas se une a una tirosina fosforilada específica, para atravesar un cambio estructural resultante que activa la proteína unida. Cada proteína activada desencadena una vía de transducción, que conduce a una respuesta celular.

Continúa en la próxima página

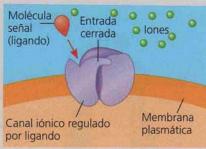
Figura 11-7 (continuación)

Exploración de los receptores de membrana

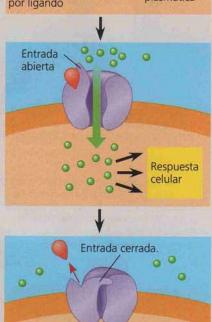
RECEPTORES ASOCIADOS A CANALES IÓNICOS

Un canal iónico regulado por ligando es un tipo de receptor de membrana, una región que puede actuar como "entrada" cuando el receptor cambia de forma. Cuando una molécula señal se une como un ligando a la proteína receptora, la entrada se abre o se cierra, permitiendo o bloqueando el flujo de iones específicos, como Na⁺ o Ca²⁺, a través de un canal en el receptor. Al igual que los otros receptores que abordamos, estas proteínas unen al ligando en un sitio específico sobre su lado extracelular.

1 Aquí se muestra un receptor asociado a un canal iónico regulado por ligando que permanece cerrado hasta que un ligando se une a él.



- 2 Cuando el ligando se une al receptor y la entrada se abre, iones específicos pueden fluir a través del canal y cambiar rápidamente la concentración de ese ion en particular dentro de la célula. Este cambio puede afectar directamente la actividad de la célula en cierta forma.
- 3 Cuando el ligando se disocia de este receptor, la entrada se cierra y los iones no entran más a la célula.



Los canales iónicos regulados por ligando son muy importantes en el sistema nervioso. Por ejemplo, las moléculas neurotransmisoras liberadas en una sinapsis entre dos células nerviosas (fig. 11-4b) se unen como ligandos a los canales iónicos sobre la célula receptora y determinan que los canales se abran. Los iones fluyen y desencadenan una señal eléctrica que se propaga a lo largo de la longitud de la célula receptora. Algunos canales iónicos regulados son controlados por señales eléctricas en lugar de ligandos; estos canales iónicos regulados por voltaje también son cruciales para el funcionamiento del sistema nervioso, como comentaremos en el capítulo 48.

Evaluación de conceptos

11-2

1. El factor de crecimiento nervioso (NGF) es una molécula señal soluble en agua. ¿Cree que el receptor para el NGF es intracelular o está en la membrana plasmática?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 11-3

Transducción: las cascadas de interacciones moleculares transmiten señales desde los receptores hacia las moléculas diana en el interior de la célula

Cuando los receptores de señales son proteínas de la membrana plasmática, como la mayoría de las que hemos comentado, la etapa de transducción de la señalización celular generalmente es una vía de múltiples pasos. Un beneficio de esta vía es la posibilidad de amplificar enormemente una señal. Si algunas de las moléculas en una vía transmiten la señal a múltiples moléculas del siguiente componente en la serie, el resultado puede ser un enorme número de moléculas activadas al final de la vía. En otras palabras, un pequeño número de moléculas señal extracelulares pueden producir una respuesta celular enorme. Más aun, las vías de múltiples pasos proporcionan más oportunidades para la coordinación y la regulación que los sistemas más simples, como trataremos más tarde.

Vías de transducción de señales

La unión de una molécula señal específica a un receptor en la membrana plasmática desencadena el primer paso en la cadena de interacciones moleculares —la vía de transducción de señales— que conduce a una respuesta particular dentro de la célula. Al igual que una serie de fichas de dominó, el receptor activado por la señal activa a otra proteína, que activa a otra molécula y así sucesivamente, hasta que se activa la proteína que produce la respuesta celular final. Las moléculas que transmiten una señal desde el receptor hasta la respuesta, que en este libro denominamos moléculas transmisoras, son en su mayoría proteínas. La interacción de proteínas es un tema importante de la señalización celular. De hecho, la interacción proteica es un tema unificador de toda la regulación a nivel celular.

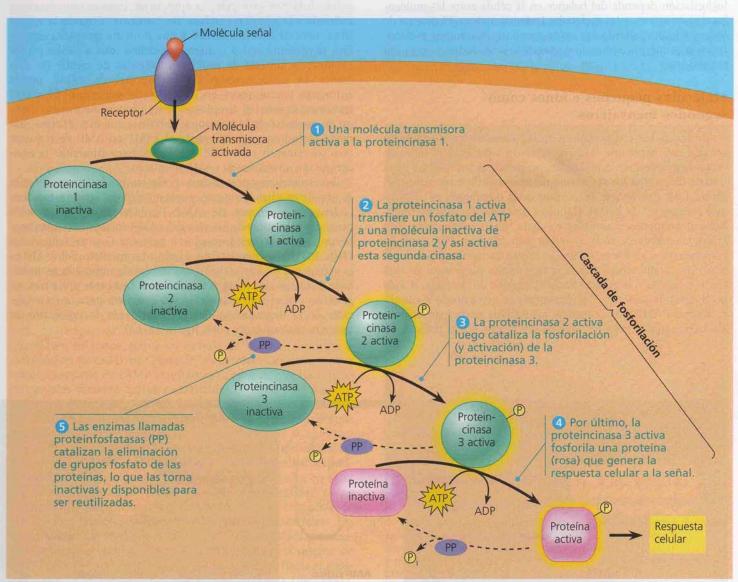
Tenga en mente que la molécula señal original no pasa físicamente a lo largo de una vía de señalización; en la mayoría de los casos, ni siquiera entra jamás en la célula. Cuando decimos que la señal es transmitida a lo largo de una vía queremos decir que se pasa cierta información. En cada paso, la señal es transducida a una forma diferente, por lo general un cambio de estructura de la proteína. Muy a menudo, el cambio de estructura es ocasionado por la fosforilación.

Fosforilación y defosforilación proteica

En los capítulos previos introdujimos el concepto de activación de una proteína mediante la adición de uno o más grupos fosfato a ella (fig. 8-11). En la figura 11-7 vimos el modo en que la fosforilación se ve implicada en la activación de los receptores tirosincinasa. De hecho, la fosforilación y la defosforilación de proteínas es un mecanismo celular ampliamente difundido para regular la actividad proteíca. El nombre general de una enzima que transfiere grupos fosfatos desde el ATP a una proteína es **proteincinasa**. Recuerde que los receptores tirosincinasa fosforilan otros monómeros de los receptores tirosincinasa. Sin embargo, la mayoría de las proteincinasas citoplasmáticas actúan sobre proteínas diferentes. Otra distinción es que la mayoría de las proteincinasas citoplasmáticas fosforilan el aminoácido serina o treonina, en lugar de la tirosina. Estas serin/treonincinasas participan

ampliamente en las vías de señalización de animales, plantas y hongos.

Muchas de las moléculas transmisoras en las vías de transducción de señales son proteincinasas y con frecuencia actúan sobre otras proteincinasas en la vía. La **figura 11-8** ilustra una vía hipotética que contiene tres proteincinasas diferentes, que crean una "cascada de fosforilación". Esta secuencia es similar a muchas vías conocidas, entre ellas, las desencadenadas en la levadura mediante factores de apareamiento y en las células animales por muchos factores de crecimiento. La señal se transmite mediante una cascada de fosforilaciones proteicas, cada una de las cuales induce un cambio estructural. Cada cambio estructural es resultado de la interacción de los grupos fosfato recientemente agregados con aminoácidos cargados o polares (fig. 5-17). El agregado de grupos fosfato a menudo cambia una proteína de una forma inactiva a una forma activa (aunque, en otros casos, la fosforilación disminuye la actividad de la proteína).



▲ Fig. 11-8. Una cascada de fosforilación. En una cascada de fosforilación se fosforilan de una en una diferentes moléculas en una vía, donde cada molécula agrega un grupo fosfato a la siguiente. Las formas activa e inactiva de cada proteína están representadas por diferentes formas que recuerdan que la activación se asocia, por lo general, con un cambio conformacional molecular.

Las proteincinasas tienen una importancia fundamental. Se cree que alrededor del 2% de nuestros genes codifican proteincinasas. Una sola célula puede tener cientos de diferentes tipos, cada uno específico de una proteína sustrato diferente. Juntas probablemente regulan una gran proporción de las miles de proteínas en una célula. Entre éstas se encuentran la mayoría de las proteínas que, a su vez, regulan la reproducción celular. La actividad anormal de esta cinasa puede ocasionar un crecimiento celular anormal y contribuir al desarrollo del cáncer.

Igualmente importantes en la cascada de fosforilación son las proteinfosfatasas, enzimas que pueden eliminar rápidamente grupos fosfatos de las proteínas, en un proceso denominado defosforilación. Al defosforilar y, por tanto, inactivar las proteínas cinasas, las fosfatasas proporcionan el mecanismo para desactivar la vía de transducción de señales cuando la señal inicial ya no está presente. Las fosfatasas también dejan a las proteincinasas disponibles para la reutilización, lo que permite a la célula responder nuevamente a una señal extracelular. En cualquier momento concreto, la actividad de una proteína regulada por fosforilación depende del balance en la célula entre las moléculas cinasas activas y las moléculas fosfatasa activas. El sistema de fosforilación/defosforilación actúa como un interruptor molecular en la célula, encendiendo o apagando actividades cuando son requeridas.

Moléculas pequeñas e iones como segundos mensajeros

No todos los componentes de las vías de transducción de señales son proteínas. Muchas vías de señalización también involucran a pequeñas moléculas no proteícas solubles en agua o iones denominados **segundos mensajeros** (la molécula señal extracelular que se une al receptor de la membrana es un "primer mensajero" de la vía). Debido a que los segundos mensajeros son pequeños y solubles en agua, pueden esparcirse con rapidez a través de toda la célula por difusión. Por ejemplo, como veremos en breve, la molécula que transporta la señal iniciada por la epinefrina desde la membrana plasmática de una célula hepática o muscular hacia el interior de la célula, donde produce la degradación del glucógeno, es un segundo mensajero llamado AMP. Los segundos mensajeros participan en vías iniciadas tanto por los receptores acoplados a una proteína G

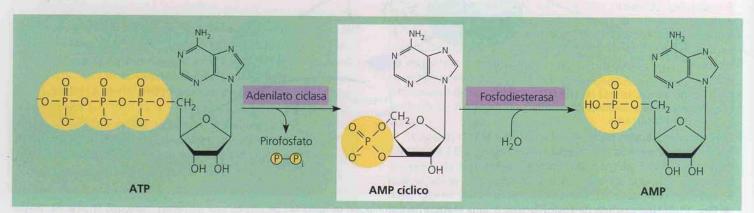
como por receptores tirosincinasas. Los dos segundos mensajeros más ampliamente utilizados son el AMP cíclico y los iones calcio, Ca²⁺. Una gran variedad de proteínas transmisoras son sensibles a la concentración citosólica de uno u otro de estos segundos mensajeros.

AMP cíclico

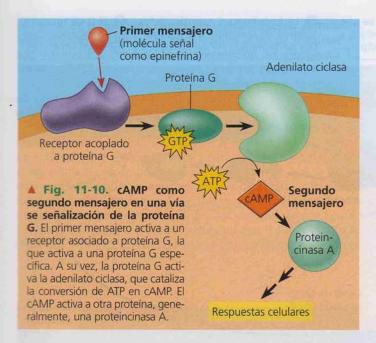
Una vez que Earl Sutherland estableció que la epinefrina de alguna forma causaba la degradación del glucógeno sin pasar a través de la membrana plasmática, comenzó la búsqueda de los segundos mensajeros (este investigador acuñó el término) que transmiten la señal desde la membrana plasmática hasta la maquinaria metabólica en el citoplasma.

Sutherland encontró que la unión de la epinefrina a la membrana plasmática de una célula hepática eleva la concentración citosólica de un compuesto denominado monofosfato cíclico de adenosina, abreviado AMP cíclico o cAMP (fig. 11-9). Una enzima embebida en la membrana plasmática, la adenilato ciclasa, convierte el ATP en cAMP en respuesta a una señal extracelular, en este caso, la epinefrina. Pero la epinefrina no estimula a la adenilato ciclasa directamente. Cuando la epinefrina fuera de la célula se une a una proteína receptora específica, la proteína activa la adenilato ciclasa, que a su vez puede catalizar la síntesis de muchas moléculas de cAMP. De esta forma, la concentración celular normal de cAMP puede aumentar veinte veces en cuestión de segundos. El cAMP transmite la señal al citoplasma. Ésta no persiste mucho tiempo en ausencia de la hormona, debido a que otra enzima, llamada fosfodiesterasa, convierte el cAMP en AMP. Se requiere otro incremento súbito de epinefrina para aumentar la concentración citosólica de cAMP de nuevo.

Investigaciones posteriores revelaron que la epinefrina solo es una de muchas hormonas y otras moléculas señal que desencadenan la formación de cAMP. También trajo a la luz a los otros componentes de las vías del cAMP, incluyendo a las proteínas G, receptores asociados a proteína G y proteincinasas (fig. 11-10). Generalmente, el efecto inmediato del cAMP es la activación de una serin/treonincinasa denominada proteincinasa A. Luego, la cinasa activada fosforila a otras proteínas, de acuerdo con el tipo celular (la vía completa para la estimulación de la degradación del glucógeno por la epinefrina se muestra más adelante en la figura 11-13).



▲ Fig. 11-9. AMP cíclico. El segundo mensajero AMP cíclico (cAMP) se elabora a partir de ATP por medio de la adenilato ciclasa, una enzima embebida en la membrana plasmática. El AMP cíclico se inactiva por la fosfodiesterasa, una enzima que lo convierte en AMP.



Otros sistemas de la proteína G que inhiben a la adenililciclasa proporcionan regulación adicional del metabolismo de la célula. En estos sistemas, una molécula señal diferente activa un receptor diferente, el cual activa a una proteína G inhibidora.

Ahora que conocemos la función del cAMP en la vía de señalización de la proteína G podemos explicar con detalle molecular cómo ciertos microorganismos causan enfermedad. Considérese el cólera, una enfermedad que con frecuencia es epidémica en lugares donde el abastecimiento de agua está contaminado con heces humanas. La gente adquiere la bacteria del colera, Vibrio cholerae, al tomar agua contaminada. La bacteria coloniza el revestimiento del intestino delgado y produce una toxina. La toxina del cólera es una enzima que modifica químicamente a una proteína G implicada en la regulación de la sal y la secreción de agua. Debido a que la proteína G modificada es incapaz de hidrolizar el GTP a GDP, permanece bloqueada en su forma activa y estimula de manera continua la elaboración de cAMP por parte de la adenilato ciclasa. Las altas concentraciones de cAMP resultantes ocasionan que las células intestinales secreten grandes cantidades de agua y sales en los intestinos. Una persona infectada desarrolla en breve una abundante diarrea y si no se trata puede morir por pérdida de agua

Nuestra comprensión de las vías de señalización que afectan al AMP cíclico o a los mensajeros relacionados ha permitido desarrollar tratamientos para ciertas enfermedades en seres humanos. Una de estas vías emplea *GMP cíclico*, o *cGMP*, como molécula de señalización; sus efectos incluyen la relajación de las células musculares lisas en las paredes arteriales. Un compuesto que inhibe la hidrólisis de cGMP a GMP, prolongando la señal, fue prescrito al principio para la angina de pecho debido a que incrementa el flujo de sangre hacia el músculo cardíaco. Con nombre comercial de Viagra (fig. 11-1), este compuesto se utiliza ampliamente en la actualidad en el tratamiento de la disfunción eréctil. Viagra provoca la dilatación de los vasos sanguíneos, lo que incrementa el flujo san-

guíneo hacia el pene y optimiza las condiciones fisiológicas de las erecciones.

Los iones calcio y el inositol trisfosfato (IP.)

Muchas moléculas señal de animales, entre ellas, los neurotransmisores, los factores de crecimiento y algunas hormonas, producen respuestas en sus células diana a través de las vías de transducción de señales que incrementan la concentración citosólica de iones calcio (Ca2+). El calcio se utiliza incluso más que el cAMP como segundo mensajero. El incremento de la concentración citosólica de Ca2+ ocasiona muchas respuestas en las células animales, incluidas la contracción de las células musculares, la secreción de ciertas sustancias y la división celular. En las células vegetales, un amplio espectro de estímulos hormonales y ambientales puede ocasionar breves incrementos en la concentración citosólica de Ca2+ y desencadenar diversas vías de señalización, como la vía para el florecimiento en respuesta a la luz (fig. 39-4). Las células emplean el Ca2+ como segundo mensajero tanto en las vías de la proteína G como en las del receptor tirosincinasa.

Aunque las células siempre contienen iones Ca²⁺, este ion puede funcionar como un segundo mensajero debido a que su concentración en el citosol normalmente es mucho menor que la concentración fuera de la célula (fig. 11-11). De hecho, el

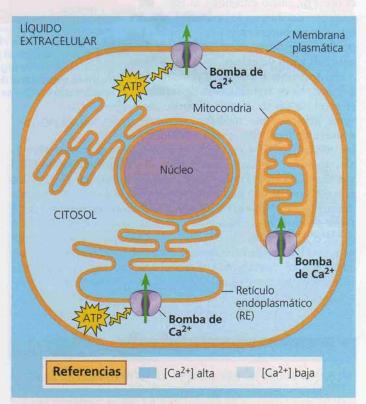


Fig. 11-11. Mantenimiento de las concentraciones de iones calcio en una célula animal. Por lo general, la concentración de Ca²⁺ en el citosol es mucho menor (azul claro) que en el líquido extracelular y el RE (azul más oscuro). Las bombas de proteínas en la membrana plasmática y la membrana del RE, accionadas por ATP, bombean el Ca²⁺ desde el citosol hacia el líquido extracelular y la luz del RE. Las bombas mitocondriales, conducidas por quimiósmosis (véase cap. 9), movilizan el Ca²⁺ hacia dentro de la mitocondria cuando el nivel de calcio en el citosol aumenta de manera significativa.

Fig. 11-12. Calcio e IP, en las vías de señalización. Los iones calcio (Ca2+) y el inositol trifosfato (IP3) funcionan como segundos mensajeros en muchas vías de transducción de señales. En esta figura, el proceso se inicia por la unión de una molécula señal a un receptor acoplado a proteína G. Un receptor tirosincinasa también puede iniciar esta vía al activar la fosfolipasa C.

nivel de Ca2+ en la sangre y en los líquidos extracelulares de un animal con frecuencia excede el del citosol en más de 10 000 veces. Los iones calcio se transportan activamente fuera de la célula y se importan activamente desde el citosol hasta el interior del retículo endoplasmático (y, en ciertas condiciones, a la mitocondria y a los cloroplastos) mediante bombas proteicas (fig. 11-11). Como resultado, la concentración de calcio en el RE es generalmente mucho mayor que la del citosol. Debido a que el nivel de calcio citosólico es bajo, un pequeño cambio en los números absolutos de iones representa un cambio de porcentaje relativamente grande en la concentración de calcio.

En respuesta a una señal transmitida por una vía de transducción de señales, el nivel de calcio citosólico puede elevarse, generalmente, mediante un mecanismo que libera Ca2+ a partir del RE de

las células. Las vías que producen liberación de calcio además afectan a otros segundos mensajeros, el inositol trifosfato (IP,) y el diacilglicerol (DAG). Estos dos mensajeros son producidos por escisión de un cierto tipo de fosfolípido en la membrana plasmática. La figura 11-12 muestra el modo en que esto tiene lugar y la manera en que el IP3 estimula la liberación de calcio desde el RE. Debido a que el IP, actúa antes que el calcio en estas vías, el calcio puede considerarse como un "tercer mensajero". Sin embargo, los científicos utilizan el término segundo mensajero para todos los componentes no proteicos de las vías de transducción de señales.

Evaluación de conceptos

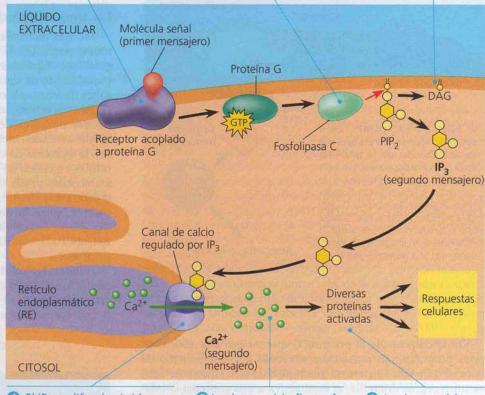
- 1. ¿Qué es una proteincinasa y cuál es su función en una vía de transducción de señales?
- 2. Cuando una vía de transducción de señales afecta una cascada de fosforilación, ¿cómo se elimina la respuesta de la célula?
- 3. Al activarse la fosfolipasa C por la unión del ligando a un receptor, ¿qué efecto tiene el canal de calcio regulado por IP, sobre la concentración de Ca2+ en el citosol?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

 Una molécula señal se une a un receptor, lo que conduce a la activación de la fosfolipasa C.

2 La fosfolipasa C escinde un fos- 3 El DAG funciona folípido de la membrana plasmática denominado PIP2, en DAG e IP3 sajero en otras vías.

como segundo men-



 El IP₃ se difunde rápidamente a través del citosol y se une a un canal de calcio regulado por IP3 en la membrana del RE; ello determina que se abra.

6 Los iones calcio fluyen fuera del RE (a favor de su gradiente de concentración) y elevan el nivel de Ca2+ en el

6 Los iones calcio activan la siguiente proteina en una o más vías de señalización.

Concepto

Respuesta: la señalización celular conduce a la regulación de las actividades citoplasmáticas o a la transcripción

Ahora estudiaremos con mayor profundidad la respuesta posterior de la célula ante una señal extracelular, lo que algunos investigadores llaman la "respuesta de salida". ¿Cuál es la naturaleza del paso final en una vía de señalización?

Respuestas citoplasmática y nuclear

En última instancia, una vía de transducción de señales conduce a la regulación de una o más actividades celulares. La respuesta puede tener lugar en el citoplasma o bien implicar acción en el núcleo.

En el citoplasma, una señal puede ocasionar, por ejemplo, la apertura o el cierre de un canal iónico en la membrana plasmática o un cambio en el metabolismo celular. Como ya vimos, la respuesta de las células hepáticas a la señalización por parte de la hormona epinefrina ayuda a regular el metabolismo de energía celular. El paso final en la vía de señalización activa la enzima que cataliza la degradación del glucógeno. La figura 11-13 muestra la vía completa que conduce a la liberación de glucosa 1-fosfato a partir del glucógeno. Nótese que, en cada paso, la respuesta se amplifica, como veremos más tarde.

Muchas otras vías de señalización no regulan la actividad de enzimas sino la síntesis de enzimas u otras proteínas, por lo general, activando o desactivando genes específicos en el núcleo. Al igual que un receptor esteroide activado (fig. 11-6), la molécula activada en último lugar en una vía de señalización puede funcionar como un factor de transcripción. La figura 11-14 muestra un ejemplo en el cual una vía de señalización activa, un factor de transcripción que activa un gen. La respuesta a la señal del factor de crecimiento es la síntesis de mRNA, que se

Recepción Unión de la epinefrina al receptor asociado a proteína G (1 molécula) Transducción Proteina G inactiva Proteína G activa (10² moléculas) Adenilato ciclasa inactiva Adenilato ciclasa activa (102) AMP cíclico (104) Proteincinasa A inactiva Proteincinasa A activa (104) Fosforilasa cinasa inactiva Fosforilasa cinasa activa (105) Glucógeno fosforilasa inactiva Glucógeno fosforilasa activa (106) Respuesta Glucógeno Glucosa-1-fosfato (108 moléculas)

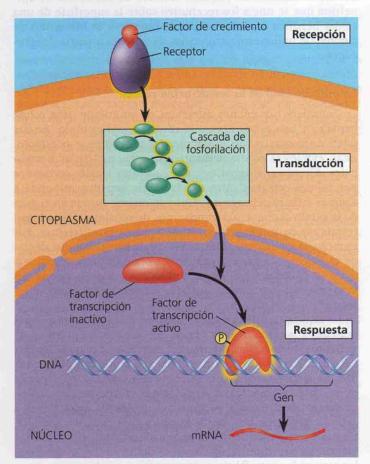
▲ Fig. 11-13. Respuesta citoplasmática a una señal: estimulación de la degradación del glucógeno por la epinefrina. En este sistema de señalización, la hormona epinefrina actúa a través de un receptor asociado a una proteína G para activar una sucesión de moléculas transmisoras, entre ellas cAMP y dos proteincinasas (véase también fig. 11-10). La proteína final a ser activada es la enzima glucógeno fosforilasa, que libera unidades de glucosa-1-fosfato del glucógeno. Esta vía amplifica la señal hormonal debido a que una proteína receptora puede activar alrededor de 100 moléculas de proteína G y cada enzima de la vía puede actuar sobre muchas moléculas de su sustrato, la siguiente molécula en la cascada. El número de moléculas activadas que se da para cada paso es aproximado.

traducirá en el citoplasma en una proteína específica. En otros casos, el factor de transcripción puede regular el gen apagándolo. Con frecuencia, un factor de transcripción regula varios genes diferentes.

Todos los tipos diferentes de receptores de señales y moléculas transmisoras presentados en este capítulo participan en diversas vías reguladoras de genes, al igual que en vías que conducen a otros tipos de respuestas. Los mensajeros moleculares que producen respuestas de regulación de genes incluyen factores de crecimiento y ciertas hormonas vegetales y animales. El mal funcionamiento de las vías de los factores de crecimiento, como en la figura 11-14, puede contribuir al desarrollo de cáncer, como veremos en el capítulo 19.

Sintonización fina de la respuesta

¿Por qué con frecuencia hay tantos pasos entre un suceso de señalización en la superficie celular y la respuesta celular? Como



▲ Fig. 11-14. Respuestas nucleares a una señal: activación de un gen específico por un factor de crecimiento. Este diagrama es una representación simplificada de una vía de señalización típica que conduce a la regulación de la actividad de los genes en el núcleo celular. La molécula señal inicial, un regulador local denominado factor de crecimiento, desencadena la cascada de fosforilación (las moléculas de ATP que sirven como fuentes de fosfato no se muestran). Una vez fosforiladas, la última cinasa en la secuencia entra en el núcleo y allí activa a una proteína reguladora de genes, un factor de transcripción. Esta proteína estimula un gen específico de forma que se sintetiza un mRNA, que luego dirige la síntesis de una proteína particular en el citoplasma.

se mencionó con anterioridad, las vías de señalización con una multiplicidad de pasos tienen dos beneficios importantes: amplifican la señal (y, por tanto, la respuesta) y contribuyen a la especificidad de respuesta.

Amplificación de la señal

Las cascadas de enzimas elaboradas amplifican la respuesta de la célula a una señal. En cada paso catalítico de la cascada, el número de productos activados es mucho mayor que en el paso precedente. Por ejemplo, en la vía desencadenada por epinefrina en la figura 11-13, cada molécula de adenilato ciclasa cataliza la formación de muchas moléculas de cAMP, cada molécula de proteincinasa A cataliza la formación de muchas moléculas de cAMP, cada molécula de proteincinasa A fosforila muchas moléculas de la siguiente cinasa y así sucesivamente. El efecto de amplificación proviene del hecho de que estas proteínas persisten de forma activa lo suficiente para procesar numerosas moléculas de sustrato antes de que se vuelvan inactivas nuevamente. Como resultado de la amplificación de señales, un pequeño número de moléculas de epinefrina que se une a los receptores sobre la superficie de una célula hepática o muscular puede inducir a la liberación de cientos de millones de moléculas de glucosa a partir del glu-

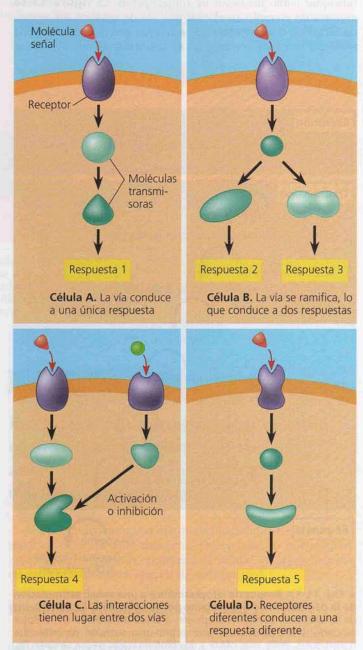
La especificidad de la señalización celular

Considere dos células diferentes en su cuerpo: una célula hepática y una célula muscular cardíaca, por ejemplo. Ambas están en contacto con la circulación sanguínea y, por tanto, están expuestas constantemente a muchas moléculas hormonales diferentes, al igual que a reguladores locales secretados por células cercanas. Aun así, la célula hepática responde a algunas señales pero ignora otras y lo mismo sucede en el caso de la célula cardíaca. Y algunos tipos de señales desencadenan respuestas en ambas células, si bien respuestas diferentes. Por ejemplo, la epinefrina estimula a la célula hepática a que degrade el glucógeno, pero la principal respuesta de la célula cardíaca a la epinefrina es la contracción, que ocasiona un aumento de la frecuencia cardíaca. ¿Cómo se explica esta diferencia?

La explicación de la especificidad exhibida en las respuestas celulares a las señales es la misma que la explicación básica de virtualmente todas las diferencias entre las células. Diferentes tipos de células tienen diferentes conjuntos de proteínas (fig. 11-15). La respuesta de una célula concreta a una señal depende de su conjunto particular de proteínas receptoras de señales, proteínas transmisoras y proteínas necesarias para llevar a cabo la respuesta. Una célula hepática, por ejemplo, está dispuesta a responder de forma apropiada a la epinefrina al contar con las proteínas recogidas en la figura 11-13, al igual que las requeridas para fabricar glucógeno.

De esta forma, dos células que responden de modo diferente a la misma señal difieren en una o más de las proteínas que manejan y responden a la señal. Nótese en la figura 11-15 que diferentes vías pueden tener algunas moléculas en común. Por ejemplo, las células A, B y C utilizan la misma proteína receptora para la molécula señal naranja; las diferencias en otras proteínas explican sus diferentes respuestas. En la célula D, una proteína receptora diferente se utiliza para la misma molécula señal y conduce a otra respuesta más. En la célula B, una vía desencadenada por un único tipo de señal diverge para

producir dos respuestas; con frecuencia, estas vías ramificadas involucran receptores tirosincinasa (los cuales pueden activar a varias proteínas transmisoras) o segundos mensajeros (que pueden regular numerosas proteínas). En las células C, dos vías desencadenadas por señales separadas convergen para modular una respuesta única. La ramificación de vías y la "conversación cruzada" (interacción) entre vías son importantes para regular y coordinar una respuesta celular a la información proveniente de diferentes fuentes en el cuerpo. Además, la utilización de algunas de las mismas proteínas en más de una vía



▲ Fig. 11-15. Especificidad de la señalización celular. Las proteínas particulares que posee una célula determinan a qué moléculas señal responden y la naturaleza de la respuesta. Las cuatro células en estos diagramas responden a la misma molécula señal (naranja) de formas diferentes debido a que cada una tiene un conjunto de proteínas diferente (forma violeta y verde brillante). Sin embargo, observe que los mismos tipos de moléculas pueden participar en más de una vía.

permite a la célula reducir el número de proteínas diferentes que debe elaborar.

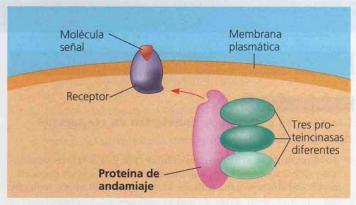
Eficiencia de la señalización: proteínas de andamiaje y complejos señal

La vía de señalización de la figura 11-15 (al igual que algunas de las otras vías representadas en este capítulo) está enormemente simplificada. Los diagramas muestran solo unas pocas moléculas de transmisión y para aumentar la claridad despliegan esas moléculas separadas en el citosol. Si esto fuera así en la célula, las vías de señalización funcionarían de forma muy ineficiente, debido a que la mayoría de las moléculas transmisoras son proteínas y las proteínas son demasiado grandes para difundirse con suficiente velocidad a través del viscoso citosol. ¿Cómo una determinada proteincinasa encuentra su sustrato?

Estudios recientes sugieren que la eficiencia de la transducción de señales puede en muchos casos incrementarse por la presencia de **proteínas de andamiaje**, grandes proteínas transmisoras a las cuales se unen de manera simultánea muchas otras proteínas transmisoras. Por ejemplo, una proteína de andamiaje aislada del cerebro de ratón contiene tres proteincinasas y transporta estas cinasas consigo cuando se une a un receptor de membrana activado; de este modo, facilita una cascada de fosforilación específica (**fig. 11-16**). De hecho, los investigadores están encontrando proteínas de andamiaje en las células cerebrales que mantienen unidas redes de proteínas de vías de señalización en las sinapsis. Este denso cableado aumenta la velocidad y la precisión de la transferencia de señales entre células.

Cuando las vías de señalización fueron descubiertas por primera vez se pensó que eran vías lineales e independientes. Nuestra comprensión de los procesos de la comunicación celular ha mejorado al saberse que las cosas no son tan simples. De hecho, como se ve en la figura 11-15, algunas proteínas pueden participar en más de una vía sea en diferentes tipos celulares o en la misma célula en momentos diferentes o en condiciones diferentes. Esta visión subestima la importancia de los complejos proteicos permanentes o transitorios en el funcionamiento de una célula.

La importancia de las proteínas transmisoras que sirven como puntos de ramificación o intersección en las vías de señalización se pone de relieve por los problemas que surgen cuando estas proteínas son defectuosas o están ausentes. Por ejemplo, en un trastorno hereditario llamado síndrome de Wiskott-Aldrich (WAS, sigla en inglés), la ausencia de una sola proteína transmisora conduce a efectos tan diversos como sangrado anormal, eccema y predisposición a las infecciones y a la leucemia. Se piensa que estos síntomas surgen principalmente de la ausencia de la proteína en células del sistema inmunitario. Al estudiar las células normales, los científicos encontraron que la proteína WAS se localiza justo debajo de la superficie celular. La proteína interactúa tanto con microfilamentos del citoesqueleto como con muchos componentes diferentes de las vías de señalización que transmiten información de la superficie celular, incluidas las vías que regulan la proliferación de las células inmunitarias. Esta proteína transmisora multifuncional es, por tanto, un punto de ramificación así como un punto de intersección importante en una red de señales de transducción compleja que controla el comportamiento de las células inmunitarias. Cuando la proteína WAS está ausente, el citoesqueleto no está organizado apropiadamente y las vías de señalización se deterioran, lo que conduce a los síntomas de WAS.



▲ Fig. 11-16. Una proteína de andamiaje. La proteína de andamiaje que se muestra aquí (rosa) se une simultáneamente a un receptor de membrana activado de forma específica y tres proteincinasas diferentes. Esta configuración física facilita la transducción de señales por estas moléculas.

Terminación de la señal

Para mantener la claridad de la figura 11-15 no indicamos los mecanismos de *inactivación*, que son un aspecto esencial de la señalización celular. Para que una célula de un organismo multicelular permanezca alerta y sea capaz de responder a las señales entrantes, cada cambio molecular en sus vías de señalización debe durar muy poco tiempo. Como vimos en el ejemplo del cólera, si el componente de una vía de señalización queda bloqueado en un estado, sea activo o inactivo, puede tener consecuencias nefastas para el organismo.

Por tanto, una clave de la continua receptividad a la regulación de una célula es la reversibilidad de los cambios que producen las señales. La unión de las moléculas señal a los receptores es reversible, con el resultado de que mientras más baja sea la concentración de las moléculas señal, habrá menos unidas en un momento concreto. Cuando las moléculas dejan el receptor, éste se convierte en la forma inactiva. Luego, a través de diversos medios, las moléculas transmisoras regresan a sus formas inactivas: la actividad GTPasa intrínseca de una proteína G hidroliza su GTP unido; la enzima fosfodiesterasa convierte el cAMP en AMP; las proteínfosfatasas inactivan las cinasas fosforiladas y otras proteínas; y así sucesivamente. Como resultado, la célula está rápidamente preparada para responder a una nueva señal.

Este capítulo ha presentado muchos de los mecanismos generales de la comunicación celular, como la unión del ligando, los cambios de estructura, las cascadas de interacciones y la fosforilación proteica. A medida que usted continúe leyendo el texto, encontrará numerosos ejemplos de señalización celular.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Cómo puede amplificarse más de un millón de veces la respuesta de una célula diana a una hormona?
- 2. Explique cómo podrían comportarse de manera diferente dos células con diferentes proteínas de andamiaje en respuesta a la misma molécula señal.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

w.w

Revisión del capítulo

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 11-1

Las señales externas se convierten en respuestas dentro de la célula

- Evolución de la señalización celular (pp. 201-202). La señalización en microorganismos tiene mucho en común con los procesos en los organismos multicelulares, lo que sugiere un origen temprano.
- Señalización local y de larga distancia (pp. 202-203). En la señalización local, las células animales pueden comunicarse por contacto directo o por la segregación de reguladores locales, como los factores de crecimiento o los neurotransmisores. Para la señalización a distancias largas, tanto los animales como las plantas utilizan hormonas; los animales también envían señales a través de las células nerviosas.
- Las tres etapas de la señalización celular: presentación preliminar (pp. 203-204). Earl Sutherland descubrió el modo en que la hormona epinefrina actúa sobre las células. La molécula señal epinefrina se une a los receptores sobre la superficie de una célula (recepción), produciendo una serie de cambios en el receptor y en otras moléculas dentro de la célula (transducción) y, por último, activando de una enzima que descompone el glucógeno (respuesta).



Recepción: una molécula señal se une a una proteína receptora y la induce a cambiar de forma

- La unión entre la molécula señal (ligando) y el receptor es altamente específica. Con frecuencia, un cambio conformacional en un receptor es la transducción inicial de la señal (pp. 204-205).
- ▶ Receptores intracelulares (p. 205). Los receptores intracelulares son proteínas citoplasmáticas o nucleares. Las moléculas señal que son pequeñas o hidrófobas y que pueden atravesar rápidamente la membrana plasmática utilizan estos receptores.

Receptores en la membrana plasmática (pp. 205-208). Un

receptor asociado a proteína G es un receptor de membrana que funciona con la ayuda de una proteína G citoplasmática. La unión del ligando activa el receptor, que luego activa una proteína G específica, la cual activa otra proteína más y propaga así la señal a lo largo de una vía de transducción de señales.

Los receptores tirosincinasa reaccionan a la unión de moléculas señal mediante la formación de dímeros y luego agregando grupos fosfato a las tirosinas sobre el lado citoplasmático de la otra subunidad del receptor. Luego, las proteínas transmisoras en la célula pueden activarse al unirse a diferentes tirosinas fosforiladas, lo que permite que este receptor desencadene muchas vías simultaneamente. Las moléculas señal específicas provocan que los canales iónicos regulados por ligando en una membrana se abran o se cierren, y regulen el flujo de iones específicos.

Concepto 11-3

Transducción: las cascadas de interacciones moleculares transmiten señales desde los receptores hacia las moléculas diana en el interior de la célula

Vías de transducción de señales (p. 208). En cada paso de una vía, la señal es transducida a una forma diferente, por lo general un cambio estructural en una proteína.

- ▶ Fosforilación y desfosforilación proteica (pp. 209-210). Muchas vías de transducción de señales incluyen cascadas de fosforilación, en las cuales en una serie de proteincinasas cada una agrega un grupo fosfato a la siguiente en la línea, y la activa. Las enzimas fosfatasa pronto eliminan los fosfatos.
- ▶ Moléculas pequeñas e iones como segundos mensajeros (pp. 210-212). Los segundos mensajeros, como el AMP cíclico (cAMP) y el Ca²+, se difunden rápidamente a través del citosol y así ayudan a transmitir señales con rapidez. Muchas proteínas G activan la adenilato ciclasa, que elabora cAMP a partir de ATP. Las células utilizan Ca²+ como segundo mensajero tanto en las vías de la proteína G como en las de la tirosincinasa. Las vías de tirosincinasa también pueden involucrar otros dos segundos mensajeros, el DAG y el IP₃. El IP₃ puede desencadenar un incremento consiguiente de los niveles de Ca²+.

Concepto 11-4

Respuesta: la señalización celular conduce a la regulación de las actividades citoplasmáticas o a la transcripción

- Respuestas citoplasmática y nuclear (pp. 212-213). En el citoplasma, las vías de señalización regulan, por ejemplo, la actividad enzimática y el reordenamiento del citoesqueleto. Otras vías regulan los genes activando factores de transcripción, proteínas que encienden o apagan genes específicos.
- Sintonización fina de la respuesta (pp. 213-215). Cada proteína catalítica de una vía de señalización amplifica la señal al activar múltiples copias del siguiente componente de la vía; para vías largas, la amplificación total puede ser un millón de veces superior o mayor. La combinación particular de proteínas en una célula le confiere una gran especificidad tanto en las señales que detecta como en las respuestas que lleva a cabo. Las proteínas de andamiaje pueden incrementar la eficiencia de la transducción de señales. La vía de ramificación y la conversación cruzada ayudan aun más a la célula a coordinar las señales entrantes. La respuesta a la señal termina rápidamente la reversión de la unión del ligando.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- Las cascadas de fosforilación que afectan una serie de proteincinasas son útiles para la transducción de señales celulares debido a que:
 - a. Son específicas de cada especie.
 - b. Siempre conducen a la misma respuesta celular.
 - c. Amplifican muchas veces la señal original.
 - d. Contrarrestan los efectos dañinos de las fosfatasas.
 - e. El número de moléculas utilizadas es pequeño y fijo.
- 2. La unión de una molécula señal, ¿a qué tipo de receptor conduce directamente a un cambio en la distribución de aniones y/o cationes sobre lados opuestos de la membrana?
 - a. Receptor tirosincinasa
 - b. Receptor asociado a proteína G
 - c. Dímero del receptor tirosincinasa fosforilado
 - d. Canal iónico regulado por ligando
 - e. Receptor intracelular

- La activación del receptor tirosincinasa está siempre caracterizada por:
 - a. Dimerización y fosforilación.
 - b. Unión de IP3.
 - c. Una cascada de fosforilación.
 - d. Hidrólisis de GTP.
 - e. Cambio estructural de proteína canal.
- 4. De lo siguiente, ¿qué proporciona la mejor evidencia de que las vías de señalización celular evolucionaron temprano en la historia de la vida?
 - a. Se ven en células "primitivas" como la levadura.
 - b. Las células de levadura se envían señales unas a otras para el apareamiento.
 - c. Las moléculas de transducción de señal encontradas en organismos relacionados distantemente son similares.
 - d. Las células pueden enviar señales a largas distancias.
 - e. La mayoría de las señales son recibidas por receptores de superficie.
- 5. ¿Qué observación le sugirió a Sutherland que había un segundo mensajero que participaba en el efecto de la epinefrina sobre las células vivas?
 - a. La actividad enzimática fue proporcional a la cantidad de calcio adicionado a un extracto libre de célula.
 - b. Estudios del receptor indicaron que la epinefrina era un ligando.
 - c. La degradación del glucógeno se observó solo cuando la epinefrina fue administrada a células intactas.
 - d. La degradación del glucógeno fue observada solo cuando se combinaron la epinefrina y la glucógeno fosforilasa.
 - e. Se sabía que la epinefrina tenía diferentes efectos sobre diferentes tipos de células.
- 6. La fosforilación proteica suele participar en todo lo siguiente excepto en la:
 - a. Regulación de la transcripción por moléculas señal extracelulares.
 - b. Activación enzimática.
 - c. Activación de receptores asociados a proteína G.
 - d. Activación de receptor tirosincinasa.
 - e. Activación de moléculas proteincinasa.
- 7. La amplificación de una señal química ocurre cuando:
 - a. Un receptor de la membrana plasmática activa varias moléculas de una proteína G mientras una molécula señal esté unida a él.
 - b. Una molécula de cAMP activa a una molécula proteincinasa antes de convertirse en AMP.
 - c. Las actividades fosforilasa y fosfatasa están equilibradas.
 - d. El receptor tirosincinasa dimeriza al unirse el ligando.
 - e. Ocurra tanto a como d.
- 8. Las moléculas señal solubles en lípidos, como la testosterona, atraviesan las membranas de todas las células pero afectan solo a las células diana porque:
 - a. Solo las células diana retienen los segmentos de DNA apropiados.
 - b. Los receptores intracelulares están presentes solo en las células diana.
 - c. La mayoría de las células carecen del cromosoma Y necesario.
 - d. Solo las células diana poseen enzimas citosólicas que transducen la testosterona.
 - e. Solo en las células diana, la testosterona es capaz de iniciar la cascada de fosforilación que conduce hasta el factor de transcripción activado.

- Las vías de transducción de señales benefician a las células por todas las siguientes razones excepto:
 - a. Ayudan a las células a responder a moléculas señal que son demasiado grandes o demasiado polares para atravesar la membrana plasmática.
 - b. Capacitan a las células diferentes a responder en forma apropiada a la misma señal.
 - c. Ayudan a las células a consumir el fosfato generado mediante la ruptura del ATP.
 - d. Variaciones en las vías de transducción de señal pueden amplificar la especificidad de respuesta.
- Considere esta vía: epinefrina → receptor asociado a proteína G
 → proteína G → adenilato ciclasa → cAMP. Identifique el segundo mensajero:
 - a. cAMP
 - b. Proteína G
 - c. GTP
 - d. Adenilato ciclasa
 - e. Receptor acoplado a proteína G

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Usted ha aprendido en este capítulo que se piensa que la señalización intercelular ha surgido temprano en la historia de la vida debido a que los mismos mecanismos de señalización se encuentran en organismos relacionados de forma remota. Pero, ¿por qué no surgen "mejores" mecanismos? ¿Es demasiado difícil que evolucionen mecanismos de señalización completamente nuevos, o los mecanismos existentes son simplemente adecuados y por tanto mantenidos? Expresado de otra manera, ¿se requiere que evolucionen mecanismos de señalización superiores si los mecanismos existentes son adecuados y eficientes? ¿Por qué sí o por qué no?

Problemas científicos

La epinefrina inicia una vía de transducción de señal que implica la producción de AMP cíclico (cAMP) y produce la degradación de glucógeno a glucosa, una fuente de energía primordial para las células. Pero la degradación del glucógeno es de hecho solo una parte de una "respuesta de lucha o huida" que la epinefrina ocasiona; el efecto global sobre el cuerpo incluye aceleración cardíaca y estado de alerta, así como un estallido de energía.

Teniendo en cuenta que la cafeína bloquea la actividad de la cAMP fosfodiesterasa, proponga un mecanismo por el cual la ingestión de cafeína conduce a intensificar el estado de alerta y la falta de sueño.

Ciencia, tecnología y sociedad

Se piensa que el proceso de envejecimiento se inicia a nivel celular. Los cambios que pueden ocurrir después de un cierto número de divisiones celulares incluyen la pérdida de la capacidad de la célula para responder a factores de crecimiento y a otras señales químicas. Muchas investigaciones sobre el envejecimiento están dirigidas a entender estas pérdidas, con el objetivo final de aumentar de manera significativa la vida humana. No todos los autores, sin embargo, están de acuerdo con que esto sea un logro deseable. Si la expectativa de vida se incrementa-se en gran medida, ¿cuáles podrían ser las consecuencias ecológicas y sociales? ¿Cómo podríamos enfrentarnos a esto?

12

El ciclo celular



▲ Fig. 12-1. Cromosomas en una célula en proceso de división.

Conceptos clave

- **12-1** La división celular produce células hijas genéticamente idénticas
- **12-2** En el ciclo celular, la fase mitótica se alterna con la interfase
- **12-3** El ciclo celular se regula por un sistema de control molecular

Panorama general

Las funciones clave de la división celular

a capacidad de los organismos para perpetuar su propia especie es la característica que mejor distingue a los seres vivos de la materia no viva. Esta capacidad única de procrear, como todas las demás funciones biológicas, tiene una base celular. Rudolf Virchow, un físico alemán, lo expresó de la siguiente forma en 1855: "Donde existe una célula, debe haber existido

una célula preexistente, de la misma forma que un animal surge a partir de otro animal y una planta solo a partir de otra planta" y resumió este concepto con el axioma en latín "omnis cellula e cellula", que significa "toda célula se produce a partir de una célula". La continuidad de la vida se basa en la reproducción de las células, o división celular. Las microfotografías de fluorescencia en la figura 12-1 siguen a los cromosomas de una célula animal, desde la parte inferior izquierda hasta la parte inferior derecha, a medida que una célula se divide.

La división celular desempeña varios papeles importantes en la vida de un organismo. Cuando un organismo unicelular, como una ameba, se divide y forma su descendencia por duplicado, la división de una célula reproduce el organismo completo (fig. 12-2a). Las divisiones celulares a gran escala pueden producir la progenie a partir de algunos organismos multicelulares (como las plantas que crecen a partir de cortezas). La división celular también permite a los organismos que se reproducen de forma sexual desarrollarse a partir de una sola célula, el óvulo fertilizado o cigoto (fig. 12-2b). Y después de que un organismo crece completamente, la división celular continúa funcionando en procesos de renovación y reparación, sustituyendo las células que mueren por uso y desgaste o por accidentes. Por ejemplo, las células en división de la médula ósea elaboran continuamente nuevos glóbulos rojos (fig. 12-2c).

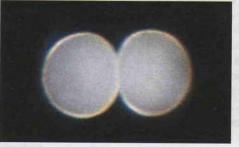
100 µm



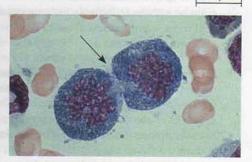
(a) Reproducción. Una ameba, un eucarionte unicelular, se divide en dos células. Cada célula nueva será un organismo individual (MO).

▲ Fig. 12-2. Funciones de la división celular.

200 µm



(b) Crecimiento y desarrollo. Esta microfotografía muestra un embrión de dólar de arena (o galleta de mar) poco después que el huevo fertilizado se dividió, para formar dos células



(c) Renovación tisular. Estas células de la médula ósea en división (flecha) darán origen a células sanguíneas nuevas (MO). El proceso de división celular es una parte integral del ciclo celular, que es la vida de una célula desde el momento en que se forma por primera vez a partir de una célula progenitora hasta su propia división en dos células. Transmitir un material genético idéntico a las células hijas es una función crucial de la división celular. En este capítulo aprenderá la manera en que la división celular distribuye el material genético a las células hijas*. Después de estudiar la mecánica celular de la división celular aprenderá acerca del sistema de control molecular que regula el progreso a través del ciclo celular y lo que ocurre cuando el sistema de control funciona mal. Debido a que la regulación del ciclo celular, o su ausencia, desempeña un papel importante en el desarrollo del cáncer, este aspecto de la biología celular es un área de investigación activa.

Concepto 12-1

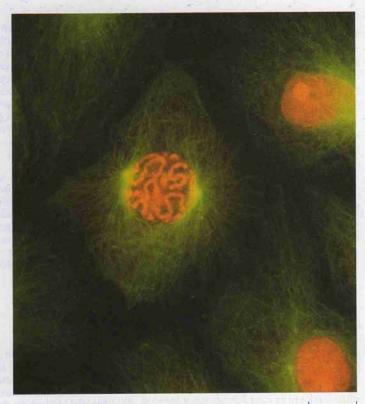
La división celular produce células hijas genéticamente idénticas

La reproducción de una estructura tan compleja como una célula no puede tener lugar por una mera partición por la mitad; una célula no es como una burbuja de jabón que simplemente se agranda y se divide en dos. Las divisiones conllevan la distribución de material genético idéntico –DNA– en dos células hijas. Lo que es más notable acerca de la división celular es la fidelidad con la que el DNA pasa de una generación de células a la siguiente. Una célula en división duplica su DNA, las dos copias se trasladan a los extremos opuestos de la célula y solo entonces se divide en células hijas.

Organización celular del material genético

La dotación de DNA de una célula, su información genética, se denomina genoma. Aunque con frecuencia un genoma procarionte es una larga molécula de DNA, los genomas eucariontes generalmente se componen de numerosas moléculas de DNA. La longitud general del DNA en una célula eucarionte es enorme. Una célula humana típica, por ejemplo, tiene alrededor de 2 m de DNA, una longitud alrededor de 250 000 veces mayor que el diámetro de una célula. Pese a ello, antes de que la célula pueda dividirse, todo este DNA debe ser copiado y luego las dos copias deben separarse de forma que cada célula hija tenga un genoma completo.

La replicación y la distribución de tanto DNA es manejable debido a que las moléculas de DNA están empaquetadas en cromosomas, llamados así debido a que captan ciertos colorantes utilizados en microscopia (del griego *khróoma*, color, y sóoma, cuerpo) (fig. 12-3). Cada especie eucarionte tiene un número característico de cromosomas en cada núcleo celular. Por ejemplo, el núcleo de las células somáticas humanas (todas las células del cuerpo con excepción de las células reproductoras) contiene 46 cromosomas que constituyen dos juegos de 23, un juego heredado de cada proge-



50 µm

▲ Fig. 12-3. Cromosomas eucariontes. Los cromosomas (teñidos de naranja) son visibles dentro del núcleo de la célula epitelial de la rata canguro en el centro de esta microfotografía. La célula se está preparando para dividirse (MO).

nitor. En los seres humanos, las células reproductoras o gametos –espermatozoides y óvulos– tienen la mitad de los cromosomas que las células somáticas, es decir, un juego de 23 cromosomas.

Los cromosomas eucariontes están constituidos por cromatina, un complejo de DNA y moléculas de proteína asociadas. Cada cromosoma contiene una molécula de DNA lineal muy larga, que transporta entre varios cientos y miles de genes, que son las unidades que especifican los rasgos hereditarios de un organismo. Las proteínas asociadas mantienen la estructura del cromosoma y ayudan a controlar la actividad de los genes.

Distribución de los cromosomas durante la división celular

Cuando una célula no está en proceso de división, e incluso cuando duplica su DNA al prepararse para la división celular, cada cromosoma se encuentra en forma de una fibra de cromatina larga y delgada. Sin embargo, después de la duplicación del DNA los cromosomas se condensan: cada fibra de cromatina se enrolla y se pliega densamente, lo que hace que los cromosomas sean mucho más cortos y tan gruesos que pueden verse con un microscopio óptico.

Cada cromosoma duplicado tiene dos cromátides hermanas. Las dos cromátides, cada una con una molécula de DNA idéntica, están inicialmente unidas por proteínas adhesivas a

Aunque los términos células hijas y cromátides hermanas (un término que encontrará más adelante en el capítulo) son tradicionales y se utilizarán a lo largo de todo este libro, las estructuras a las que se refieren no tienen género.

▶ Fig. 12-4. Duplicación cromosómica y distribución durante la división celular. Una célula eucarionte se prepara para dividirse duplicando cada uno de sus cromosomas. La microfotografía muestra un cromosoma humano duplicado (MEB). Luego, las copias de cada cromosoma se distribuyen entre las dos células hijas durante la división celular (normalmente, los cromosomas solo existen en el estado muy condensado que se muestra aquí durante el proceso de la división celular; los cromosomas en las células de arriba y de abajo se muestran en forma condensada solo con fines ilustrativos).

Una célula eucarionte tiene múltiples cromosomas, uno de los cuales está representado aquí. Antes de la duplicación, cada cromosoma tiene una única molécula de DNA.

Una vez duplicado, un cromosoma se compone de dos cromátides hermanas conectadas en el centrómero. Cada cromátide contiene una copia de la molécula de DNA.

Procesos mecánicos separan las cromátides hermanas en dos cromosomas y los distribuyen en dos células hijas.

Duplicación cromosómica (incluye sintesis de DNA)

Centrómero

Centrómero

Centrómeros

Centrómeros

Cromátides hermanass

Centrómeros

Cromátides hermanas

lo largo de toda su longitud. En su forma condensada, el cromosoma duplicado tiene una "cintura" angosta en una región especializada llamada centrómero, donde las dos cromátides están unidas más cercanamente (fig. 12-4). Más adelante en el proceso de división celular, las dos cromátides hermanas de cada cromosoma duplicado se separan y se mueven hacia los dos núcleos nuevos, uno en cada extremo de la célula. Una vez que las cromátides hermanas se separan, se consideran cromosomas individuales. Por lo tanto, cada núcleo nuevo recibe un grupo de cromosomas idéntico al grupo original en la célula progenitora. La mitosis, o división del núcleo, por lo general, va seguida de inmediato de la citocinesis, la división del citoplasma. Donde una vez había una célula, ahora hay dos, siendo cada una el equivalente genético de la célula progenitora.

¿Qué sucede con el número de cromosomas a medida que seguimos el ciclo de vida humano a través de las generaciones? Usted hereda 46 cromosomas, 23 de cada progenitor. Éstos se combinaron en el núcleo de una célula cuando un espermatozoide de su padre se unió con un óvulo de su madre y formó un óvulo fertilizado o cigoto. La mitosis y la citocinesis produjeron los 200 billones de células somáticas que ahora constituyen su cuerpo, y el mismo proceso continúa para generar células nuevas para reemplazar las muertas y las dañadas. Por otra parte, usted produce gametos —óvulos o espermatozoides—mediante una variación de la división celular denominada meiosis, que produce células hijas no idénticas que tienen solo un juego de cromosomas, por tanto, la mitad de los cromosomas que la célula progenitora. La meiosis tiene lugar en las góna-

das (ovarios o testículos). En cada generación de seres humanos, la meiosis reduce el número de cromosomas de 46 (dos juegos de cromosomas) a 23 (un juego). En la fecundación se fusionan dos gametos entre sí y se restablece el número de cromosomas en 46, y la mitosis conserva ese número en cada núcleo de célula somática del nuevo individuo. En el capítulo 13 analizaremos con mayor detalle el papel de la meiosis en la reproducción y la herencia. En el resto de este capítulo nos centraremos en la mitosis y en el resto del ciclo celular.

Evaluación de conceptos

- A partir de un óvulo fertilizado (cigoto), ¿cuántas células tendría un embrión tras una serie de cinco divisiones celulares?
- 2. ¿Cuántas cromátides hay en un cromosoma duplicado?
- 3. Una gallina tiene 78 cromosomas en sus células somáticas; ¿cuántos cromosomas heredó la gallina de cada progenitor? ¿Cuántos cromosomas habrá en cada uno de los gametos de la gallina? ¿Cuántos cromosomas habrá en cada célula somática de la descendencia de la gallina? ¿Cuántos cromosomas hay en un "juego"?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

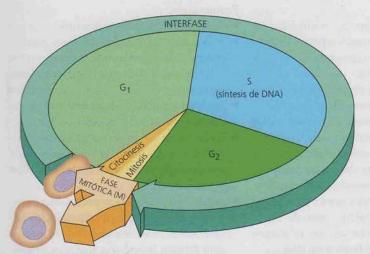
Concepto 12-2

En el ciclo celular, la fase mitótica se alterna con la interfase

En 1882, un anatomista alemán llamado Walther Flemming desarrolló tinciones que le permitieron observar, por primera vez, el comportamiento de los cromosomas durante la mitosis y la citocinesis (de hecho, Flemming acuñó los términos mitosis y cromatina). Durante el período entre una división celular y la siguiente a Flemming le pareció que la célula simplemente estaba creciendo de tamaño. Pero ahora sabemos que muchos sucesos críticos tienen lugar durante esta etapa de la vida de una célula.

Fases del ciclo celular

La mitosis es solo una parte del ciclo celular (fig. 12-5). De hecho, la fase mitótica (M), que incluye tanto la mitosis como la citocinesis es, por lo general, la parte más corta del ciclo celular. La división celular mitótica se alterna con una etapa mucho más larga llamada interfase, que con frecuencia abarca cerca del 90% del ciclo celular. Durante la interfase la célula crece y copia sus cromosomas en preparación para la división celular. La interfase puede dividirse en subfases: la fase G₁ ("primer intervalo"), la fase S ("síntesis") y la fase G, ("segundo intervalo"). Durante las tres subfases, la célula crece y produce proteínas y orgánulos citoplasmáticos como la mitocondria y el retículo endoplasmático. Sin embargo, los cromosomas se duplican solo durante la fase S (en el capítulo 16 se trata la síntesis del DNA). Por tanto, una célula crece (G1), continúa creciendo a medida que copia sus cromosomas (S), crece más a medida que completa la preparación para la división celular (G2) y se divide (M). Las células hijas luego pueden repetir el ciclo.



 \blacktriangle Fig. 12-5. El ciclo celular. En una célula en proceso de división, la fase mitótica (M) se alterna con la interfase o período de crecimiento. La primera parte de la interfase, llamada G_1 , va seguida de la fase S, cuando los cromosomas se duplican; la última parte de la interfase se llama G_2 . En la fase M, la mitosis divide el núcleo y distribuye sus cromosomas de manera equilibrada, y la citocinesis divide el citoplasma para producir dos células hijas.

Una célula humana típica puede dividirse en 24 horas. De este tiempo, la fase M ocuparía menos de una hora, mientras que la fase S ocuparía alrededor de 10-12 horas, o aproximadamente la mitad del ciclo. El resto del tiempo se dividiría entre las fases G_1 y G_2 . La fase G_2 , generalmente dura entre cuatro y seis horas; en nuestro ejemplo, G_1 duraría cerca de cinco y seis horas. La fase G_1 es la más variable en duración en diferentes tipos de células.

Las películas de células vivas en división revelan la dinámica de la mitosis como una secuencia continua de cambios. Con fines descriptivos, sin embargo, la mitosis se divide en cinco etapas: profase, prometafase, metafase, anafase y teleofase. Superponiéndose con las últimas etapas de la mitosis, la citocinesis completa la fase mitótica. La figura 12-6 describe estas etapas en una célula animal. Asegúrese de estudiar a fondo esta figura antes de avanzar a las siguientes dos secciones, en las que se analizan la mitosis y la citocinesis en mayor profundidad.

El huso mitótico en detalle

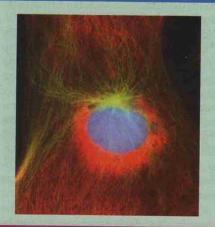
Muchos de los acontecimientos de la mitosis dependen del **huso mitótico**, que comienza a formarse en el citoplasma durante la profase. Esta estructura está constituida por fibras compuestas por microtúbulos y proteínas asociadas. Mientras se ensambla el huso mitótico, los otros microtúbulos del citoesqueleto se desensamblan parcialmente, proporcionando, tal vez, el material utilizado para formar el huso. Los microtúbulos del huso se alargan por la incorporación de más subunidades de la proteína tubulina (cuadro 6-1).

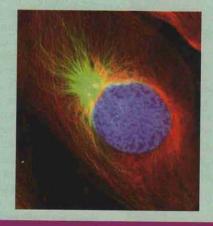
El ensamblaje de los microtúbulos del huso comienza en el centrosoma, un orgánulo sin membrana que funciona a lo largo de todo el ciclo celular para organizar los microtúbulos celulares (también se le llama centro organizador de microtúbulos). En las células animales, un par de centríolos se localiza en el centro del centrosoma, pero éstos no son esenciales para la división celular. De hecho, los centrosomas de la mayoría de las plantas carecen de centríolos, y si los centríolos de una célula animal se destruyen con un microrrayo láser, se sigue formando un huso durante la mitosis.

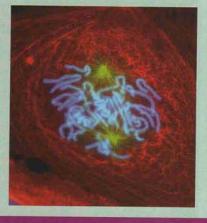
Durante la interfase, el único centrosoma se replica para formar dos centrosomas, que permanecen juntos cerca del núcleo (fig. 12-6). Los dos centrosomas se separan uno de otro durante la profase y la prometafase de la mitosis, a medida que los microtúbulos del huso crecen a partir de ellos. Al final de la prometafase, los dos centrosomas, uno en cada polo del huso, se encuentran en extremos opuestos de la célula. Desde cada centrosoma se extiende el **áster**, una estructura con distribución radial de microtúbulos cortos. El huso incluye los centrosomas, los microtúbulos del huso y los ásteres.

Cada una de las dos cromátides hermanas de un cromosoma tiene un cinetocoro, una estructura de proteínas asociada con secciones específicas del DNA cromosómico en el centrómero. Los dos cinetocoros del cromosoma se colocan en direcciones opuestas. Durante la prometafase, algunos de los microtúbulos del huso se adhieren a los cinetocoros; éstos se llaman microtúbulos del cinetocoro (el número de microtúbulos unidos a un cinetocoro varía entre las especies, habiendo desde un microtúbulo en las células de levadura hasta alrededor de 40 en algunas células de mamíferos). Cuando uno de los cinetocoros de un cromosoma es "capturado" por los microtúbulos, el cromosoma comienza a moverse hacia el polo desde el cual se extienden esos microtúbulos. Sin embargo, este movimiento se

Exploración La división mitótica de una célula animal



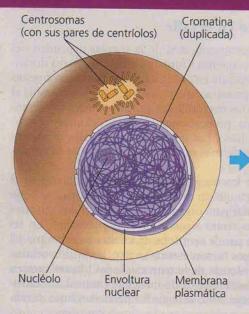


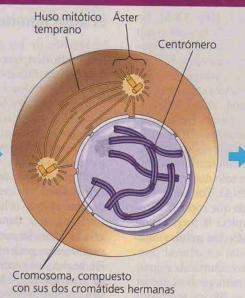


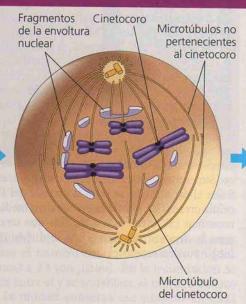
G₂ DE LA INTERFASE

PROFASE

PROMETAFASE







G, de la interfase

- ▶ Una envoltura nuclear rodea al núcleo.
- ► El núcleo contiene uno o más nucléolos
- Se forman dos centrosomas por duplicación de un solo centrosoma.
- ► En las células animales, cada centrosoma presenta dos centríolos.
- Los cromosomas, duplicados durante la fase S, no pueden verse individualmente debido a que aún no se han condensado.

Las microfotografías luminosas muestran células pulmonares de un tritón, que tiene 22 cromosomas en sus células somáticas (los cromosomas aparecen en azul, los microtúbulos en verde y los filamentos intermedios en rojo). Para simplificar, los dibujos solo muestran cuatro cromosomas.

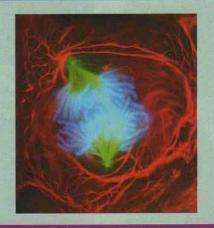
Profase

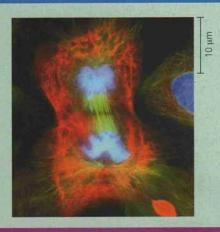
- Las fibras de cromatina se enrollan más y se condensan en cromosomas separados observables con un microscopio óptico.
- Nucléolos desaparecen.
- Cada cromosoma duplicado aparece como dos cromátides hermanas idénticas unidas.
- ► El huso mitótico comienza a formarse. Está compuesto por los centrosomas y los microtúbulos que se extienden desde ellos. Las disposiciones radiales de los microtúbulos más cortos que se extienden desde los centrosomas se denominan ásteres ("estrellas").
- ➤ Los centrosomas se alejan unos de otros, aparentemente impulsados por el alargamiento de los microtúbulos entre ellos.

Prometafase

- La envoltura nuclear se fragmenta.
- ► Ahora los microtúbulos del huso pueden invadir el área nuclear e interactuar con los cromosomas, que se han condensado aun más
- Los microtúbulos se extienden desde cada centrosoma hacia el centro de la célula.
- Cada una de las dos cromátides de un cromosoma ahora tiene un cinetocoro, una estructura proteica especializada ubicada en el centrómero.
- ➤ Algunos microtúbulos se unen a los cinetocoros y se convierten en "microtúbulos del cinetocoro". Estos microtúbulos del cinetocoro sacuden los cromosomas hacia delante y hacia atrás.
- Los microtúbulos no pertenecientes al cinetocoro interactúan con los del polo opuesto del huso.



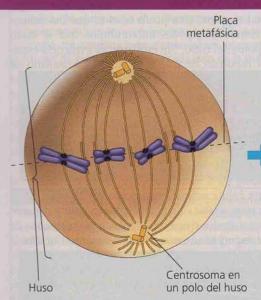


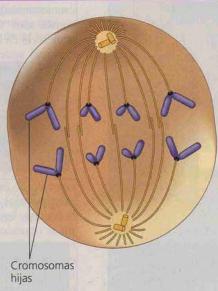


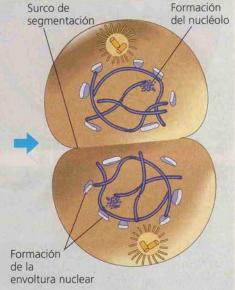
METAFASE

ANAFASE

TELOFASE Y CITOCINESIS







Metafase

- La metafase es la etapa más larga de la mitosis; dura alrededor de 20 minutos.
- Los centrosomas se encuentran ahora en extremos opuestos de la célula.
- Los cromosomas se congregan sobre la placa metafásica, un plano imaginario equidistante entre los dos polos del huso. Los centrómeros de los cromosomas se ubican sobre la placa metafásica.
- ➤ En cada cromosoma, los cinetocoros de las cromátides hermanas se unen a los microtúbulos del cinetocoro que provienen desde polos opuestos.
- ➤ Todo el aparato de microtúbulos se denomina huso debido a su forma.

Anafase

- La anafase es la etapa más corta de la mitosis, ya que dura solo unos pocos minutos.
- ► La anafase comienza cuando las dos cromâtides de cada par súbitamente se separan. De este modo, cada cromátide se convierte en un cromosoma completo.
- Los dos cromosomas liberados comienzan a moverse hacia los extremos opuestos de la célula, a medida que sus microtúbulos del cinetocoro se acortan. Debido a que estos microtúbulos se unen en la región del centrómero, los cromosomas se mueven desde el centrómero (a 1 μm/min).
- La célula se alarga a medida que los microtúbulos no pertenecientes al cinetocoro se alargan.
- ➤ Al final de la anafase, los dos extremos de la célula tienen conjuntos equivalentes —y completas— de cromosomas.

Telofase

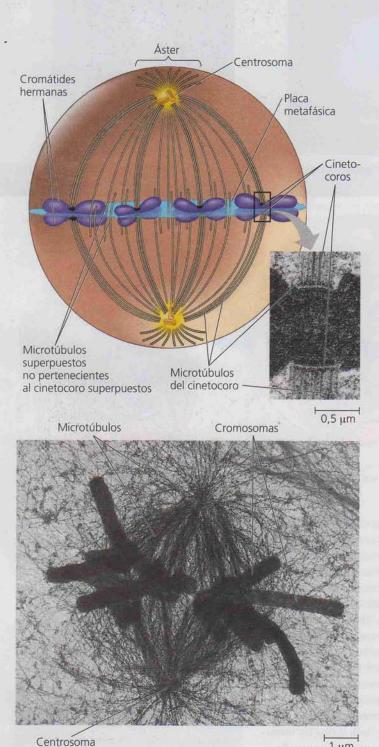
- Dos núcleos hijos comienzan a formarse en la célula
- ▶ Las envolturas nucleares surgen de los fragmentos de la envoltura nuclear de la célula progenitora y otras porciones del sistema de endomembranas.
- Los cromosomas se vuelven menos condensados.
- La mitosis, la división del núcleo en dos núcleos genéticamente idénticos, ahora está completa.

Citocinesis

- ▶ La división del citoplasma está bastante avanzada al final de la telofase, por lo que las dos células hijas aparecen poco después del final de la mitosis.
- ► En las células animales, la citocinesis implica la formación de un surco de segmentación, que por pinzamiento divide a la célula en dos.

detiene cuando los microtúbulos del polo opuesto se unen al otro cinetocoro.

Lo que sucede después es un tira y afloja que termina en empate. El cromosoma se mueve primero en una dirección, luego en la otra, hacia delante y hacia atrás, para asentarse por último



▲ Fig. 12-7. El huso mitótico en la metafase. Los cinetocoros de las dos cromátides hermanas de un cromosoma apuntan en direcciones opuestas. Aquí, cada cinetocoro en realidad está unido a un *grupo* de microtúbulos del cinetocoro que se extienden desde el centrosoma más cercano. Los microtúbulos no pertenecientes al cinetocoro se superponen en la placa metafásica (TEM).

a mitad de camino entre los dos extremos de la célula. En la metafase, los centrómeros de todos los cromosomas duplicados se encuentran en un plano a mitad de camino entre los dos polos del huso. Este plano imaginario se denomina placa metafásica de la célula (fig. 12-7). Mientras tanto, los microtúbulos que no se unen a los cinetocoros han estado creciendo y por medio de la metafase se superponen e interactúan con otros microtúbulos no pertenecientes al cinetocoro del polo opuesto del huso (éstos, a veces, se denominan microtúbulos "polares"). Mediante la metafase, los microtúbulos de los ásteres también crecieron y están en contacto con la membrana plasmática. Ahora el huso está completo.

Veamos ahora cómo se correlaciona la estructura del huso completo con su función durante la anafase. La anafase comienza abruptamente cuando se inactivan las proteínas que mantienen juntas a las cromátides hermanas de cada cromosoma. Una vez que las cromátides se separan en cromosomas completos, se mueven hacia los extremos opuestos de la célula. ¿Cómo funcionan los microtúbulos del cinetocoro en este movimiento de los cromosomas hacia los polos? Una posibilidad es que los cromosomas sean "traccionados" por los microtúbulos que se están acortando en los polos del huso. Sin embargo, la evidencia experimental apoya la hipótesis de que el principal mecanismo de movimiento involucra proteínas motoras sobre los cinetocoros que "arrastran" a un cromosoma a lo largo de los microtúbulos unidos hacia el polo más cercano. Mientras tanto, los microtúbulos se acortan por despolimerización en su extremos del cinetocoro (fig. 12-8) (para revisar el modo en que las proteínas motoras mueven un objeto a lo largo de un microtúbulo véase la figura 6-21).

¿Cuál es la función de los microtúbulos que no pertenecen al cinetocoro? En una célula animal en proceso de división, estos microtúbulos son responsables de alargar toda la célula durante la anafase. Los microtúbulos que no pertenecen al cinetocoro de polos opuestos se superponen entre sí extensamente durante la metafase (fig. 12-7). Durante la anafase, la región de superposición se reduce, a medida que las proteínas motoras adheridas a los microtúbulos caminan sobre ellos alejándolos los unos de los otros, utilizando energía del ATP. A medida que los microtúbulos se empujan alejándose mutuamente, los polos del huso se separan y alargan la célula. Al mismo tiempo, los microtúbulos se alargan un poco por el agregado de subunidades de tubulina a sus extremos superpuestos. Como resultado, los microtúbulos continúan superponiéndose.

Al final de la anafase, los grupos duplicados de cromosomas han llegado a extremos opuestos de la célula progenitora alargada. El núcleo se vuelve a formar durante la telofase. Generalmente, la citocinesis comienza durante estas últimas etapas de la mitosis y el huso termina por desensamblarse.

La citocinesis en detalle

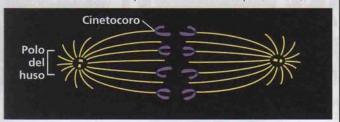
En las células animales, la citocinesis se produce mediante un proceso conocido como segmentación. El primer signo de segmentación es la aparición de un surco de segmentación, una hendidura profunda en la superficie celular cerca de la antigua placa metafásica (fig. 12-9a). Sobre el lado citoplasmático del surco se encuentra un anillo contráctil de microfilamentos de actina asociado con moléculas de la proteína miosina (la actina y la miosina son las mismas proteínas que son responsables de la contracción muscular, igual que de muchos otros tipos de movimientos celulares). Los microfilamentos de actina interactúan con las moléculas de miosina

Figura 12-8

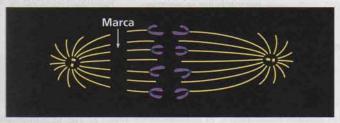
de los cinetocoros se acortan en los extremos del polo del huso o en los extremos del cinetocoro?

EXPERIMENTO

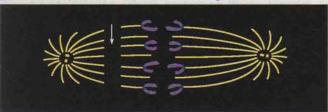
 Los microtúbulos de una célula en anafase temprana se marcaron con tinción fluorescente que brilla en el microscopio (amarillo).



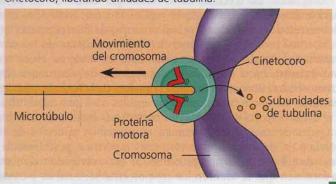
2 Se utilizó un láser para marcar los microtúbulos del cinetocoro, mediante eliminación de la fluorescencia, en una región entre un polo del huso y los cromosomas. A medida que la anafase procedió, los investigadores monitorizaron los cambios de las longitudes de los microtúbulos a cada lado de la marca.

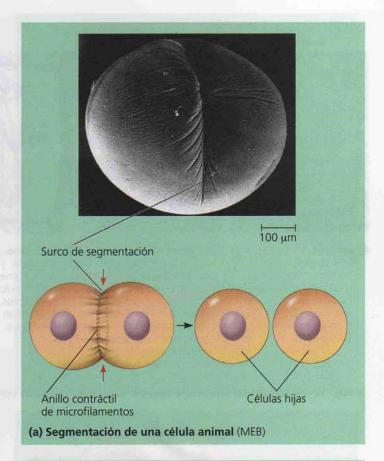


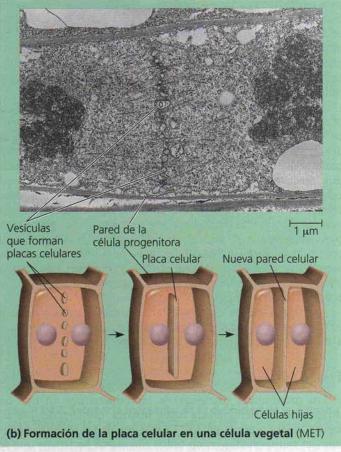
A medida que los cromosomas se mueven hacia los polos, los segmentos de microtúbulo del lado del cinetocoro marcados con láser se acortan, mientras que los del lado del polo del huso permanecen con la misma longitud.



Este experimento mostró que durante la anafase, los microtúbulos del cinetocoro se acortan en los extremos del cinetocoro, no en los extremos del polo del huso. Éste es uno de los experimentos que avalan la hipótesis de que durante la anafase un cromosoma se mueve a lo largo de un microtúbulo a medida que el microtúbulo se despolimeriza en el extremo de su cinetocoro, liberando unidades de tubulina.







▲ Fig. 12-9. La citocinesis en células animales y vegetales.

1 Profase. La cromatina se está condensando. El nucléolo comienza a desaparecer. Aunque aún no es visible en esta microfotografía, el huso mitótico comienza a formarse

Prometafase. Ahora vemos cromosomas separados; cada uno secompone de dos cromátides hermanas idénticas. Avanzada la prometafase, la envoltura nuclear se fragmentará.

3 Metafase. El huso está completo, y los cromosomas, unidos a los microtúbulos en sus cinetocoros, se encuentran en la placa metafásica.

4 Anafase. Las cromátides de cada cromosoma se han separado y los cromosomas de las futuras dos células hijas se mueven a los extremos de la célula a medida que los cinetocoros de los microtúbulos se acortan

Telofase. Los núcleos "hijos" se están formando. Mientras tanto, la citocinesis ya ha comenzado. La placa celular, que dividirá el citoplasma en dos, está creciendo en dirección al perímetro de la célula progenitora.

▲ Fig. 12-10. Mitosis en una célula vegetal. Estas microfotografías ópticas muestran la mitosis en las células de una raíz de cebolla.

para hacer que el anillo se contraiga. La contracción del anillo de microfilamentos de la célula en división es como si se tirase de unos cordeles. El surco de segmentación profundiza hasta que la célula progenitora se divide en dos por pinzamiento y se producen dos células completamente separadas, cada una con su propio núcleo y parte del citosol y de los orgánulos.

La citocinesis en las células vegetales que tienen paredes celulares, es bastante diferente. No hay ningún surco de segmentación. En su lugar, durante la telofase, las vesículas derivadas del aparato de Golgi se mueven a lo largo de los microtúbulos hasta la mitad de la célula, donde se combinan, para producir una placa celular (fig. 12-9b). Los materiales de la pared celular transportados en las vesículas se congregan en la placa celular a medida que crece. La placa celular se agranda hasta que sus membranas circundantes se fusionan con la membrana plasmática a lo largo de todo el perímetro de la célula. Como resultado se obtienen dos células hijas, cada una con su propia membrana plasmática. Mientras tanto, se forma una nueva pared celular entre las células hijas, que surge a partir de los contenidos de la placa celular.

La **figura 12-10** es una serie de microfotografías de una célula vegetal en proceso de división. Analizar esta figura le ayudará a revisar la mitosis y la citocinesis.

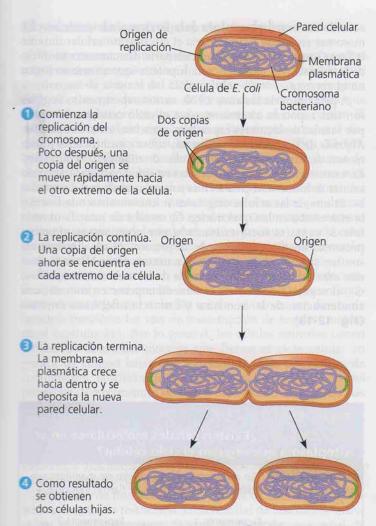
Fisión binaria

Los procariontes (bacterias) se reproducen por un tipo de división celular denominada **fisión binaria**, que significa literalmente "división por la mitad". La mayoría de los genes bacterianos son transportados en un único *cromosoma bacteriano* que se compone de una molécula circular de DNA y proteínas asociadas. Aunque las bacterias son más pequeñas y más sencillas que

las células eucariontes, el problema de replicar sus genomas en forma ordenada y distribuir las copias equitativamente a dos células hijas sigue siendo formidable. El cromosoma de la bacteria *Escherichia coli*, por ejemplo, cuando está completamente estirado es cerca de 500 veces más largo que la longitud de la célula. Claramente, un cromosoma tan largo debe estar muy enrollado y plegado dentro de la célula, y así es.

En *E. col*i, el proceso de división celular comienza cuando el DNA del cromosoma bacteriano comienza a replicarse en un sitio específico en el cromosoma conocido como el **origen de replicación**, que produce dos orígenes. A medida que el cromosoma continúa replicándose, un origen se mueve rápidamente hacia el extremo opuesto de la célula (**fig. 12-11**). Mientras que el cromosoma se está replicando, la célula se estira. Cuando la replicación se completa y la bacteria ha alcanzado alrededor del doble de su tamaño inicial, su membrana plasmática crece hacia dentro, dividiendo la célula progenitora de *E. col*i en dos células hijas. Cada célula hereda un genoma completo.

Utilizando las técnicas de la tecnología moderna del DNA para marcar los orígenes de la replicación con moléculas que fluorescen de color verde en el microscopio de fluorescencia (fig. 6-3), unos investigadores observaron el movimiento de los cromosomas bacterianos directamente. Este movimiento evoca los movimientos hacia los polos de las regiones del centrómero de cromosomas eucariontes durante la anafase de la mitosis, pero las bacterias no tienen husos mitóticos visibles o incluso microtúbulos. En la mayoría de las especies bacterianas estudiadas, los dos orígenes de replicación terminan en extremos opuestos de la célula o en alguna otra ubicación muy específica, posiblemente, anclada allí por una o más proteínas. Se está volviendo más clara la forma en que se mueven los cromosomas bacterianos y cómo se establece y se mantiene su ubicación específica, pero aún no



▲ Fig. 12-11. División celular bacteriana (fisión binaria). El ejemplo mostrado corresponde a la bacteria E. coli. El único cromosoma circular se duplica, y las dos copias se separan por un mecanismo desconocido, de forma que los dos orígenes (verde) terminan en extremos opuestos de la célula. Mientras tanto, la célula se alarga. Cuando la duplicación cromosómica está completa, la membrana plasmática crece hacia dentro y divide la célula en dos a medida que una nueva pared celular se deposita entre las células hijas.

se comprende por completo. Se han identificando varias proteínas que desempeñan papeles importantes.

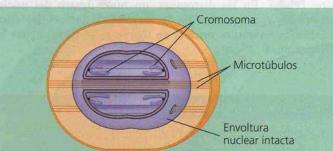
La evolución de la mitosis

¿Cómo evolucionó la mitosis? Dado que los procariontes precedieron a los eucariontes en la Tierra por miles de millones de años, podríamos plantear la hipótesis de que la mitosis tuvo sus orígenes en mecanismos bacterianos simples de reproducción celular. De hecho, algunas de las proteínas implicadas en la fisión binaria bacteriana están relacionadas con las proteínas eucariontes, lo que refuerza los argumentos a favor de la evolución de la mitosis a partir de la división celular bacteriana. Los trabajos recientes han mostrado de manera inesperada que dos de las proteínas implicadas en la fisión binaria se relacionan con las proteínas tubulina y actina de los eucariontes.

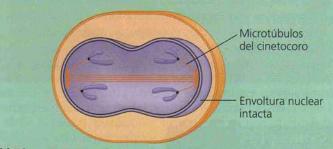
A medida que evolucionaron los eucariontes, junto con sus genomas más grandes y sus envolturas nucleares, el proceso ancestral de fisión binaria de alguna forma dio origen a la mitosis. La **figura 12-12** traza una hipótesis de la evolución pro-



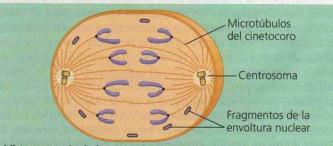
(a) Procariontes. Durante la fisión binaria, los orígenes de los cromosomas de las células hijas se mueven hacia extremos opuestos de la célula. El mecanismo aún no se comprende por completo, pero las proteínas podrían anclar los cromosomas de las hijas a sitios específicos de la membrana plasmática.



(b) Dinoflagelados. En los protistas unicelulares llamados dinoflagelados, la envoltura nuclear permanece intacta durante la división celular y los cromosomas se adhieren a la envoltura nuclear. Los microtúbulos pasan a través del núcleo dentro de túneles citoplasmáticos y refuerzan la orientación espacial del núcleo, que luego se divide por un proceso de fisión parecido a la división bacteriana.



(c) Diatomeas. En otro grupo de protistas unicelulares, las diatomeas, la envoltura nuclear también permanece intacta durante la división celular. Pero en estos organismos, los microtúbulos forman un huso dentro del núcleo. Los microtúbulos separan los cromosomas y el núcleo se divide en dos núcleos hijos.



(d) La mayoría de los eucariontes. En la mayoría de los otros eucariontes, entre ellos las plantas y los animales, el huso se forma fuera del núcleo y la envoltura nuclear se rompe durante la mitosis. Los microtúbulos separan los cromosomas y, posteriormente, la envoltura nuclear se vuelve a formar.

▲ Fig. 12-12. Secuencia hipotética de la evolución de la mitosis. En los organismos recientes, los investigadores han observado mecanismos de división celular que parecen ser intermedios entre la fisión binaria de las bacterias (a) y la mitosis como tiene lugar en la mayoría de los eucariontes (d). A excepción de (a), estos diagramas esquemáticos no muestran las paredes celulares.

gresiva de la mitosis. Los posibles pasos intermedios están representados por dos tipos inusuales de división nuclear hallados en ciertos protistas unicelulares modernos. Se piensa que estos dos ejemplos de división nuclear son casos en los que los mecanismos ancestrales permanecieron relativamente sin cambios a lo largo del tiempo evolutivo. En ambos tipos, la envoltura nuclear permanece intacta. En los dinoflagelados, los cromosomas replicados están unidos a la envoltura nuclear y se separan a medida que el núcleo se estira antes de la división celular. En las diatomeas, un huso dentro del núcleo separa los cromosomas. En la mayoría de las células eucariontes, la envoltura nuclear se rompe y un huso separa los cromosomas.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Durante qué etapas del ciclo celular el cromosoma se compone de dos cromátides idénticas?
- 2. ¿Cuántos cromosomas se muestran en el diagrama de la figura 12-7? ¿Cuántas cromátides se muestran?
- 3. Compare la citocinesis en las células animales y en las células vegetales.
- 4. ¿Cuál es la función de los microtúbulos no pertenecientes al cinetocoro?
- 5. Identifique tres similitudes entre los cromosomas bacterianos y los cromosomas eucariontes, considerando tanto la estructura como el comportamiento durante la división celular.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 12-3

El ciclo celular se regula por un sistema de control molecular

El tiempo y la velocidad de la división celular en diferentes partes de una planta o un animal son cruciales para el crecimiento normal, el desarrollo y el mantenimiento. La frecuencia de la división celular varía con el tipo de célula. Por ejemplo, las células de la piel humana se dividen con frecuencia a lo largo de la vida, mientras que las células del hígado mantienen la capacidad de dividirse pero la conservan hasta que surge una necesidad apropiada, por ejemplo, reparar una herida. Algunas de las células más especializadas, como las células nerviosas y las células musculares completamente formadas, no se dividen en absoluto en un ser humano adulto. Estas diferencias del ciclo celular son resultado de la regulación a nivel molecular. Los mecanismos de esta regulación son de profundo interés, no solo para comprender los ciclos vitales de las células normales, sino también para comprender cómo consiguen las células cancerosas escapar a los controles normales.

Evidencias de señales citoplasmáticas

¿Qué es lo que dirige el ciclo celular? Una hipótesis razonable podría ser que cada suceso del ciclo desencadene el siguiente. De acuerdo con esta hipótesis, por ejemplo, la replicación de los cromosomas en la fase S ocasionaría el crecimiento celular durante la fase G_2 que, a su vez, desencadenaría directamente el inicio de la mitosis. Sin embargo, esta hipótesis aparentemente lógica no es correcta.

A principios de los años 1970, varios experimentos sugirieron una hipótesis alternativa: que el ciclo celular es dirigido por señales moleculares específicas presentes en el citoplasma. Algunas de las primeras evidencias sobre esta hipótesis provinieron de experimentos con células de mamíferos cultivadas. En estos experimentos, dos células en diferentes fases del ciclo celular se fusionaron para formar una sola célula con dos núcleos. Si una de las células originales se encontraba en la fase S y la otra estaba en la G₁, el núcleo G₁ entraba de inmediato en la fase S, como si fuera estimulado por compuestos químicos presentes en el citoplasma de la primera célula. De manera similar, si una célula que sufre la mitosis (fase M) se fusiona con otra célula en cualquier etapa de su ciclo celular, incluso G, el segundo núcleo entra inmediatamente en mitosis, con condensación de la cromatina y formación del huso mitótico (fig. 12-13).

Figura 12-13

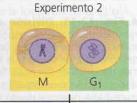
investigación ¿Existen señales moleculares en el citoplasma que regulan el ciclo celular?

En cada experimento, células de mamífero cultivadas en dos fases diferentes del ciclo celular fueron inducidas a fusionarse.

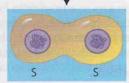
Experimento 1

S

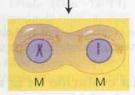
G₁



RESULTADOS



Cuando una célula en la fase S se fusiona con una célula en G₁, la célula en G₁ entra inmediatamente a la fase S: se sintetiza el DNA.



Cuando una célula en la fase M se fusiona con una célula en G_1 , la célula en G_1 comienza la mitosis inmediatamente: se forma un huso y se condensa la cromatina, pese a que el cromosoma no ha sido duplicado.

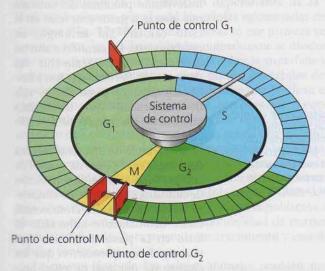
Los resultados de fusionar células en dos etapas diferentes del ciclo celular sugieren que las moléculas presentes en el citoplasma de las células en la fase S o M controlan la progresión de las fases.

El sistema de control del ciclo celular

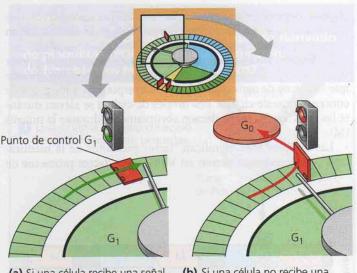
El experimento de la figura 12-13 y otros revelaron que los acontecimientos secuenciales del ciclo celular son dirigidos por un sistema de control del ciclo celular distintivo, un conjunto de moléculas que funcionan de forma cíclica en la célula que desencadena y coordina los sucesos clave en el ciclo celular. El sistema de control del ciclo celular se ha comparado con el dispositivo de control de una lavadora automática (fig. 12-14). Igual que el dispositivo de tiempo de la lavadora, el sistema de control del ciclo celular actúa por sí solo, impulsado por un reloj interno. Sin embargo, igual que el ciclo de una lavadora está sujeto tanto a un control interno (como el sensor que detecta cuándo el tubo está lleno de agua) como a un ajuste externo (como la activación del comienzo del mecanismo), el ciclo celular se regula en ciertos puntos de control mediante controles tanto internos como externos.

Un punto de control en el ciclo celular es un punto de verificación crítico en el que las señales de terminación y continuación pueden regular el ciclo (las señales se transmiten dentro de la célula mediante las vías de transducción de señales tratadas en el capítulo 11). Por lo general, las células animales tienen señales de detención internas que frenan el ciclo celular en puntos de control hasta que son sobrepasadas por señales de continuación. Muchas señales registradas en los puntos de control provienen de mecanismos de supervisión dentro de la célula; las señales informan sobre si los procesos celulares importantes realizados hasta ese punto han terminado correctamente y, por tanto, si el ciclo celular debe o no continuar. Los puntos de control también registran señales del exterior de la célula, como trataremos más adelante. Hay tres puntos de control importantes en las fases G_1 , G_2 y M (fig. 12-14).

En el caso de muchas células, el punto de control G_1 –denominado "punto de restricción" en las células de mamíferos— parece ser el más importante. Si una célula recibe una señal de continuación en el punto de control G_1 , por lo general, termina-



▲ Fig. 12-14. Analogía mecánica para el sistema de control del ciclo celular. En este diagrama del ciclo celular, los "escalones" alrededor del perímetro representan sucesos secuenciales. Al igual que el dispositivo de control de una lavadora automática, el sistema de control del ciclo celular procede por sí solo, impulsado por un reloj interno. Sin embargo, el sistema está sujeto a regulación en diversos puntos de control, de los cuales se muestran tres (rojo).



(a) Si una célula recibe una señal de continuación en el punto de control G₁, la célula continúa el ciclo celular.

(b) Si una célula no recibe una señal de continuación en el punto de control G₁, la célula detiene el ciclo celular y entra en G₀, un estado de no división.

▲ Fig. 12-15. El punto de control G₁.

rá las fases S, G_2 y M y se dividirá. De manera alternativa, si no recibe una señal de continuación en ese punto, abandonará el ciclo, para cambiar a un estado de no división denominado **fase** G_0 (**fig. 12-15**). En realidad, la mayoría de las células del cuerpo humano se encuentran en la fase G_0 . Como se mencionó con anterioridad, las células nerviosas y musculares completamente formadas y maduras nunca se dividen. Otras células, como las células hepáticas, pueden ser "llamadas de regreso" desde la fase G_0 al ciclo celular por indicios internos, como los factores de crecimiento liberados durante las lesiones.

Para comprender cómo funcionan los puntos de control del ciclo celular, primero debemos ver qué tipos de moléculas constituyen el sistema de control del ciclo celular (la base molecular del reloj del ciclo celular) y el modo en que una célula avanza a lo largo del ciclo. Después, consideraremos las señales de control internas y externas que pueden determinar que el reloj se detenga o continúe.

El reloj del ciclo celular: ciclinas y cinasas dependientes de ciclinas

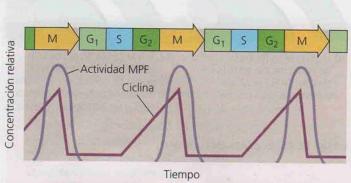
Las fluctuaciones rítmicas de la concentración y la actividad de las moléculas que controlan el ciclo celular definen el ritmo de los acontecimientos secuenciales del ciclo celular. Estas moléculas reguladoras son proteínas de dos tipos principales: cinasas y ciclinas. Las proteincinasas son enzimas que activan o inactivan otras proteínas al fosforilarlas (véase cap. 11). Algunas proteincinasas dan las señales de continuación en los puntos de control G_1 y G_2 .

Las cinasas que dirigen el ciclo celular están presentes en una concentración constante en la célula en crecimiento, pero gran parte del tiempo se encuentran en forma inactiva. Para ser activas, estas cinasas deben estar unidas a una ciclina, una proteína que debe su nombre a su concentración cíclicamente fluctuante en la célula. Debido a este requerimiento, estas cinasas se llaman

cinasas dependientes de ciclina o Cdk. La actividad de una Cdk aumenta o disminuye con los cambios en la concentración de su ciclina correspondiente.

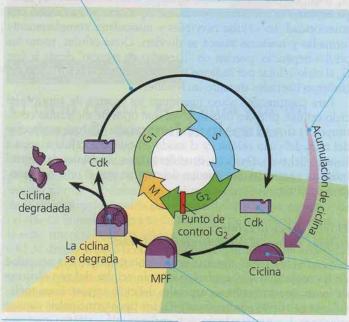
La **figura 12-16a** muestra la actividad fluctuante del primer complejo ciclina-Cdk que fue descubierto, llamado MPF. Nótese que los picos de actividad del MPF corresponden a los picos de concentración de ciclina. Los niveles de ciclina se elevan durante las fases S y G_2 , luego decaen abruptamente durante la mitosis (M).

Las iniciales MPF significan "factor promotor de la maduración", pero podemos pensar en MPF como "factor promotor de



(a) Fluctuación de la actividad de MPF y concentración de ciclina durante el ciclo celular

5 Durante G₁, las condiciones en la célula favorecen la degradación de ciclina y el componente Cdk del MPF se recicla.



O Durante la anafase, el componente de ciclina del MPF se degrada, y termina la fase M. La célula entra en la fase G₁

3 El MPF promueve la mitosis al fosforilar diversas proteínas. La actividad del MPF tiene su pico durante la metafase.

(b) Mecanismos moleculares que ayudan a regular el ciclo celular

 \blacktriangle Fig. 12-16. Control molecular del ciclo celular en el punto de control G_2 . Los pasos del ciclo celular son cronometrados por fluctuaciones rítmicas en la actividad de las cinasas dependientes de ciclina (Cdk). Aquí nos centramos en un complejo ciclina-Cdk llamado MPF, que actúa en el punto de control G_2 como una señal de continuación, desencadenando los acontecimientos de la mitosis.

la fase M" debido a que desencadena el paso de la célula más allá del punto de control G_2 a la fase M **(fig. 12-16b)**. Cuando las ciclinas que se acumularon durante G_2 se asocian con las moléculas Cdk, el complejo MPF resultante inicia la mitosis y fosforila una variedad de proteínas. El MPF actúa directamente como una cinasa e indirectamente, al activar otras cinasas. Por ejemplo, el MPF provoca la fosforilación de diversas proteínas de la lámina nuclear (fig. 6-10), que promueve la fragmentación de la envoltura nuclear durante la prometafase de la mitosis. También existen evidencias de que el MPF contribuye a funciones moleculares necesarias para la condensación de cromosomas y la formación del huso durante la profase.

Durante la anafase, el MPF, ayuda a inhibirse a sí mismo al iniciar un proceso que conduce a la destrucción de su propia ciclina. La parte del MPF que no es la ciclina, la Cdk, persiste en la célula en forma inactiva hasta que se asocia con nuevas moléculas de ciclina sintetizadas durante las fases S y G_2 de la siguiente ronda del ciclo.

¿Qué sabemos sobre el punto de control G_1 ? Algunas investigaciones recientes sugieren la participación de al menos tres proteínas Cdk y varias ciclinas diferentes en este punto de control. Las actividades fluctuantes de diferentes complejos de ciclinas parecen controlar todas las etapas del ciclo celular.

Señales de detención y continuación: señales internas y externas en los puntos de control

Los investigadores científicos se encuentran en las etapas iniciales de resolver las vías de señalización que conectan las cinasas dependientes de ciclina a otras moléculas y acontecimientos dentro y fuera de la célula. Por ejemplo, saben que, en general, las Cdk activas funcionan fosforilando proteínas del sustrato que afectan a pasos concretos en el ciclo celular. Sin embargo, en muchos casos, los científicos aún no saben qué hacen realmente las diversas Cdk. Sin embargo, han identificado algunos pasos de las vías de señalización que transmiten información a la maquinaria del ciclo

Un ejemplo de una señal interna tiene lugar en el punto de control de la fase M. La anafase, la separación de cromátides hermanas, no comienza hasta que todos los cromosomas están debidamente adheridos al huso en la placa metafásica. Los investigadores aprendieron que los cinetocoros que aún no están unidos a los microtúbulos del huso envían una señal molecular que determina que las cromátides hermanas permanezcan juntas, lo que retrasa la anafase. Solo cuando los cinetocoros de todos los cromosomas

1 La síntesis de ciclina comienza en la fase S tardía y continúa a través de G₂. Debido a que la ciclina está protegida de la degradación durante esta etapa, ésta se acumula.

2 Las moléculas de ciclina acumuladas se combinan

2 Las moléculas de ciclina acumuladas se combinan con las moléculas de Cdk recicladas, produciendo suficientes moléculas de MPF para pasar el punto G₂ e iniciar la mitosis

están unidos al huso las cromátides hermanas se separarán (debido a la inactivación de las proteínas que las mantienen unidas). Este mecanismo asegura que las células hijas no terminen con menos cromosomas o más.

Al cultivar células animales, los investigadores fueron capaces de identificar muchos factores externos, tanto químicos como físicos, que pueden influir en la división celular. Por ejemplo, las células no se dividen si no se agrega un nutriente esencial al medio de cultivo (esto es análogo a intentar hacer funcionar una lavadora automática sin abastecimiento de agua). E incluso si todas las demás condiciones son favorables, la mayoría de los tipos de células de los mamíferos se dividen en cultivo solo si el medio de cultivo incluye factores de crecimiento específicos. Como se mencionó en el capítulo 11, un factor de crecimiento es una proteína liberada por ciertas células que estimula a otras células a dividirse. Mientras que llamamos al factor de crecimiento así por razones históricas, una proteína que promueve la mitosis, a veces, se llama acertadamente mitógeno.

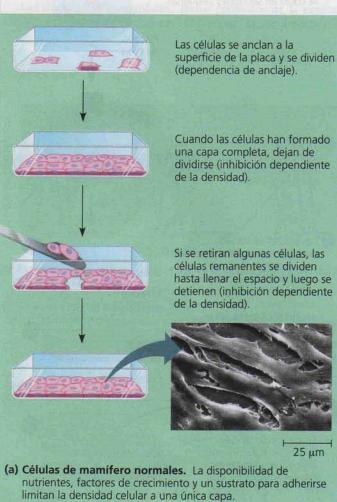
Uno de esos factores de crecimiento es el factor de crecimiento derivado de plaquetas (PDGF), que se sintetiza por las células sanguíneas llamadas plaquetas. El experimento ilustrado en la figura 12-17 muestra que el PDGF es necesario para la división de fibroblastos en cultivo. Los fibroblastos, un tipo de célula del tejido conectivo, tienen receptores para PDGF en sus membranas plasmáticas. La unión de moléculas de PDGF a sus receptores (que son receptores tirosincinasas; véase capítulo 11) desencadena una vía de transducción de señales que permite a las células pasar el punto de control G1 y dividirse. El PDGF estimula la división de fibroblastos no solo en las condiciones artificiales del cultivo celular, sino también en el cuerpo del animal. Cuando se produce una lesión, las plaquetas liberan PDGF a su entorno. La proliferación de fibroblastos resultante ayuda a curar la herida. Los investigadores han descubierto al menos 50 factores de crecimiento diferentes que pueden desencadenar la división celular. Diferentes tipos celulares responden de forma específica a un cierto factor de crecimiento o combinación de factores de crecimiento

El efecto de un factor físico externo sobre la división celular se ve claramente en la inhibición dependiente de la densidad, un fenómeno por el cual las células aglomeradas dejan de dividirse (fig. 12-18a). Como se observó por primera vez hace muchos años, las células cultivadas normalmente se dividen hasta que forman una sola capa de células sobre la superficie interna del recipiente de cultivo en cuyo punto, las células dejan de dividirse. Si se extraen algunas células, las que bordean el espacio abierto comienzan a dividirse nuevamente y continúan haciéndolo hasta que el espacio vacío se llena. En un principio se pensó que el contacto físico de una célula con las células circundantes provocaba la señal para detener la división. Sin embargo, aunque el contacto físico puede tener cierta influencia, la cantidad de factores de crecimiento necesarios y de nutrientes disponibles para cada célula parecen tener un efecto más importante: aparentemente, cuando una población celular alcanza una cierta densidad, la disponibilidad de nutrientes se vuelve insuficiente para permitir un crecimiento y una división celular continuados.

La mayor parte de las células animales también muestran dependencia de anclaje (fig. 12-18a). Para dividirse, deben unirse a un sustrato, como el interior de una placa de cultivo o la matriz extracelular de un tejido. Ciertos experimentos sugieren que el anclaje es señalizado al sistema de control del ciclo celular a través de vías que involucran proteínas de la membrana plasmática y elementos del citoesqueleto unidos a él.



La inhibición dependiente de la densidad y la dependencia de anclaje parecen funcionar en los tejidos del cuerpo igual que en un cultivo celular, controlando el crecimiento de las células hasta cierta densidad y localización óptima. Las células cancerosas, que trataremos a continuación, no muestran ni inhibición dependiente de la densidad ni dependencia de anclaje (fig. 12-18b).





núan dividiéndose mucho más formando una aglomeración de células superpuestas.

▲ Fig. 12-18. Inhibición dependiente de la densidad y dependencia de anclaje de la división celular. Las células individuales se muestran desproporcionadamente grandes en los dibujos.

Pérdida de los controles del ciclo celular en células cancerosas

Las células cancerosas no responden normalmente a los mecanismos de control corporal. Se dividen de forma excesiva e invaden otros tejidos. Si no se controlan, pueden matar al organismo.

Al estudiar células que crecen en un cultivo, los investigadores observaron que las células cancerosas no responden a las señales normales que regulan el ciclo celular. Por ejemplo, como muestra la figura 12-18b, las células cancerosas no muestran inhibición dependiente de la densidad cuando crecen en cultivo; no dejan de dividirse cuando los factores de crecimiento se agotan. Una hipótesis lógica para explicar este comportamiento es que las células cancerosas no requieren factores de crecimiento en su medio de cultivo para crecer y dividirse. Pueden elaborar por sí mismas un factor de crecimiento, o bien tener una anormalidad en la vía de señalización que transmite la señal del factor de crecimiento al sistema de control del ciclo celular, incluso en ausencia de ese factor. Otra posibilidad es un sistema de control del ciclo celular anormal. De hecho, como aprenderá en el capítulo 19, éstas son todas las condiciones que pueden conducir al cáncer.

Existen otras diferencias importantes entre las células normales y las células cancerosas que reflejan trastornos del ciclo celular. Si dejan de dividirse las células cancerosas lo hacen en puntos aleatorios del ciclo en lugar de hacerlo en los puntos de control normales. Además, en cultivo, las células cancerosas pueden seguir dividiéndose de manera indefinida si se les sumi-

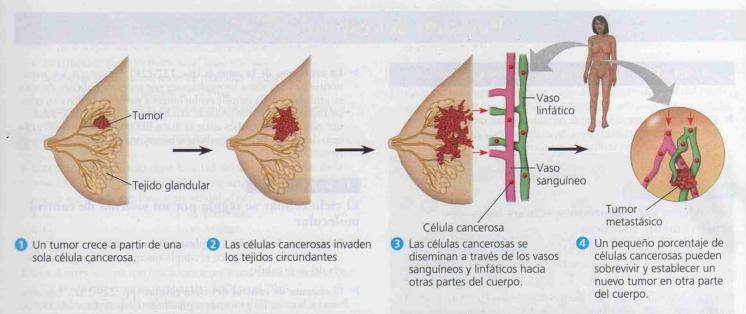
nistra nutrientes de forma continua; se dice que son "inmortales". Un ejemplo impresionante es una línea celular que se ha estado reproduciendo desde 1951. Las células de esta línea celular se denominan células HeLa porque su fuente original fue un tumor extirpado de una mujer llamada Henrietta Lacks. En contraste, casi todas las células de mamíferos normales que

crecen en cultivos se dividen solo alrededor de 20 a 50 veces antes de dejar de dividirse, envejecer y morir (veremos una posible razón de este fenómeno cuando tratemos la replicación

cromosómica en el capítulo 16).

El comportamiento anormal de las células cancerosas puede ser catastrófico cuando tienen lugar en el cuerpo. El problema comienza cuando una sola célula de un tejido sufre una transformación, el proceso que convierte una célula normal en una célula cancerosa. El sistema inmune del cuerpo, normalmente reconoce a una célula transformada como extraña y la destruye. Sin embargo, si la célula evita su destrucción, puede proliferar y formar un tumor, una masa de células anormales dentro de un tejido que, de otra manera, sería normal. Si las células anormales permanecen en el sitio original, la masa se llama tumor benigno. La mayoría de los tumores benignos no ocasionan problemas graves y pueden extirparse por completo mediante cirugía. Por el contrario, un tumor maligno se vuelve suficientemente invasivo como para alterar las funciones de uno o más órganos (fig. 12-19). Se dice que un individuo con un tumor maligno tiene cáncer.

Las células de tumores malignos son anormales en muchas formas aparte de su proliferación excesiva. A veces, tienen números inusuales de cromosomas (es un tema de debate actual si ésta es una causa o un efecto de la transformación); en ocasiones, su metabolismo se desactiva y cesan de funcionar de forma constructiva. También, debido a los cambios anormales en las superficies celulares, pierden o destruyen sus uniones con células vecinas y con la matriz extracelular y pueden emi-



▲ Fig. 12-19. Crecimiento y metástasis de un tumor maligno de mama. Las células de los tumores malignos (células cancerosas) crecen de forma descontrolada y pueden propagarse a tejidos circundantes y, a través de los vasos sanguíneos y linfáticos, a otras partes del cuerpo. La diseminación de células cancerosas fuera de sus sitios originales se denomina metástasis.

grar a tejidos circundantes. Las células cancerosas también pueden secretar moléculas de señalización que ocasionan que los vasos sanguíneos crezcan hacia el tumor. Puede suceder que unas pocas células tumorales se separen del tumor original, entren en los vasos sanguíneos y en los vasos linfáticos y viajen a otras partes del cuerpo. Allí, pueden proliferar y formar un nuevo tumor. Esta diseminación de las células cancerosas a localizaciones distantes de su sitio original se denomina metástasis (fig. 12-19).

Un tumor que parece estar localizado puede tratarse con radiación de alta energía, que aparentemente, daña el DNA de las células cancerosas mucho más que el de las células normales, debido a que las células cancerosas han perdido la capacidad de reparar ese daño. Para tratar tumores metastásicos se utiliza quimioterapia, en la cual se suministran fármacos tóxicos para las células en división activa a través del sistema circulatorio. Como cabría esperar, los fármacos quimioterápicos interfieren con pasos específicos del ciclo celular. Por ejemplo, el taxol paraliza el huso mitótico y evita la despolimerización del microtúbulo, lo que evita que las células en división activa pasen de la metafase. Los efectos colaterales de la quimioterapia se deben a los efectos de los fármacos sobre las células normales. Por ejemplo, las náuseas se deben a los efectos sobre las células intestinales, la pérdida del cabello a los efectos sobre las células del folículo piloso y la susceptibilidad a las infecciones a los efectos sobre las células del sistema inmunitario.

Los investigadores están comenzando a entender la manera en que una célula normal se transforma en una célula cancerosa. Aprenderá más acerca de la biología molecular del cáncer en el capítulo 19. Pese a que las causas del cáncer son diversas, la transformación celular siempre implica la alteración de genes que, de alguna forma, influyen en el sistema de control

del ciclo celular. Sin embargo, nuestro conocimiento de cómo los cambios en el genoma conducen a las diversas anormalidades de las células cancerosas aún es rudimentario.

Quizás, la razón por la que tenemos tantas preguntas sin responder acerca de las células cancerosas es que aún hay mucho por aprender sobre cómo funcionan las células normales. La célula, la unidad básica de estructura y función de la vida, aún posee suficientes secretos como para entretener a los investigadores por mucho tiempo.

Evaluación de conceptos

- Un investigador trata a las células con un químico que previene la síntesis de DNA. ¿En qué parte del ciclo celu-
- lar este tratamiento atrapa a las células?

 2. En la figura 12-13 ¿por qué el núcleo resultante del experimento 2 contiene cantidades diferentes de DNA?
- 3. ¿Cuál es la señal de continuación para que una célula pase del punto de control de la fase G_2 e ingrese a la mitosis? (fig. 12-16.)
- 4. ¿Qué sucedería si usted realizara el experimento de la figura 12-17 con células cancerosas?
- 5. ¿En qué fase del ciclo celular se encuentran la mayor parte de las células de su cuerpo?
- **6.** Compare y contraste un tumor benigno y un tumor maligno.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 12

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Los organismos unicelulares se reproducen por división celular. Los organismos multicelulares dependen de ésta para desarrollarse a partir de un óvulo fertilizado, para crecer y para repararse (pp. 218-219).

Concepto 12-1

La división celular produce células hijas genéticamente idénticas

- Las células duplican su material genético antes de dividirse, para que cada célula hija reciba una copia exacta del material genético, el DNA (p. 219).
- Organización celular del material genético (p. 219). El DNA está subdividido entre los cromosomas. Los cromosomas eucariontes se componen de cromatina, un complejo de DNA y proteína que se condensa durante la mitosis. En los animales, los gametos tienen un juego de cromosomas y las células somáticas tienen dos juegos.
- ▶ Distribución de los cromosomas durante la división celular (pp. 219-220). En preparación para la división celular, los cromosomas se replican y, luego, cada uno de ellos se compone de dos cromátides hermanas idénticas. Las cromátides se separan durante la división celular, convirtiéndose en los cromosomas de las nuevas células hijas. La división celular eucarionte se compone de mitosis (división del núcleo) y citocinesis (división del citoplasma).

Concepto 12-2

En el ciclo celular, la fase mitótica se alterna con la interfase

- ▶ Fases del ciclo celular (p. 221). Entre las divisiones, las células se encuentran en la interfase: las fases G₁, S y G₂. La célula crece durante el transcurso de la interfase, pero el DNA se replica solo durante la fase de síntesis (S). La mitosis y la citocinesis constituyen la fase mitótica (M) del ciclo celular. La mitosis es un proceso continuo y a menudo se le describe como consistente de cinco etapas: profase, prometafase, metafase, anafase y telofase.
- ▶ El huso mitótico en detalle (pp. 221-224). El huso mitótico es un aparato de microtúbulos que controla el movimiento de los cromosomas durante la mitosis. El huso surge de los centrómeros e incluye los microtúbulos del huso y los ásteres. Algunos microtúbulos del huso se unen a los cinetocoros de los cromosomas y mueven los cromosmas hasta la placa metafásica. En la anafase, las cromátides hermanas se separan y se mueven a lo largo de los microtúbulos del cinetocoro hacia los extremos opuestos de la célula. Mientras tanto, los microtúbulos, no pertenecientes al cinetocoro de polos opuestos se superponen y empujan uno contra el otro, alargando la célula. En la telofase se forman núcleos hijos genéticamente idénticos en extremos opuestos de la célula.
- La citocinesis en detalle (pp. 224-226). La mitosis generalmente es seguida por la citocinesis. Las células animales llevan a cabo la citocinesis por segmentación y las células vegetales forman una placa celular.
- ➤ Fisión binaria (pp. 226-227). Durante la fisión binaria, el cromosoma bacteriano se replica y los dos cromosomas hijos se separan activamente. Las proteínas específicas implicadas en este movimiento son objeto de investigaciones en curso.

▶ La evolución de la mitosis (pp. 227-228). Puesto que los procariontes precedieron a los eucariontes por miles de millones de años es probable que la mitosis evolucionara a partir de la división celular bacteriana. Ciertos protistas exhiben tipos de división celular que parecen intermedios entre la fisión bacteriana binaria y el proceso de mitosis llevado a cabo por la mayoría de las células eucariontes.

Concepto 12-3

El ciclo celular se regula por un sistema de control molecular

- Evidencias de señales citoplasmáticas (p. 228). Las moléculas presentes en el citoplasma regulan el progreso a través del ciclo celular.
- bios cíclicos en las proteínas reguladoras trabajan como un reloj del ciclo celular. El reloj tiene puntos de control específicos en las que el ciclo celular se detiene hasta que se recibe una señal de continuación. Las moléculas clave son las ciclinas y las cinasas dependientes de ciclina (Cdk). El cultivo celular ha permitido a los investigadores estudiar los detalles moleculares de la división celular. Tanto las señales internas como las externas controlan los puntos de control del ciclo celular a través de vías de transducción de señales. La mayoría de las células exhiben inhibición dependiente de la densidad de la división celular al igual que dependencia de anclaje.
- Pérdida de los controles del ciclo celular en células cancerosas (pp. 232-233). Las células cancerosas evaden la regulación normal y se dividen fuera de control, para formar tumores. Los tumores malignos invaden los tejidos circundantes y pueden iniciar la metástasis, con exportación de células cancerosas a otras partes del cuerpo, donde pueden formar tumores secundarios.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Los incrementos de la actividad enzimática de algunas proteincinasas importantes para la regulación del ciclo celular se deben a:
 - a. Síntesis de cinasas por los ribosomas.
 - b. Activación de cinasas inactivas por unión a las ciclinas.
 - c. Conversión de ciclinas inactivas en cinasas activas por medio de la fosforilación.
 - d. Escisión de las moléculas inactivas de cinasa por medio de proteasas citoplasmáticas.
 - e. Descenso de los factores de crecimiento externos a una concentración por debajo del umbral inhibitorio.
- 2. En el microscopio, usted puede ver una placa celular que comienza a desarrollarse en la mitad de la célula y el núcleo que se forma a ambos lados de la placa celular. La célula es probablemente:
 - a. Una célula animal en proceso de citocinesis.
 - b. Una célula vegetal en proceso de citocinesis.
 - c. Una célula animal en la fase S del ciclo celular.
 - d. Una célula bacteriana en división.
 - e. Una célula vegetal en metafase.

- 3. Vinblastina es un fármaco quimioterapéutico que se utiliza actualmente para tratar el cáncer. Debido a que interfiere con el ensamblaje de microtúbulos, su efectividad debe relacionarse con:
 - a. Interrupción de la formación del huso mitótico.
 - b. Inhibición de la fosforilación de proteínas reguladoras.
 - c. Supresión de la producción de ciclinas.
 - d. Desnaturalización de la miosina e inhibición de la formación del surco de segmentación.
 - e. Inhibición de la síntesis de DNA.
- 4. Una célula en particular tiene la mitad del DNA de algunas de las otras células de un tejido mitóticamente activo. La célula en cuestión se encuentra con mayor probabilidad en:
 - a. G₁

d. Metafase.

b. G₂

- e. Anafase.
- c. Profase.
- 5. Una diferencia entre una célula cancerosa y una célula normal es que:
 - a. La célula cancerosa es incapaz de sintetizar el DNA.
 - b. El ciclo celular de la célula cancerosa está detenido en la fase S.
 - c. Las células cancerosas continúan dividiéndose aún cuando se dispongan en un contacto muy estrechos.
 - d. Las células cancerosas no pueden funcionar en forma apropiada debido a que sufren inhibición dependiente de la densidad.
 - e. Las células cancerosas están siempre en la fase M del ciclo celular.
- **6.** La disminución de la actividad del MPF al final de la mitosis es causada por:
 - a. La destrucción de una proteincinasa (Cdk)
 - b. La disminución de la síntesis de ciclina.
 - c. La degradación de ciclina.
 - d. La síntesis de DNA.
 - e. Un incremento de la relación volumen genoma en las células.
- 7. Un glóbulo rojo tiene un período de vida de 120 días. Si un adulto tiene 5 L de sangre y cada microlitro (μ L) contiene 5 millones de glóbulos rojos, ¿cuántas células nuevas deben producirse cada segundo para reemplazar a toda la población de glóbulos rojos (1 μ L = 10-6 L)
 - a. 30 000
- d. 18 000
- b. 2 400
- 30 000 000
- c. 2 400 000
- 8. El fármaco citocalasina B bloquea la función de la actina. ¿Cuál de los siguientes aspectos del ciclo celular sería el más afectado por la citocalasina B?
 - a. La formación del huso mitótico.
 - b. La adhesión del huso a los cinetocoros.
 - c. La síntesis de DNA.
 - d. El alargamiento celular durante la anafase.
 - e. La formación de un surco de segmentación.
- En algunos organismos, la mitosis ocurre sin que tenga lugar la citocinesis. Esto dará como resultado:
 - a. Células con más de un núcleo.
 - b. Células que son inusualmente pequeñas.
 - c. Células que carecen de núcleo.
 - d. Destrucción de cromosomas.
 - e. Ciclos celulares que carecen de una fase S.
- 10. ¿Cuál de los siguientes sucesos no tiene lugar durante la mitosis?
 a. Condensación de los cromosomas.

- b. Replicación del DNA.
- c. Separación de las cromátides hermanas.
- d. Formación del huso.
- e. Separación de los centrosomas.
- 11. En la microfotografía óptica de abajo de células en división del extremo de la raíz de una cebolla, identifique una célula en cada una de las siguientes etapas: interfase, profase, metafase y anafase. Describa los principales acontecimientos que tienen lugar en cada etapa.



Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

El resultado de la mitosis es que las células hijas tienen el mismo número de cromosomas que la célula madre. Otra forma de mantener el número de cromosomas sería llevar a cabo la división celular primero y luego duplicar los cromosomas en cada célula hija. ¿Cuál sería el problema de esta alternativa? ¿O piensa que sería una vía de organización del ciclo celular igualmente buena?

Problemas científicos

Los microtúbulos son estructuras polares en las cuales un extremo (llamado extremo +) se polimeriza y se despolimeriza a una velocidad mucho mayor que el otro extremo (el extremo -). El experimento que se muestra en la figura 12-8 identifica claramente estos dos extremos.

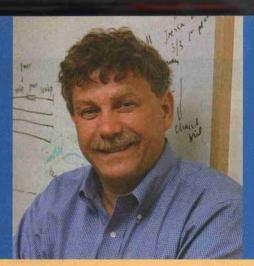
- a. A partir de estos resultados identifique el extremo + y explique su razonamiento.
- b. Si el extremo opuesto fuera el extremo +, ¿cuáles serían los resultados? Haga un esquema.
- c. Rediseñe el modelo en la conclusión de la figura 12-8 para reflejar su nueva versión de los resultados.

Ciencia, tecnología y sociedad

Cada año se gastan cientos de millones de dólares en la búsqueda de un tratamiento efectivo para el cáncer; se invierte mucho menos dinero para prevenir el cáncer. ¿Por qué piensa que esto es así? ¿Qué tipos de cambios en el estilo de vida podríamos establecer para ayudar a prevenir el cáncer? ¿Qué tipos de programas de prevención podrían iniciarse o reforzarse para propiciar estos cambios? ¿Qué factores podrían impedir estos cambios y programas?



Genética



ENTREVISTA A

Eric Lander

La genómica, el estudio de todos los genes de un organismo y de cómo funcionan en conjunto, es un campo nuevo que está dando origen a una revolución en la biología. El doctor Eric Lander es uno de los líderes de esta revolución por haber desempeñado un papel fundamental en el Proyecto Genoma Humano. Es el director y fundador del Instituto General del MIT y Harvard, que utiliza la genómica para desarrollar nuevas herramientas y enfoques para comprender y tratar enfermedades. El instituto incluye al anterior Centro Whitehead para la Investigación del Genoma, que desempeñó un papel conductor en la secuenciación del genoma humano. Tras licenciarse en Princeton, el doctor Lander obtuvo su doctorado en matemáticas en la Universidad de Oxford, donde fue investigador de Rhodes. Luego enseñó economía empresarial en la Facultad de Económicas de Harvard hasta que se dedicó por completo a la biología en 1990. Entre sus muchos honores está haber sido miembro de la Fundación MacArthur v de la Academia Nacional de Ciencias de los Estados Unidos. El doctor Lander es profesor del MIT y de Harvard, donde impartió el curso principal de introducción a la biología del MIT durante diez años.

¿Cómo entró en contacto con la genética?

Durante la educación secundaria estudié biología pero me gustaban las matemáticas. En el colegio era especialista en matemáticas y quería conseguir el doctorado pero decidí no ser un matemático puro. Un día mi hermano me sugirió que podría interesarme la teoría de codificación del cerebro y me envió algunos artículos sobre neurobiología matemática. Comprendí que, para entenderla, tenía que estudiar neurobiología celular. Esto me obligó a estudiar biología celular. Luego vino la biología molecular y, finalmente, tuve que aprender genética. De modo que una cosa condujo a la

otra y aquí estoy, ¡todavía sigo aprendiendo genética!

¿Cuál fue el objetivo principal del Proyecto Genoma Humano?

El objetivo final del Proyecto fue leer la secuencia completa del DNA del ser humano y ponerla a disposición de todos. Esta información es fundamental para nuestra biología. Contiene la lista de componentes en términos en los que finalmente deberán ser descrias todas nuestras estructuras y procesos biológicos.

Usted puede estudiar las propiedades detalladas de genes individuales, como hicieron los biólogos antes del Proyecto Genoma Humano y todavía lo hacen, o puede estudiar cómo interactúan todos los componentes del sistema. Se hacen descubrimientos importantes en ambos niveles, pero existen cosas que solo se ven cuando se vuelve atrás. Imaginese una pintura puntillista. Desde cerca, los puntos son interesantes, pero cuando da un paso atrás, puede ver figuras que no fueron evidentes al principio. Hasta el Proyecto Genoma Humano no había sido posible dar un paso atrás y contemplar el gran cuadro del genoma humano.

El análisis del genoma está revelando un cuadro completo de cómo se "encienden" y "apagan" los genes en los diferentes tejidos y en diferentes momentos, de modo que podemos observar cómo colaboran en módulos o circuitos. Es un cuadro de conjunto que nunca habíamos visto.

¿Cuáles fueron los principales desafíos del Proyecto Genoma Humano?

El mayor desafío fue la necesidad de mejorar 10 000 veces nuestros métodos para elaborar mapas del DNA y secuenciarlo; jeste proyecto fue mucho más ambicioso que cualquier otra cosa realizada con anterioridad! Desde un punto de vista realista, la comunidad científica no fue sensata al proponerlo. Pero el realismo está muy sobreestimado. Cuando reconocimos lo importante que sería la secuencia para miles de científicos, comenzamos a preguntarnos por qué exactamente no podríamos efectuarla. Entonces nos enfrentamos a las

barreras una a una. Establecimos objetivos intermedios, para obtener alguna información que pudiese ser útil de forma inmediata y para demostrarnos que estábamos en el camino correcto. Y, una tras la otra, fuimos capaces de alcanzar nuestras metas: primero, los mapas genéticos que pudimos emplear para trazar la herencia de enfermedades, luego los mapas físicos del DNA cromosómico y, finalmente, la secuencia nucleótido a nucleótido, de todo el genoma.

Fue una gran experiencia. Todos los que participamos en el Proyecto Genoma Humano sabíamos que estábamos trabajando en algo que sería fundamental para la ciencia, aun dentro de cien años. Creíamos que sería importante para nuestros niños porque la medicina de los próximos cincuenta años se basaría en este trabajo. Y no era el trabajo de ningún individuo, centro o país. En su totalidad colaboraron varios miles de personas en veinte centros de todo el mundo: los Estados Unidos, el Reino Unido, Francia, Alemania, Japón y China. Era ciencia en su nivel máximo, una colaboración internacional de personas trabajando unidas para hacer algo superior a ellos mismos.

Para conseguir nuestros objetivos tuvimos que inventar nuevas metodologías y averiguar la manera de automatizar el trabajo lo más posible. Luego tuvimos que resolver cómo analizar los datos. En realidad, mi capacitación en matemáticas terminó siendo útil.

Las secuencias del genoma son solo cadenas largas de A, C, T y G. ¿Cómo sabe qué secciones son genes?

Conocer los tres mil millones de letras del genoma humano no significa saber qué dicen. No es fácil identificar los genes dentro de una secuencia muy larga. Esto es así particularmente en los seres humanos y en otros eucariontes multicelulares que, por lo general, tienen enormes cantidades de DNA no codificante y secuencias codificantes de genes disgregadas en segmentos pequeños (exones) interrumpidos por tramos de DNA no codificante (intrones). En la investigación de los genes humanos buscamos pequeñas señales en un mar de ruido.

Los programas de ordenador realizan un trabajo aceptable eligiendo secuencias genéticas, pero solo aceptable. Las secuencias que se pueden buscar incluyen ATG, que es la secuencia codificante inicial de todos los genes, pero ATG es tan común en el genoma que no sirve mucho como señal. También se pueden buscar lugares donde esa señal de comienzo está seguida por un tramo bastante largo de nucleótidos antes de que aparezca una de las señales de detención de tres nucleótidos, pero esto también puede suceder al azar. Por tanto, la utilización de un ordenador para buscar señales de este tipo, solamente, significa un trabajo bastante ridículo para la identificación de genes.

Felizmente tenemos otras cartas en la manga. Una manera de identificar genes es comparar el genoma con copias de moléculas de RNA mensajero de las células (fig. 5-25). Otro enfoque eficaz es comparar la secuencia humana con las especies relacionadas con ella. Debido a que muchos genes son cruciales para la supervivencia del organismo tienden a ser conservados (no cambian mucho) durante la evolución. De modo que si estudiamos las porciones del genoma humano que son muy similares en otros mamíferos, suelen contener genes. La tarea de encontrar todos los genes es un problema fascinante que afecta a ingenieros informáticos, biólogos evolucionistas, biólogos moleculares y otros científicos.

¿Cuántos genes humanos existen?

En la actualidad, estimo que existen de 20 000 a 25 000 genes codificadores de proteinas. Uno de los hallazgos más sorprendentes del Proyecto Genoma Humano fue que el recuento de genes era mucho menor de lo que la que se esperaba en función del tamaño total del genoma humano; no hace muchos años, los libros de texto presentaban a 100 000 como el número de genes más probable. Cuando obtuvimos un borrador de la secuencia pensamos que podría

haber alrededor de 40 000 genes, pero pronto vimos que muchos de ellos eran en realidad pseudogenes, que son copias defectuosas, no funcionales, de los genes verdaderos. El recuento de genes ha estado cayendo y cayendo. Por supuesto, también están presentes en el genoma los genes para las moléculas funcionales de RNA, como el rRNA, que no se traducen en proteínas, pero no ocupan un gran territorio, probablemente solo unos pocos miles de genes, aunque no estamos seguros.

¿Cuán cerca estamos de entender el genoma humano?

La magnitud de nuestra ignorancia se hizo evidente al comparar el genoma humano con el del ratón. Cuando alineamos los dos encontramos que cerca del 5% del genoma humano presentaba una gran similitud con el del ratón, lo que indicaba que existía una conservación evolutiva grande entre el último ancestro común del ratón y del hombre. De este modo, las secuencias de este DNA debían ser muy importantes desde el punto de vista funcional. Pero solo un tercio de ese 5% podía atribuirse a genes conocidos y secuencias reguladoras y quedaba gran parte "importante" para la evolución de lo que sabemos hasta hoy.

Esto es lo que me gusta de la genómica. Estamos aprendiendo que existen tramos inmensos de la biología que hemos pasado por alto. Es como si de repente pudiésemos ver la Tierra en su totalidad y descubrir que, ¡por Dios!, existen varios continentes que no conocíamos. La genómica está descubriendo enormes territorios para ser explorados por la próxima generación de científicos.

¿Cómo afecta la genómica el estudio de la evolución?

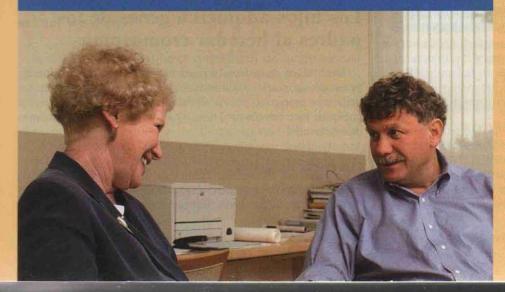
La biología evolutiva se está transformando gracias a los datos genómicos. Ahora podemos observar las secuencias completas de algunos organismos y comenzar a reconstruir sus relaciones e historias evolutivas con mucho detalle. Podemos observar cómo actúan las fuerzas en los diferentes linajes. Por ejemplo, en los seres humanos podemos ver que los genes que evolucionan de forma más activa son los que intervienen en la reproducción y en el sistema inmunitario. Desde hace mucho tiempo, los científicos pensaban que los genomas contenían información sobre la evolución, pero, finalmente logramos verla expuesta con claridad. Podríamos decir que la evolución es un investigador que ha estado realizando experimentos a lo largo de tres mil quinientos millones de años, desde el origen de la vida en la Tierra. Y, por fortuna, los genomas de los organismos de hoy retienen las notas de laboratorio de estos experimentos, de modo que podemos volver atrás y reconstruir los acontecimientos que se produjeron hace muhos años.

Díganos algo sobre la aplicación de la genómica en la medicina. ¿Qué está pasando en el Instituto General?

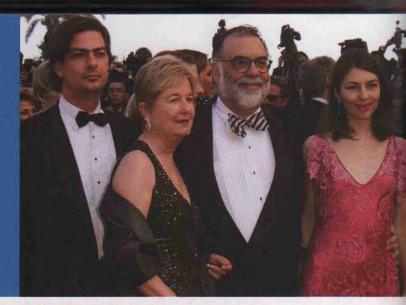
El desafío crucial que tenemos por delante es comprender las bases moleculares de enfermedades comunes, como la diabetes, el cáncer de pulmón, las enfermedades psiquiátricas y muchas otras. Entender los mecanismos moleculares es la clave para desarrollar tratamientos. La secuencia del genoma humano nos ha dado un gran fundamento para la comprensión sistemática de la enfermedad, pero es solo el comienzo. Ahora necesitamos conocer por completo todos los elementos funcionales codificados en la secuencia del genoma y el modo en que éstos regulan los genes; todas las variantes genéticas comunes en la población humana y cómo se correlacionan con el riesgo de enfermedad; los genes y los patrones de expresión proteica que reflejan la activación de las vías celulares y todas las mutaciones genéticas que subyacen al cáncer. Paralelamente, debemos desarrollar los medios para emplear este cuadro completo e identificar los objetivos correctos para el desarrollo de fármacos u otros tratamientos.

La misión del Instituto General es ayudar a impulsar esta etapa siguiente de la biomedicina. El Instituto incluye muchas clases de científicos –biólogos, químicos, médicos, matemáticos y otros– del MIT y de Harvard, incluyendo los hospitales de Harvard. Juntos estamos desarrollando nuevas maneras de generar información biológica y nuevos medios de aplicarla en los estudios médicos. También creemos firmemente en hacer disponibles al público todos los datos, de modo que cualquiera pueda utilizarlos para formular nuevas preguntas.

"El Proyecto Genoma Humano... era ciencia en su nivel máximo, una colaboración internacional de personas trabajando unidas para hacer algo superior a ellos mismos."



Meiosis y ciclos de vida sexual



▲ Fig. 13-1. Francis Ford Coppola y su familia.

Conceptos clave

- **13-1** Los hijos adquieren genes de los padres al heredar cromosomas
- 13-2 La fecundación y la meiosis se alternan en los ciclos de la vida sexual
- 13-3 La meiosis reduce el número de cromosomas de diploide a haploide
- **13-4** La variación genética producida en los ciclos de vida sexual contribuye a la evolución

Panorama general

Similitud y variación hereditarias

os organismos vivos se distinguen por su capacidad para perpetuar su propia especie. Solo los robles producen robles y solo los elefantes pueden crear más elefantes. Además, los hijos se parecen más a los padres que otros individuos de la misma especie relacionados. La transmisión de los rasgos de una generación a la siguiente se llama herencia (del latín heres, heredar). Junto con las similitudes heredadas, también existe la variación: la descendencia se diferencia en alguna medida de sus padres y hermanos. Los granjeros explotaron estas observaciones durante miles de años, al criar plantas y animales buscando los rasgos deseados. Así de antigua es la curiosidad acerca de las similitudes y las diferencias entre las personas, incluidos los miembros de la familia (fig. 13-1). Sin embargo, los mecanismos de la herencia y la variación, eludieron a los biólogos hasta el desarrollo de la genética en el siglo xx.

La genética es el estudio científico de la herencia y de la variación hereditaria. En esta unidad, usted aprenderá genética a nivel del organismo, la célula y la molécula. Desde el punto de vista práctico, observará cómo la genética moderna está revolucionando la medicina y la agricultura y considerará algunas cuestiones sociales y éticas originadas por nuestra capaci-

dad de manipular el DNA, el material genético. Al final de la unidad conocerá las contribuciones de los genetistas para resolver el misterio de cómo se originan los animales y las plantas multicelulares a partir de una sola célula, el óvulo fecundado. De hecho, los métodos y los descubrimientos genéticos están catalizando el progreso en todas las áreas de la biología, desde la biología celular hasta la fisiología, la biología evolutiva, la ecología e incluso el comportamiento.

En este capítulo comenzamos nuestro estudio de la genética examinando la manera en que los cromosomas se transmiten desde los padres a los hijos en los organismos que se reproducen sexualmente. Los procesos de meiosis (un tipo especial de división celular) y fecundación (la fusión del espermatozoide y el óvulo), mantienen el número de cromosomas característico de la especie durante el ciclo de vida sexual. Describiremos la mecánica celular de la meiosis y en qué difiere este proceso de la mitosis. Por último, consideraremos de qué forma tanto la meiosis como la fecundación contribuyen a la variación genética, como la variación obvia que se observa en la familia Coppola (fig. 13-1).

Concepto 13-1

Los hijos adquieren genes de los padres al heredar cromosomas

Los amigos de la familia pueden decirle que usted tiene las pecas de su madre o los ojos de su padre. Sin embargo, los padres no proporcionan, en sentido literal, pecas, ojos, cabello o cualquier otro rasgo a sus hijos. ¿Qué es entonces lo que se hereda en realidad?

Herencia de genes

Los padres transmiten a su descendencia información codificada en forma de unidades hereditarias denominadas

genes. Las decenas de miles de genes que heredamos de nuestras madres y padres constituyen nuestro genoma. Este vínculo genético con nuestros padres explica los parecidos familiares, como el color de ojos o las pecas. Nuestros genes programan los rasgos específicos que emergen a medida que nos desarrollamos desde el óvulo fecundado hasta convertiros en adultos.

Los genes son segmentos de DNA. Usted aprendió en los capítulos 1 y 5 que el DNA es un polímero de cuatro clases diferentes de monómeros, llamados nucleótidos. La información hereditaria se transmite en la forma de cada secuencia de nucleótidos específica del gen, como la información impresa se comunica en la forma de secuencias significativas de letras. El lenguaje es simbólico. El cerebro traduce las palabras y oraciones en imágenes mentales e ideas; por ejemplo, el objeto que imagina cuando lee "manzana" no se parece en nada a la palabra en sí misma. De manera análoga, la célula traduce las "oraciones" genéticas en pecas y otras características que no tienen ningún parecido con los genes. La mayoría de los genes programan células para sintetizar enzimas específicas y otras proteínas cuya acción acumulativa produce los rasgos heredados de un organismo. La programación de estos rasgos en la forma de DNA es uno de los temas unificadores de la biología.

La transmisión de los rasgos hereditarios tiene su base molecular en la replicación exacta del DNA, que produce copias de genes que pueden transmitirse desde los padres a la descendencia. En los animales y las plantas, las células reproductoras llamadas gametos son los vehículos que transmiten genes de una generación a la siguiente. Durante la fecundación, los gametos masculino y femenino (espermatozoides y óvulos) se unen, para transmitir de este modo los genes de ambos padres a su descendencia.

Excepto por minúsculas cantidades de DNA presentes en las mitocondrias y en los cloroplastos, el DNA de las células eucariontes se subdivide en cromosomas dentro del núcleo. Cada especie viviente tiene un número característico de cromosomas. Por ejemplo, los seres humanos tienen 46 cromosomas en casi todas sus células. Cada cromosoma es una molécula simple y larga de DNA elaboradamente enrollada en asociación con diversas proteínas. Un cromosoma incluye de varios cientos a unos pocos miles de genes, cada uno de los cuales es una secuencia específica de nucleótidos dentro de la molécula de DNA. La localización específica de un gen a lo largo del cromosoma se denomina el locus del gen (en plural, loci). Nuestra dotación genética se compone de los genes que llevamos en los cromosomas que heredamos de nuestros padres.

Comparación entre la reproducción sexual y asexual

Solo los organismos que se reproducen de forma asexual producen una descendencia que es una copia exacta de ellos mismos. En la reproducción asexual, un solo individuo es el único padre y transmite copias de todos sus genes a su descendencia. Por ejemplo, los organismos eucariontes unicelulares pueden reproducirse de forma asexual por división celular mitótica, en la que el DNA se copia y se distribuye por partes iguales en las dos células hijas. Los genomas de la descendencia son virtualmente copias exactas del genoma de los padres. Algunos organismos multicelulares son capaces también de reproducirse de forma asexual. Una hidra, que se rela-



Fig. 13-2. La reproducción asexual de una hidra. Este animal multicelular relativamente sencillo se reproduce por gemación. La yema, una masa localizada de células que se dividen por mitosis, se desarrolla dando lugar a una pequeña hidra que se desprende de la madre (MO).

ווווו כ,ט

ciona con las medusas, se puede reproducir mediante gemación (fig. 13-2). Debido a que las células de una yema derivan por mitosis del progenitor —de tal palo, tal astilla—, éste es por lo general idéntico a su progenitor desde el punto de vista genético. Un individuo que se reproduce de manera asexual da origen a un clon, un grupo de individuos genéticamente idénticos. En ocasiones aparecen diferencias genéticas en organismos que se reproducen de forma asexual como resultado de cambios en el DNA llamados mutaciones, que comentaremos en el capítulo 17.

En la reproducción sexual, un padre y una madre dan origen a descendencia que tiene combinaciones únicas de genes heredados de ambos. En contraste con un clon, la descendencia de la reproducción sexual varía genéticamente de sus hermanos y de ambos padres: existen variaciones sobre un rasgo común de semejanza familiar, no son réplicas exactas. La variación genética, como se muestra en la figura 13-1, es una consecuencia importante de la reproducción sexual. ¿Qué mecanismos generan esta variación? La clave es el comportamiento de los cromosomas durante el ciclo de vida sexual.

Evaluación de conceptos



- ¿Cómo se transmiten los rasgos de los padres (como el color del cabello) a su descendencia?
- 2. En ausencia de mutación, los organismos que se reproducen de forma asexual producen descendencia que es genéticamente idéntica entre sí y a los padres. Justifique su respuesta.
- 3. En los organismos que se reproducen sexualmente, ¿cuán similar es la descendencia a sus padres?

 Justifique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

La fecundación y la meiosis se alternan en los ciclos de la vida sexual

Un ciclo de vida es la secuencia de etapas de generación en generación de la historia reproductiva de un organismo, desde la concepción hasta la producción de su propia descendencia. En esta sección tomamos a los seres humanos como ejemplo para rastrear el comportamiento de los cromosomas a través de los ciclos de vida sexual. Comenzamos por considerar el recuento de cromosomas en las células somáticas y en los gametos humanos; luego exploraremos cómo se relaciona el comportamiento de los cromosomas con el ciclo de vida humano y con otros tipos de ciclos de vida sexual.

Conjuntos de cromosomas en las células humanas

En los seres humanos, cada **célula somática** —cualquier célula distinta de un gameto— tiene 46 cromosomas. Durante la mitosis, los cromosomas se condensan suficientemente como para ser visibles en el microscopio óptico. Debido a que los cromosomas difieren en el tamaño, en las posiciones de sus centrómeros y en el patrón de bandas de color producidas por ciertas tinciones, se pueden distinguir uno de otro por medio del examen microscópico cuando están suficientemente condensados.

El examen cuidadoso de una microfotografía de los 46 cromosomas humanos de una célula en mitosis revela que hay dos cromosomas de cada tipo. Esto se hace evidente cuando sus imágenes se ordenan por pares comenzando con el más largo de ellos. La ordenación resultante se denomina cariotipo (fig. 13-3). Los dos cromosomas que componen cada par tienen igual longitud, posición de centrómero y patrón de tinción: se denominan cromosomas homólogos. Ambos cromosomas de cada par llevan genes que controlan los mismos caracteres hereditarios. Por ejemplo, si un gen para el color de ojos se sitúa en un locus particular sobre cierto cromosoma, el homólogo de ese cromosoma también tendrá un gen que determina el color de ojos en el locus equivalente.

Los dos cromosomas denominados X e Y son una excepción importante del patrón general de cromosomas homólogos en las células somáticas humanas. Las mujeres tienen un par homólogo de cromosomas X (XX), pero los hombres tienen un cromosoma X y uno Y (XY). Solo pequeñas partes de los cromosomas X e Y son homólogas. La mayoría de los genes que se encuentran en el cromosoma X no tiene su contrapartida en el Y, y el cromosoma Y tiene genes de los que el X carece. Dado que determinan el sexo de un individuo, los cromosomas X e Y se llaman cromosomas sexuales. Los otros se denominan autosomas.

La existencia de pares homólogos de cromosomas en cada célula somática humana es consecuencia de nuestros orígenes sexuales. De cada padre heredamos un cromosoma de cada par. De modo que los 46 cromosomas presentes en nuestras células somáticas son en realidad dos conjuntos de 23 cromosomas, uno materno y otro paterno. El número de cromosomas de un solo conjunto se representa con n. Cualquier célula con dos conjuntos se denomina célula diploide y tiene un número diploide de cromosomas, abreviado como 2n. En el caso de los seres huma-

Figura 13-3

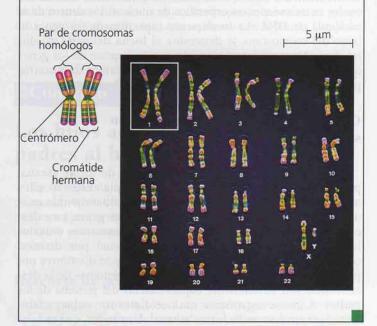
Mérodo de investigación Preparación de un cariotipo

APLICACIÓN Un cariotipo es un despliegue de cromosomas condensados dispuestos en pares. El cariotipo se puede emplear para investigar números anormales de cromosomas o cromosomas defectuosos asociados con ciertos trastornos congénitos, como el síndrome de Down.

Los cariotipos se preparan a partir de células somáticas aisladas, que se tratan con un fármaco para estimular la mitosis y luego crecen en cultivo durante varios días. Se tiñe una placa de células detenidas en metafase y luego se ven con un microscopio equipado con una cámara digital. Se introduce una fotografía digital de los cromosomas en un ordenador y se reorganizan electrónicamente en pares de acuerdo con su tamaño y forma.



RESULTADOS Este cariotipo muestra los cromosomas de un varón normal. Los patrones de bandas teñidas ayudan a identificar cromosomas específicos y sus partes. Si bien es difícil de discernir en el cariotipo, cada cromosoma en metafase se compone de dos cromátides hermanas unidas estrechamente (véase diagrama).



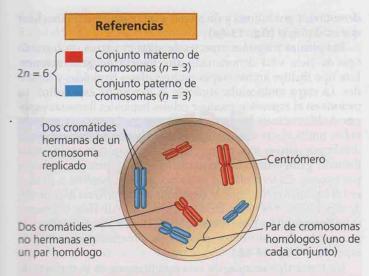


Fig. 13-4. Descripción de los cromosomas. Aquí se muestra una célula con un número diploide de 6 (2n = 6) en G₂ de la interfase, a continuación de la replicación de los cromosomas (los cromosomas se condensaron de forma artificial). Cada uno de los seis cromosomas duplicados está compuesto por dos crómatides hermanas unidas por el centrómero. Cada par homólogo está compuesto por un cromosoma del conjunto materno (rojo) y una del conjunto paterno (azul). Cada conjunto consta de tres cromosomas. Las cromátides no hermanas son cualquiera de dos cromátides en un par de cromosomas homólogos que no son cromátides hermanas.

nos, el número diploide es 46 (2n = 46), que es el número de cromosomas de nuestras células somáticas. En una célula en la que se ha producido una síntesis de DNA están duplicados todos los cromosomas y, por tanto, cada uno se compone de dos cromátides hermanas idénticas. La **figura 13-4** ayuda a aclarar los términos que utilizamos para describir los cromosomas duplicados en una célula diploide. Estudie esta figura para comprender las diferencias entre cromosomas homólogos, cromátides hermanas, cromátides no hermanas y conjuntos de cromosomas.

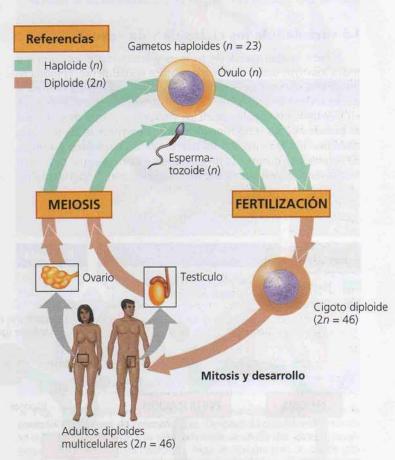
A diferencia de las células somáticas, los gametos (los espermatozoides y los óvulos) contienen un conjunto único. Estas células se llaman células haploides y tienen un número haploide de cromosomas (n). En el caso de los seres humanos, el número haploide es 23 (n = 23), que es el número de cromosomas que se encuentran en un gameto. El conjunto de 23 está compuesto por los 22 autosomas más un solo cromosoma sexual. Un ovocito no fecundado (también llamada óvulo) contiene un cromosoma X, pero un espermatozoide puede contener un cromosoma X o uno Y.

Nótese que cada especie que se reproduce de forma sexual tiene números haploides y diploides característicos. Éstos pueden ser mayores, menores o iguales que los valores de los seres humanos. Ahora permítanos ampliar el concepto de haploide y diploide para comprender el comportamiento de los cromosomas durante el ciclo de vida humano.

Comportamiento de los conjuntos de cromosomas en el ciclo de vida humana

El ciclo de vida humano comienza cuando un espermatozoide haploide del padre se fusiona con un óvulo haploide de la madre. Esta unión de gametos, que culmina con la fusión de sus núcleos, se denomina **fecundación**. El óvulo fecundado resultante, o **cigoto**, es diploide porque contiene dos conjuntos de cromosomas haploides que llevan genes en los que están representadas las líneas familiares parentales. A medida que un ser humano se desarrolla a partir de un cigoto hasta formar un adulto sexualmente maduro, la mitosis genera todas las células somáticas del cuerpo. Ambos conjuntos de cromosomas en el cigoto y todos los genes que portan se transmiten con precisión a nuestras células somáticas.

Las únicas células del cuerpo humano que *no* se producen por mitosis son los gametos, que se desarrollan en las gónadas, ovarios en la mujer y testículos en el varón (**fig. 13-5**). Imagine qué sucedería si los gametos humanos se originaran por mitosis: serían diploides como las células somáticas. En el siguiente ciclo de fecundación, cuando se fusionaran los dos gametos, el número de cromosomas normal de 46 se duplicaría a 92 y cada genera-



A Fig. 13-5. El ciclo de vida humano. En cada generación, la duplicación del número de conjuntos de cromosomas que se produce por la fecundación se compensa por la reducción a la mitad que procede de la meiosis. En el caso de los seres humanos, el número de cromosomas en una célula haploide es 23, que constituye un conjunto (n = 23); el número de cromosomas en el cigoto diploide y todas las células somáticas que se originan de él es 46, que constituye dos conjuntos (2n = 46).

Esta figura introduce un código de color que se utilizará más adelante en este libro para ilustrar otros ciclos de vida. Las flechas de color verde claro indican los estadios haploides de un ciclo de vida y las de color beige señalan los estadios diploides. ción subsiguiente volvería a duplicar el número una vez más. Esta situación hipotética de incrementar de forma constante el número de cromosomas en los organismos que se reproducen sexualmente se evita por medio del proceso de **meiosis**. Este tipo de división celular reduce el número de conjuntos de cromosomas de dos a uno en los gametos, lo que compensa la duplicación que se produce en la fecundación. En los animales, la meiosis se produce solo en los ovarios y los testículos. Como resultado, cada espermatozoide y óvulo humano es haploide (n = 23). La fecundación restablece la condición diploide al combinar dos conjuntos haploides de cromosomas y el ciclo de vida humano se repite, generación tras generación (fig. 13-5). Usted aprenderá más sobre la producción de espermatozoides y óvulos en el capítulo 46.

En general, los pasos del ciclo de vida humano son típicos de muchos animales. En efecto, los procesos de fecundación y meiosis son marcas registradas únicas de la reproducción sexual. Estos procesos se alternan en los ciclos de vida sexual, y equilibran los efectos de uno y otro sobre el número de cromosomas y perpetúan de esta manera el recuento de cromosomas de la especie.

La variedad de los ciclos de vida sexual

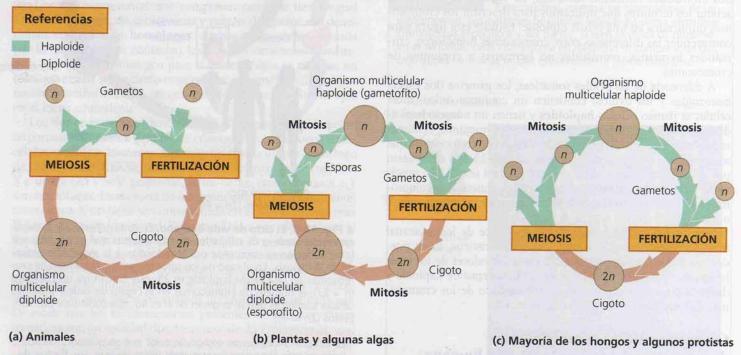
Si bien la alternancia de meiosis y fecundación es común a todos los organismos que se reproducen sexualmente, el momento del ciclo de vida en el que se producen estos dos sucesos varía de acuerdo con la especie. Estas variaciones se pueden agrupar en tres tipos principales de ciclos vitales. En el tipo de ciclo que se presenta en los seres humanos y en la mayoría de los restantes animales, los gametos son las únicas células haploides. La meiosis se produce durante la producción de gametos, que no sufren más divisiones celulares antes de la fecundación. El cigoto diploi-

de se divide por mitosis y da origen a un organismo multicelular que es diploide (fig. 13-6a).

Las plantas y algunas especies de algas muestran un segundo tipo de ciclo vital denominado alternancia de generaciones. Este tipo incluye ambas etapas multicelulares haploides y diploides. La etapa multicelular diploide se denomina esporofito. La meiosis en el esporofito produce células haploides llamadas esporas. A diferencia de los gametos, una espora da origen a un individuo multicelular sin fusionarse con otra célula. Una espora se divide por mitosis para generar un estadio haploide multicelular llamado gametofito. El gametofito haploide produce gametos por mitosis. La fecundación entre los gametos haploides produce un cigoto diploide, que se desarrolla en la próxima generación de esporofitos. Por tanto, en este tipo de ciclo de vida, la generación de esporofitos tiene como descendencia a un gametofito y la generación de gametofitos produce la próxima generación de esporofitos (fig. 13-6b).

Un tercer tipo de ciclo de vida está presente en la mayoría de los hongos y de algunos protistas, incluidas algunas algas. Después de que se fusionan los gametos y forman un cigoto diploide, se produce la meiosis sin desarrollar una descendencia diploide. La meiosis no da lugar a gametos, sino a células haploides, que luego se dividen por mitosis y originan un organismo adulto multicelular haploide. A continuación, el organismo haploide lleva a cabo la mitosis, y producen células que se transforman en gametos. El único estadio diploide en estas especies es el cigoto unicelular (fig. 13-6c) (tanto las células haploides *como* las diploides se pueden dividir por mitosis, según el tipo de ciclo de vida. Sin embargo, solo las células diploides, pueden sufrir meiosis).

Aunque los tres tipos de ciclos de vida sexual difieren en el momento de la meiosis y la fecundación, comparten un resulta-



▲ Fig. 13-6 Tres tipos de ciclos de vida sexual. La característica común de los tres ciclos es la alternancia de meiosis y fecundación, acontecimientos clave que contribuyen a la variación genética en la descendencia. Los ciclos difieren en el momento en que se producen estos dos acontecimientos clave.

do fundamental: cada ciclo de duplicación y de reducción a la mitad de los cromosomas contribuye a la variación genética en la descendencia. Una mirada más cercana a la meiosis revelará los orígenes de esta variación.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿En qué difiere el cariotipo de una mujer del de un
- 2. ¿Cómo mantiene el número normal de cromosomas de cada especie la alternancia de meiosis y fecundación en los ciclos de vida de los organismos que se reproducen sexualmente?
- 3. El espermatozoide del perro contiene 39 cromosomas. ¿Cuál es el número haploide y el diploide de los perros?
- 4. ¿Qué proceso (meiosis o mitosis) está implicado de forma más directa en la producción de gametos en los animales? ¿En las plantas y en la mayoría de los hongos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 13-3

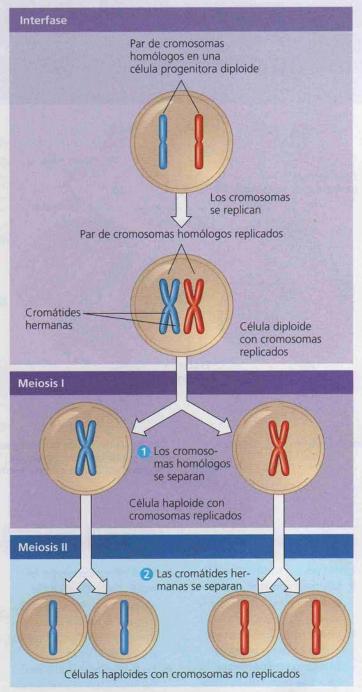
La meiosis reduce el número de cromosomas de diploide a haploide

Muchos de los pasos de la meiosis se asemejan a los correspondientes de la mitosis. La meiosis, como la mitosis, es precedida por la replicación de los cromosomas. Sin embargo, esta replicación simple va seguida por dos divisiones celulares consecutivas, denominadas meiosis I y meiosis II. Estas divisiones dan origen a cuatro células hijas (en lugar de las dos células hijas de la mitosis), cada una con la mitad de los cromosomas de las células progenitoras.

Etapas de la meiosis

En el esquema general de la meiosis de la **figura 13-7** se muestra cómo se replican ambos miembros de un par de cromosomas homólogos en una célula diploide y se reparten en cuatro células hijas haploides. Recuerde que las cromátides hermanas son dos copias de *un* cromosoma, unidas por el centrómero; juntas componen un cromosoma duplicado (fig. 13-4). En contraste, los dos cromosomas de un par homólogo son cromosomas individuales que se heredaron de padres diferentes; por lo general, no están conectados entre sí. Si bien los homólogos se ven parecidos al microscopio, pueden tener versiones diferentes de genes en los loci correspondientes (por ejemplo, un gen para pecas en un cromosoma y un gen para la ausencia de pecas en el mismo locus del cromosoma homólogo).

En la **figura 13-8** se describen con detalle las etapas de las dos divisiones de la meiosis de una célula animal cuyo número



▲ Fig. 13-7. Esquema general de la meiosis: cómo reduce la meiosis el número de cromosomas. Después de que los cromosomas se replican en la interfase, la célula diploide se divide dos veces y da origen a cuatro células hijas haploides. Aquí se muestra solo un par de cromosomas homólogos, que para mayor simplicidad se dibujan siempre en estado condensado (normalmente no se encuentran condensados durante la interfase). El cromosoma rojo procede de la madre y el azul del padre.

diploide es 6. La meiosis divide a la mitad el número total de cromosomas de una manera muy específica, al reducir el número de conjuntos de dos a uno, para que cada célula hija reciba un conjunto de cromosomas. Estudie la figura 13-8 detenidamente antes de pasar a la sección siguiente.

Exploración La división meiótica de una célula animal

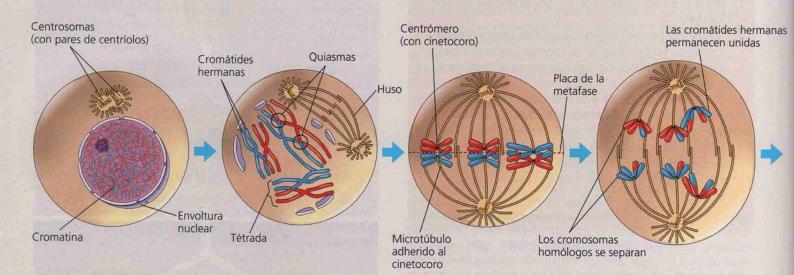
INTERFASE

MEIOSIS I: Separación de cromosomas homólogos

PROFASE I

METAFASE I

ANAFASE I



Los cromosomas se duplican

Par de cromosomas homólogos (rojo y azul) e intercambio de segmentos; 2n = 6 en este ejemplo Tétradas alineadas

Los pares de cromosomas homólogos se dividen

Interfase

- Los cromosomas se replican durante la fase S, pero permanecen sin condensar.
- Cada cromosoma replicado consta de dos cromátides hermanas genéticamente idénticas conectadas al centrómero.
- ► El centrosoma se replica y forma dos centrosomas.

Profase I

- Por lo general, esta fase ocupa más del 90% del tiempo necesario para la meiosis.
- Los cromosomas empiezan a condensarse.
- Los cromosomas homólogos se aparean holgadamente en toda su longitud, alineados con precisión gen por gen.

- ➤ En el entrecruzamiento, las moléculas de DNA de las cromátides no hermanas se rompen en lugares correspondientes y se vuelven a unir en el DNA de la otra.
- En la sinapsis se forma entre los homólogos una estructura proteica llamada complejo sinaptonémico, que los mantiene unidos fuertemente en toda su longitud.
- En la profase tardía se deshace el complejo sinaptonémico y cada par de cromosomas se hace visible en el microscopio como una tétrada, un grupo de cuatro cromátides.
- Cada tétrada tiene uno o más quiasmas, regiones donde se han producido entrecruzamientos, que mantienen los

- homólogos juntos hasta la ana-
- ► El movimiento de los centrosomas, formación de husos con microtúbulos, ruptura de la envoltura nuclear y dispersión de los nucléolos se produce como en la mitosis.
- ► En la profase tardía I (no se muestra aquí), los cinetocoros de cada homólogo se adhieren a los microtúbulos desde un polo u otro.

 Luego los pares de homólogos se mueven hacia la placa metafásica.

Metafase I

► Los pares de cromosomas homólogos, en forma de tétradas, ahora se encuentran dispuestos sobre la placa metafásica, con un

- cromosoma de cada par dispuesto hacia cada polo.
- Ambas cromátides de un homólogo se adhieren a los microtúbulos del cinetocoro de un polo; y las del otro homólogo se adhieren a los micotúbulos del polo opuesto.

Anafase I

- Los cromosomas se mueven hacia los polos, guiados por el aparato del huso.
- Las cromátides hermanas permanecen adheridas al centrómero y se mueven como una unidad hacia el mismo polo.
- Los cromosomas homólogos, compuestos cada uno de ellos por dos cromátides hermanas, se mueven hacia los polos opuestos.

MEIOSIS II: Separación de comátides hermanas

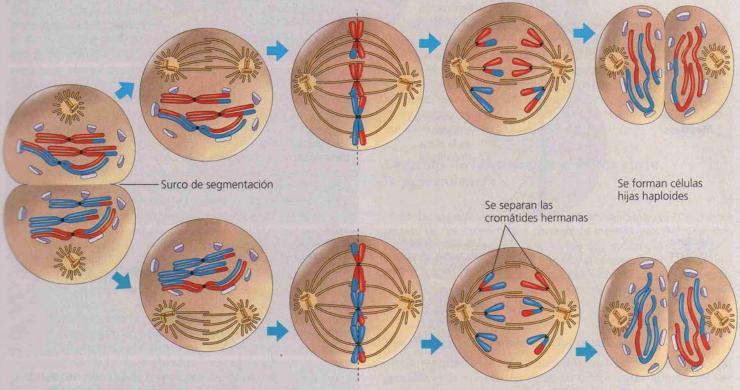
TELOFASE I Y

PROFASE II

METAFASE II

ANAFASE II

TELOFASE II Y CITOCINESIS



Se forman dos células haploides; los cromosomas todavía son dobles

Durante otro ciclo de división celular, las cromátides hermanas finalmente se separan; se originan cuatro células hijas haploides, que contienen cromosomas únicos

Telofase I y citocinesis

- Al comienzo de la telofase I, cada mitad de la célula tiene un conjunto haploide completo de cromosmas, pero cada cromosoma está compuesto todavía por dos cromátides hermanas.
- La citocinesis (división del citoplasma), por lo general, se produce de forma simultánea a la telofase I, para formar dos células hijas haploides.
- ➤ En las células animales se forma un surco de segmentación (en las células vegetales se forma una placa celular).
- ➤ En algunas especies pero no en todas, los cromosomas pierden la condensación y la envoltura nuclear y los nucléolos vuelven a formarse.

No se produce ninguna replicación cromosómica entre el final de la meiosis I y el comienzo de la meiosis II debido a que los cromosomas ya están replicados.

Profase II

- ► Se forma un aparato del huso.
- ► En la profase II tardía (no se muestra aquí), los cromosomas, cada uno compuesto todavía por dos cromátides, se mueven hacia la placa metafásica II.

Metafase II

- Los cromosomas se posicionan sobre la placa metafásica como en la mitosis.
- Debido al entrecruzamiento en la meiosis I, las dos cromátides

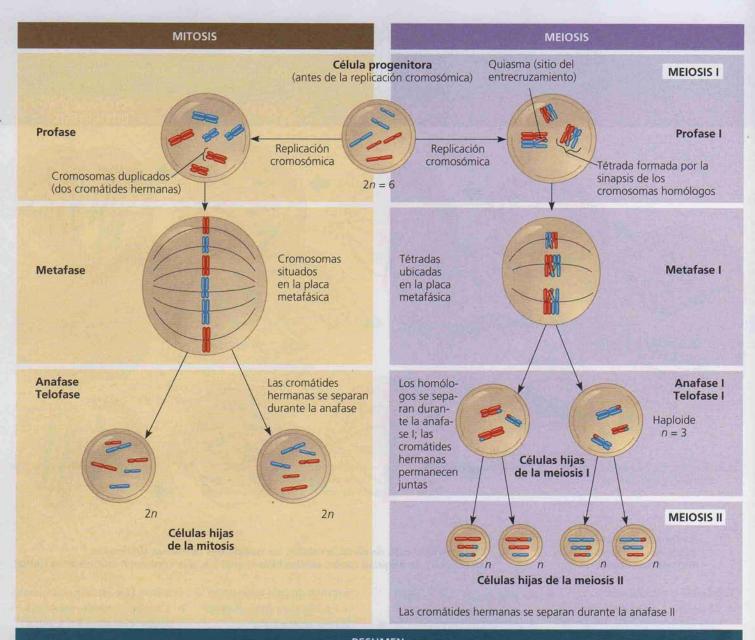
- hermanas de cada cromosoma *no* son idénticas desde el punto de vista genético.
- ► Los cinetocoros de las cromátides hermanas están adheridos a los microtúbulos que se extienden desde los polos opuestos.

Anafase II

- Por último, se separan los centrómeros de cada cromosoma y las cromátides hermanas se apartan.
- Ahora, las cromátides hermanas de cada cromosoma se mueven como dos cromosomas separados hacia polos opuestos.

Telofase II y citocinesis

- Se forma el núcleo, los cromosomas comienzan a perder su condensación y se produce la citocinesis.
- ➤ La división meiótica de una célula progenitora produce cuatro células hijas, cada una con un conjunto haploide (no replicado) de cromosomas.
- ➤ Cada una de las cuatro células hijas es genéticamente distinta de las otras y de la célula progenitora.



Propiedad	Mitosis	Meiosis
Replicación del DNA	Se produce durante la interfase antes de comenzar la mitosis	Se produce durante la interfase antes de comenzar la meiosis I
Número de divisiones	Una, que incluye profase, metafase, anafase y telofase	Dos, cada una incluye profase, metafase, anafase y telofase
Sinapsis de los cromosomas homólogos	No se produce	Se produce durante la profase I, al formar tétradas (grupos de cuatro cromátides); se asocia con el entrecruzamiento entre las cromátides no hermanas
Número de células hijas y composición genética	Dos, cada una diploide (2n) y genéticamente idéntica a la célula progenitora	Cuatro, donde cada haploide (n), contiene la mitad de los cromosomas de la célula progenitora, genéticamente diferentes de ésta y de las demás células hijas
Función en el cuerpo del animal	Permite originar un adulto multicelular a partir de un cigoto; produce células para el crecimien- to y la reparación tisular	Produce gametos; reduce el número de cromosomas a la mitad e introduce variación genética entre los gametos

▲ Fig. 13-9. Comparación entre mitosis y meiosis.

Comparación entre mitosis y meiosis

Ahora resumamos las diferencias fundamentales entre la meiosis y la mitosis. La meiosis reduce el número de conjuntos de cromosomas de dos (diploide) a uno (haploide), mientras que la mitosis conserva el número de conjuntos de cromosomas. Por ello, la mitosis produce células hijas que son genéticamente idénticas a sus células progenitoras y entre sí, en tanto que la meiosis origina células que difieren genéticamente de sus células progenitoras y entre sí.

En la **figura 13-9** se comparan la mitosis y la meiosis. Hay tres acontecimientos que son exclusivos de la meiosis y todos ellos se producen durante la meiosis I.

- 1. Sinapsis y entrecruzamiento. Durante la profase I, los cromosomas homólogos duplicados se alinean y se conectan físicamente en toda su longitud mediante una estructura proteica similar a una cremallera, el complejo sinaptonémico; este proceso se denomina sinapsis. La reorganización genética de las cromátides no hermanas, conocido como entrecruzamiento, también se produce durante la profase. Después de desmontar el complejo sinaptonémico en la profase tardía, las cuatro cromátides de un par homólogo se vuelven visibles al microscopio óptico como una tétrada. Cada tétrada contiene normalmente por lo menos una región con forma de X llamada quiasma, que es la manifestación física del entrecruzamiento. La sinapsis y el entrecruzamiento normalmente no se producen durante la mitosis.
- 2. Tétradas sobre la placa metafásica. En la metafase I de la meiosis, los cromosomas homólogos apareados (tétradas) se sitúan en la placa metafásica, en lugar de los cromosomas individuales replicados como en la mitosis.
- 3. Separación de los homólogos. En la anafase I de la meiosis, los cromosomas duplicados de cada par homólogo se mueven hacia los polos opuestos, pero las cromátides hermanas de cada cromosoma duplicado permanecen adheridas. En la mitosis, las cromátides hermanas se separan.

Se denomina división reductora a la meiosis I porque disminuye a la mitad el número de conjuntos de cromosomas por célula, una reducción de dos conjuntos (estado diploide) a un conjunto (estado haploide). Las cromátides hermanas luego se separan durante la segunda división meiótica, la meiosis II, para producir células hijas haploides. El mecanismo para separar las cromátides hermanas es virtualmente idéntico en la meiosis II y en la mitosis.

Evaluación de conceptos

- Usando el concepto de conjunto de cromosomas explique brevemente por qué la mitosis conserva el número de cromosomas, mientras que la meiosis lo reduce a la mitad.
- 2. ¿Por qué los cromosomas de una célula en la metafase de la mitosis son similares y diferentes de los cromosomas de una célula en la metafase de la meiosis II?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 13-4

La variación genética producida en los ciclos de vida sexual contribuye a la evolución

¿De qué modo explicamos la variación genética ilustrada en la figura 13-1? Como aprenderá en los últimos capítulos, las mutaciones son la fuente original de la diversidad genética. Estos cambios en el DNA de un organismo crean diferentes versiones de genes. Cuando aparecen estas diferencias, la reorganización de las versiones durante la reproducción sexual da lugar a la variación que hace que cada miembro de una especie tenga una combinación única de rasgos.

Orígenes de la variación genética entre la descendencia

En las especies que se reproducen sexualmente, el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis y la fecundación explica la mayor parte de la variación que aparece en cada generación. Examinemos tres mecanismos que contribuyen a la variación genética que se origina a partir de la reproducción sexual: la distribución independiente de los cromosomas, el entrecruzamiento y la fecundación aleatoria.

Distribución independiente de los cromosomas

Un aspecto de la reproducción sexual que genera variación genética es la orientación aleatoria de los pares homólogos de cromosomas en la metafase de la meiosis I. En la metafase I, los pares homólogos, que se componen de un cromosoma materno y uno paterno, se sitúan sobre la placa metafásica (nótese que los términos *materno* y *paterno* se refieren, respectivamente, a la madre y al padre del individuo cuyas células se someten a meiosis). Cada par se puede orientar sea con su homólogo materno o paterno, más cerca de un polo determinado: su orientación es aleatoria como el lanzamiento de una moneda. De esta manera, existe un 50% de posibilidad de que una determinada célula hija de la meiosis I, obtenga el cromosoma materno de un cierto par homólogo y un 50% de que reciba el cromosoma paterno.

Debido a que cada par homólogo de cromosomas se ubica de forma independiente de los otros pares en la metafase I, la primera división meiótica da como resultado que la distribución de los homólogos materno y paterno de cada par en las células hijas sea independiente de los demás pares. Esto se denomina distribución independiente. Cada célula hija es el resultado de una de todas las combinaciones posibles de cromosomas maternos y paternos. Como se muestra en la figura 13-10, el número de combinaciones posibles para las células hijas formadas por meiosis de una célula diploide con dos pares homólogos de cromosomas (2n = 4) es cuatro. De la meiosis de una sola célula diploide podrían originarse solo dos de las cuatro combinaciones de células hijas presentadas en la figura, debido a que una única célula progenitora puede tener una u otra de las posibles disposiciones cromosómicas de la metafase I, pero no ambas. Sin embargo, la población resultante de células hijas a partir de la meiosis de un gran número de células diploides contiene los cuatro tipos en números aproximadamente iguales.

En el caso de n = 3 son posibles ocho combinaciones de cromosomas para las células hijas. De modo general, si durante la meiosis los cromosomas se distribuyen de forma independiente, el número de combinaciones posibles es 2^n , donde n representa el número haploide del organismo

En el caso de los seres humanos, el número haploide (n) en la fórmula es 23. Por tanto, el número de posibles combinaciones de cromosomas maternos y paternos en los gametos resultantes es 2²³ o alrededor de 8 millones. Cada gameto que usted produce en su vida contiene una de aproximadamente 8 millones de posibles combinaciones de cromosomas heredados de su madre y su padre.

Entrecruzamiento

Como consecuencia de la distribución independiente de los cromosomas durante la meiosis, cada uno de nosotros produce un grupo de gametos que difiere en gran medida en la combinación de los cromosomas que heredamos de nuestros

padres. En la figura 13-10 se sugiere que cada cromosoma presente en un gameto es de origen exclusivamente materno o paterno. En realidad, éste *no* es el caso porque el entrecruzamiento produce **cromosomas recombinantes**, que son cromosomas individuales que portan genes (DNA) derivados de los dos padres (fig. 13-11).

El entrecruzamiento comienza en una fase muy temprana de la profase I, a medida que los cromosomas homólogos se aparean sin cohesión en toda su longitud. Cada gen ubicado en un cromosoma se alinea con precisión con el gen correspondiente del homólogo. En un proceso simple de entrecruzamiento, las moléculas de DNA de las dos cromátides no hermanas —una cromátide materna y otra paterna de un par homólogo— se rompen en el mismo lugar y luego se vuelven a unir al DNA de la otra. Es decir, que desde el punto de ruptura hasta el final, el segmento de cada cromátide hermana se une al resto de la otra cromátide. En efecto, los dos segmentos homólogos intercambian lugares o se entrecruzan, para producir cromosomas con combinaciones nuevas de genes paternos y maternos (fig. 13-11).

En los seres humanos se produce un promedio de uno a tres entrecruzamientos por cada par de cromosomas, según el tamaño del cromosoma y la posición de su centrómero. Algunas investigaciones recientes indican que, en algunas especies, el entrecruzamiento es esencial para la sinapsis y la distribución adecuada de los cromosomas en la meiosis I. Sin embargo, todavía no se conoce por completo la relación exacta entre entrecruzamiento y sinapsis y parece que varía entre las especies.

En la metafase II, los cromosomas que contienen una cromátide recombinante o más de una pueden orientarse de dos maneras alternativas, no equivalentes con respecto a los otros cromosomas, porque sus cromátides hermanas no son ya gemelas. La distribución independiente de estas cromátides hermanas no idénticas durante la meiosis II aumenta aun más el número de tipos genéticos de células hijas que pueden originarse de la meiosis.

Conjunto de cromosomas maternos Conjunto de cromosomas paternos Dos disposiciones igualmente probables de cromosomas en la metafase I Metafase II

Referencias

Combinación 1

▲ Fig. 13-10. Distribución independiente de los cromosomas homólogos en la meiosis.

Células hijas

En el capítulo 15 podrá aprender más sobre el entrecruzamiento. Por ahora, el hecho fundamental es que el entrecruzamiento, al combinar el DNA heredado de ambos padres en un único cromosoma, es una fuente importante de variación genética en los ciclos de vida sexual.

Combinación 3

Combinación 4

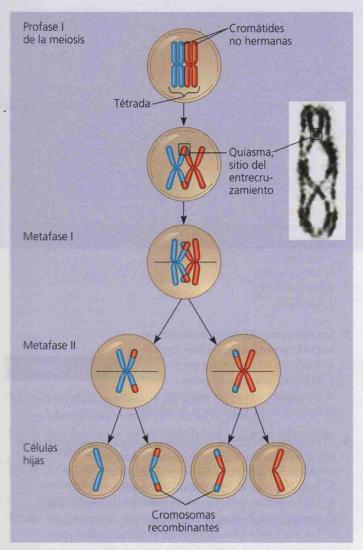
Fecundación aleatoria

Combinación 2

La naturaleza aleatoria de la fecundación aumenta la variación genética que se origina en la meiosis. En los seres humanos, por ejemplo, cada gameto masculino o femenino representa una de aproximadamente 8 millones de combinaciones de cromosomas posibles, debido a la distribución independiente durante la meiosis. La fusión de un solo gameto masculino con un solo gameto femenino durante la fecundación producirá un cigoto con alguna de los aproximadamente 64 billones (8 millones × 8 millones) de combinaciones diploides (si calcula 2²³ × 2²³ con exactitud, encontrará que el total en realidad supera los 70 billones). Al agregar la variación obtenida por el entrecruzamiento, el número de posibilidades es, verdaderamente, astronómico. No resulta sorprendente que hermanos y hermanas puedan ser tan diferentes. Usted *es* realmente un ser único.

Importancia evolutiva de la variación genética en las poblaciones

Ahora que usted sabe de qué manera se originan nuevas combinaciones de genes en la descendencia en una población que se reproduce sexualmente, veamos el modo de que la variación genética de una población se relaciona con la evolución. Darwin reconoció que una población evoluciona a través del éxito reproductivo de cada uno de sus distintos miembros. En promedio, los individuos mejor adaptados al medio local dejan mayor descendencia, y así transmiten sus genes. Esta selección



▲ Fig. 13-11. Resultados del entrecruzamiento durante la meiosis.

natural ocasiona la acumulación de las variaciones genéticas favorecidas por el ambiente. A medida que éste cambia, la población logra sobrevivir si, en cada generación, por lo menos algunos de sus miembros pueden afrontar con eficacia las nuevas condiciones. Las nuevas variaciones genéticas pueden funcionar mejor que las que prevalecieron antes. En este capítulo hemos visto cómo contribuye la reproducción sexual a la variación genética presente en una población, la que en última instancia procede de las mutaciones.

Si bien Darwin advirtió que la variación heredable era la que hacía posible la evolución, no pudo explicar por qué la descendencia se parece –pero no es idéntica– a sus padres. Gregor Mendel, un contemporáneo de Darwin, publicó una teoría de la herencia que ayudaba a explicar la variación genética pero, curiosamente, sus descubrimientos no tuvieron impacto en los biólogos hasta 1900, más de 15 años después de que Darwin (1809-1882) y Mendel (1822-1884) hubieran muerto. En el próximo capítulo aprenderá de qué modo descubrió Mendel las reglas básicas que gobiernan la herencia de los rasgos específicos.

Evaluación de conceptos



- 1. La mosca de la fruta tiene un número diploide de 8 y la abeja de la miel tiene un número diploide de 32. En el supuesto de que no haya entrecruzamiento, la variación genética entre la descendencia de los mismos dos padres, ¿sería mayor en la mosca de la fruta o en la abeja? Justifique su respuesta.
- 2. ¿En qué circunstancias el entrecruzamiento durante la meiosis no contribuye a la variación genética entre las células hijas?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 13

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto



Los hijos adquieren genes de los padres al heredar cromosomas

- ▶ Herencia de genes (pp. 238-239). Cada gen en el DNA del organismo tiene un locus específico en un cromosoma determinado. Heredamos un conjunto de cromosomas de nuestra madre y un conjunto de cromosomas de nuestro padre.
- Comparación entre la reproducción sexual y asexual (p. 239). En la reproducción asexual, una célula madre produce descendencia genéticamente idéntica por medio de la mitosis. La reproducción sexual combina conjuntos de genes a partir de dos padres diferentes, para formar una descendencia diversa desde el punto de vista genético.

Concepto



La fecundación y la meiosis se alternan en los ciclos de la vida sexual

- Conjuntos de cromosomas en las células humanas (pp. 240-241). Las células somáticas humanas normales tienen 46 cromosomas compuestos por dos conjuntos, uno de 23 cromosomas derivado de cada padre. En las células diploides (2n = 46), cada uno de los 22 autosomas maternos tiene un cromosoma paterno homólogo. El par 23, los cromosomas sexuales, determina si la persona es mujer (XX) u hombre (XY).
- ▶ Comportamiento de los conjuntos de cromosomas en el ciclo de vida humana (pp. 241-242). En la madurez sexual, los ovarios y los testículos (las gónadas) producen gametos haploides por meiosis y cada gameto contiene un solo conjunto de 23 cromosomas. Durante la fecundación se unen un óvulo y un espermatozoide para formar un cigoto unicelular diploide (2n), que se desarrolla formando un organismo multicelular por mitosis.

La variedad de los ciclos de vida sexual (pp. 242-243). Los ciclos de vida sexual difieren en el momento de la meiosis en relación con la fecundación. Los organismos multicelulares pueden ser diploides o haploides o bien alternar entre generaciones haploides o diploides.

Concepto

La meiosis reduce el número de cromosomas de diploide a haploide

- Etapas de la meiosis (pp. 243-245). Las dos divisiones celulares de la meiosis producen cuatro células haploides hijas. El número de conjuntos de cromosomas se reduce de diploide a haploide durante la meiosis I, la división reductora.
- Comparación entre mitosis y meiosis (pp. 246-247). La meiosis se distingue de la mitosis por tres acontecimientos de la meiosis I: la sinapsis, que se asocia con el entrecruzamiento; el posicionamiento de los cromosomas homólogos apareados (tétradas) sobre la placa metafásica y el movimiento de los dos cromosomas de cada par homólogo (no las cromátides hermanas) hacia los polos opuestos durante la anafase I. La meiosis II separa las cromátides hermanas.

Concepto

La variación genética producida en los ciclos de vida sexual contribuye a la evolución

- Orígenes de la variación genética entre la descendencia (pp. 247-248). Los acontecimientos de la reproducción sexual que contribuyen a la variación genética en una población son la distribución independiente de los cromosomas durante la meiosis, el entrecruzamiento durante la meiosis I y la fecundación aleatoria de los óvulos por los espermatozoides.
- Importancia evolutiva de la variación genética en las poblaciones (pp. 248-249). La variación genética es la materia prima para la evolución por selección natural. Las mutaciones son la fuente original de esta variación; la producción de combinaciones nuevas de genes variantes en la reproducción sexual genera una diversidad genética adicional.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Una célula humana que contiene 22 autosomas y un cromosoma Y es:
 - a. Una célula somática de un hombre.
 - b. Un cigoto.
 - c. Una célula somática de una mujer.
 - d. Un espermatozoide.
 - e. Un óvulo.
- 2. Los cromosomas homólogos se mueven hacia los polos opuestos de una célula en división durante:
 - a. La mitosis.
- d. La fecundación.
- b. La meiosis I.
- e. La fisión binaria.
- c. La meiosis II.
- 3. La meiosis II es similar a la mitosis en que:
 - a. Se produce la sinapsis de los cromosomas homólogos.
 - b. El DNA se replica antes de la división.
 - c. Las células hijas son diploides.
 - d. Las cromátides hermanas se separan durante la anafase.
 - e El número de cromosomas se reduce.

- 4. Si el contenido de DNA de una célula diploide en la fase G, del ciclo celular es x, luego el contenido de DNA de la misma célula en la metafase de la meiosis I será:
 - a. 0,25x
- b. 0,5x
- d. 2x
- 5. Si continuamos siguiendo el linaje celular de la pregunta 4, después el contenido de DNA en la metafase de la meiosis II será:
- b. 0,5x
- c. x
- d. 2x
- 6. ¿Cuántas combinaciones diferentes de cromosomas materno y paterno se pueden empaquetar en los gametos producidos por un organismo con un número diploide de 8 (2n = 8)? c. 8
- b. 4
- d. 16
- e. 32
- 7. El producto inmediato de la meiosis en una planta es:
 - a. Una espora.
 - b. Un gameto.
 - c. Un esporofito.
 - d. Un gametofito.
 - e. Un cigoto.
- 8. Los organismos haploides multicelulares:
 - a. Por lo general se denominan esporofitos.
 - b. Producen células nuevas por crecimiento por meiosis.
 - c. Producen gametos por mitosis.
 - d. Se encuentran solo en ambientes acuáticos.
 - e. Son resultado directo de la fecundación.
- 9. El entrecruzamiento por lo general contribuye a la variación genética al intercambiar segmentos cromosómicos entre:
 - a. Las cromátides hermanas de un cromosoma.
 - b. Las cromátides de cromosomas no homólogos.
 - c. Las cromátides no hermanas de cromosomas homólogos.
 - d. Los loci no homólogos del genoma.
 - e. Los autosomas y los cromosomas sexuales.
- 10. Al comparar los ciclos de vida típicos de las plantas y los animales, una etapa encontrada en las plantas pero no en los animales es un:
 - a. Gameto.
- c. Diploide multicelular.

b. Cigoto.

d. Haploide multicelular.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Muchas especies se pueden reproducir por vía sexual y asexual. Comente el significado evolutivo del cambio de la reproducción asexual a la sexual que se produce en algunos organismos cuando las condiciones del medio se vuelven desfavorables.

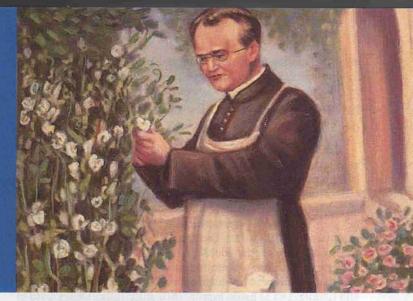
Problemas científicos

Al preparar el cariotipo de un animal que está estudiando usted descubre que sus células somáticas tienen tres conjuntos de cromosomas homólogos, una condición llamada triploidía. ¿Qué puede haber sucedido?

Ciencia, tecnología y sociedad

A partir de pequeños trozos de hojas de pino de crecimiento rápido y recto podemos desarrollar miles de árboles idénticos desde el punto de vista genético que son mejores productores de madera. ¿Cuáles son las ventajas y las desventajas a corto y a largo plazo de este enfoque?

Mendel y el concepto de gen



▲ Fig. 14-1. Gregor Mendel y sus guisantes.

Conceptos clave

- 14-1 Mendel empleó el método científico para identificar dos leyes de la herencia
- 14-2 Las leyes de la probabilidad rigen la herencia mendeliana
- 14-3 Los patrones de la herencia suelen ser más complejos que lo previsto por la simple genética mendeliana
- 14-4 Muchos rasgos humanos siguen los patrones mendelianos de la herencia

Panorama general

La "baraja" de los genes

jos pardos, azules, verdes o grises; cabello negro, castaño, rubio o pelirrojo: éstos son solo unos pocos ejemplos de las variaciones hereditarias que podemos observar entre los individuos de una población. ¿Qué principios genéticos explican la transmisión de estos rasgos de los padres a su descendencia?

Una explicación posible de la herencia es la hipótesis de la mezcla," la idea de que el material genético aportado por los padres se mezcla de manera análoga al modo en que las pinturas azul y amarilla lo hacen para formar el verde. Esta hipótesis predice que después de muchas generaciones, una población que se aparea libremente dará origen a una población uniforme de individuos. Sin embargo, nuestras observaciones cotidianas y los resultados de los experimentos de reproducción realizados con animales y plantas contradicen esta predicción. La hipótesis de la mezcla falla también al explicar otros fenómenos de la herencia, como los rasgos que reaparecen después de "saltarse" una generación.

Una alternativa al modelo de la mezcla es la hipótesis de la herencia "particulada": el concepto de gen. De acuerdo con este modelo, los padres transmiten unidades heredables discretas —genes— que retienen sus identidades separadas en la descendencia. Una colección de genes de un organismo se parece más a una baraja de cartas o a un balde de canicas que a la paleta de un pintor. En forma semejante a las cartas y las canicas, los genes se pueden distribuir y transmitir de generación en generación sin diluirse.

La genética moderna surgió en el jardín de una abadía, donde un monje llamado Gregor Mendel documentó un mecanismo en partículas de la herencia. La pintura de la **figura 14-1** ilustra a Mendel trabajando con su organismo experimental, el guisante (o arvejilla). Mendel desarrolló su teoría de la herencia varias décadas antes de que fuera observado el comportamiento de los cromosomas en el microscopio y entendido su significado. De modo que en este capítulo pasaremos desde el estudio de los cromosomas a relatar cómo llegó Mendel a su teoría. También exploraremos cómo predecir la herencia de ciertas características y considerar patrones hereditarios más complejos que los observados por Mendel en los guisantes. Por último, veremos la manera en que se aplica el modelo mendeliano a la herencia de las variaciones humanas, incluidos los trastornos hereditarios como la anemia drepanocítica.

Concepto 14-1

Mendel empleó el método científico para identificar dos leyes de la herencia

Mendel descubrió los principios básicos de la herencia al cultivar guisantes en el jardín mediante experimentos proyectados cuidadosamente. A medida que repasamos su trabajo se ponen en evidencia los elementos clave del proceso científico que se introdujeron en el capítulo 1.

Enfoque experimental y cuantitativo de Mendel

Mendel creció en una pequeña granja de sus padres en una región de Austria que ahora es parte de la República Checa. En la escuela de este área agrícola, Mendel y los demás alumnos recibieron nociones sobre agricultura junto con la enseñanza básica. Más tarde, Mendel debió superar dificultades financieras y enfermedades para destacarse en el colegio secundario y en el Instituto Filosófico Olmutz.

En 1843, a la edad de 21 años, ingresó en el monasterio augustiniano. Tras no aprobar un examen para convertirse en maestro, acudió a la Universidad de Viena donde estudió desde 1851 hasta 1853. Estos fueron años muy importantes para el desarrollo de Mendel como científico. Dos profesores ejercieron una influencia especial sobre él. Uno fue el físico Christian Doppler, quien estimuló a sus alumnos a aprender ciencia a través de la experimentación e instruyó a Mendel para usar las matemáticas con el propósito de ayudar a explicar los fenómenos naturales. El segundo fue un botánico llamado Franz Unger, quien despertó su interés en las causas de la variación en las plantas. Estas personas influyeron en los experimentos posteriores de Mendel con guisantes.

Después de estudiar en la universidad, fue seleccionado para enseñar en una escuela en la que otros maestros compartían su entusiasmo en la investigación científica. Además, muchos profesores universitarios e investigadores vivían en el monasterio con Mendel. Y lo más importante: desde hacía bastante tiempo, los monjes tenían interés en el cultivo de las plantas. En 1857, Mendel comenzó a cultivar guisantes en el jardín de la abadía para estudiar la herencia. En sí mismo, esto no parece algo extraordinario. Lo que sí fue extraordinario era el enfoque nuevo que Mendel le daba a los viejos conceptos acerca de la herencia.

Probablemente, eligió trabajar con guisantes porque había muchas variedades. Por ejemplo, una variedad tenía flores púrpuras y otra las tenía blancas. Un carácter es una característica heredable, como el color de una flor, que varía entre los individuos. Cada variante de un carácter, como el color púrpura o el blanco de las flores, se denomina rasgo (algunos genetistas emplean los términos carácter y rasgo como sinónimos, pero en este libro los diferenciamos).

Otra ventaja de utilizar guisantes era que Mendel podía controlar de manera estricta qué plantas fecundaban a otras. Los órganos reproductores de una planta de guisantes están en sus flores, y cada una de ellas tiene tanto órganos productores de polen (estambres) como un órgano portador de óvulos (carpelo). En la naturaleza, las plantas de guisantes generalmente se autofertilizan: los granos de polen liberados de los estambres caen sobre el carpelo de la misma flor y el esperma del polen fertiliza los óvulos del carpelo. Para lograr la polinización cruzada (fertilización entre plantas diferentes), Mendel extirpó los estambres inmaduros de una planta antes de que produjeran polen y luego espolvoreó el polen de otra planta sobre las flores sin estambre (fig. 14-2). Cada cigoto resultante se convirtió luego en un embrión encerrado en una semilla (guisante). Bien garantizando la autopolinización o llevando a cabo una polinización cruzada artificial, Mendel podía siempre estar seguro del parentesco de las nuevas semillas.

Mendel eligió rastrear solo los caracteres que variaban totalmente, "sí o no", en lugar de parcialmente, "más o menos". Por ejemplo, sus plantas tenían flores púrpuras o blancas; no había nada intermedio entre estas dos variedades. En cambio, si se hubiera dedicado a estudiar los caracteres que varían de forma continua entre los individuos -el peso de las semillas, por ejemplo- no habría descubierto la naturaleza "particulada" de la herencia (aprenderá por qué más adelante).

Figura 14-2 Método de investigación Cruzamiento de las plantas de guisantes. Por medio del cruzamiento (fertilización) de dos variedades de líneas genéticamente puras de un organismo, los científicos pueden estudiar los patrones de la herencia. En este ejemplo, Mendel cruzó plantas de guisantes que se diferenciaban en el color de las flores. TÉCNICA Se quitan los estambres de la flor púrpura Se transfiere el polen que contiene los gametos masculinos desde los estambres de las flores blancas a los carpelos que tienen los óvulos de flores púrpuras Generación parental (P) Estambres Carpelo Carpelo polinizado madurado en la vaina Semillas plantadas a partir de la vaina RESULTADOS Cuando el polen de una flor blanca fertiliza los óvulos de una flor púrpura, todos los híbridos de la primera generación tienen flores púrpuras. El resultado es el mismo para el cruzamiento recíproco, transferencia del polen de las flores púrpuras a las flores blancas. Descendencia: todas las flores son de color Primera púrpura

generación

Mendel también se aseguró de comenzar sus experimentos con líneas genéticamente puras. Cuando las plantas que son de líneas genéticamente puras se autopolinizan, toda su descendencia es de la misma variedad. Por ejemplo, una planta con flores púrpuras es de líneas genéticamente puras si las semillas producidas por autopolinización dan origen a plantas

que también tienen flores púrpuras.

En un experimento típico de reproducción, Mendel polini-26 de forma cruzada dos variedades distintas de guisantes de líneas genéticamente puras; por ejemplo, plantas con flores purpuras y plantas con flores blancas (fig. 14-2). Esta fertilización o cruzamiento de dos variedades de líneas genéticamente puras se denomina hibridación. Se conoce como generación P (generación parental) a los padres de líneas puras y generación F1 (primera generación filial) a su descendencia híbrida. Si se permite que estos híbridos F₁ se autopolinicen, se produce una generación F2 (segunda generación filial). Por lo general, Mendel seguía los rasgos por lo menos de las generaciones P. F. y F2. Si se hubiera detenido en la generación F1, no habría descubierto los patrones básicos de la herencia. Fue principalmente por su análisis cuantitativo de las plantas F2, que descubrió los dos principios fundamentales de la herencia que se conocen ahora como ley de la segregación y ley de la distribución independiente.

Ley de la segregación

Si el modelo de mezcla de la herencia fuera correcto, los híbridos F₁ de un cruzamiento entre plantas de guisantes de flores púrpura y las de flores blancas tendrían flores de color púrpura pálido, intermedio entre las dos variedades de la generación P. En la figura 14-2 puede ver que el experimento produjo un resultado muy diferente: toda la descendencia F₁ tuvo flores tan púrpuras como las de los padres. ¿Qué pasó con la contribución genética de las plantas de flores blancas transmitida a los híbridos? Si se hubiera perdido, entonces las plantas F₁ podrían producir solo descendencia de flores púrpuras en la generación F₂. Pero Mendel permitió que las plantas F₁ se autopolinizaran y plantó sus semillas: el rasgo de flores blancas reapareció en la generación F₂.

Utilizó muchas muestras y llevó un registro exacto de sus resultados: 705 de las plantas F₂ tenían flores púrpuras y 224 tenían flores blancas. Estos datos se ajustan a una proporción de aproximadamente tres flores púrpuras por cada flor blanca (3:1) (fig. 14-3). Mendel concluyó que el factor hereditario para las flores blancas no desaparecía en las plantas F₁, sino que solo el factor para las flores púrpura estaba afectando al color en estos híbridos. En la terminología de Mendel, el color púrpura de la flor es un rasgo dominante y el color blanco es recesivo. La reaparición de las plantas con flores blancas en la generación F₂ era una evidencia de que el factor heredable que originaba el rasgo recesivo no se había diluído por la coexistencia con el factor de flores púrpuras en

los híbridos F₁.

Mendel observó el mismo patrón de herencia en otros seis caracteres, cada uno de ellos representado por dos rasgos diferentes (**cuadro 14-1**). Por ejemplo, las semillas parentales de guisantes eran lisas o rugosas. Cuando Mendel cruzó sus dos variedades de líneas genéticamente puras, todos los hibridos F₁ produjeron semillas lisas; éste es el rasgo dominante. En la generación F₂, el 75% de las semillas eran lisas y el 25% rugosas, una proporción de 3:1, como en la figura 14-3. Ahora veamos cómo dedujo Mendel de sus resultados

experimentales la ley de la segregación. En nuestra explicación utilizaremos términos modernos en lugar de los empleados por Mendel (por ejemplo, usaremos "gen" en lugar del "factor heredable" de Mendel).

Modelo de Mendel

Mendel desarrolló una hipótesis o modelo para explicar el patrón de herencia 3:1 que observó en forma constante en la descendencia F₂ de sus experimentos con guisantes. Describimos cuatro conceptos relacionados integrados por este modelo, de los cuales el cuarto es la ley de la segregación.

Primero, las versiones alternativas de los genes explican las variaciones de los caracteres heredados. El gen para el color de las flores en las plantas de guisantes, por ejemplo, existe en dos versiones, una para las flores púrpuras y otra para las blancas. Estas versiones alternativas de un gen ahora se denominan alelos (fig. 14-4). Hoy es posible relacionar este concepto con los cromosomas y el DNA. Como se mencionó en el capítulo 13, cada gen reside en un locus específico de un cromosoma espe-

Figura 14-3 westigación Cuando una planta de guisantes F₁ de flores púrpuras se autopoliniza, ¿qué color de flor aparece en la generación F₂? **EXPERIMENTO** Se cruzaron (simbolizado por la x) plantas de guisantes de líneas genéticamente puras de flores púrpura y de flores blancas. Se les permitió a los híbridos F₁ resultantes autopolinizarse o cruzarse con otros híbridos F₁. Se observó el color de las flores en la generación F₂. Generación P (padres de líneas genéticamente puras) Flores púrpuras blancas Generación F, (híbridos) Todas las plantas tuvieron flores púrpuras

En la generación F₂ aparecieron tanto flores púrpuras como blancas. En el experimento de Mendel, 705 plantas tenían flores púrpuras y 224, flores blancas, una proporción de alrededor de 3 púrpuras:1 blanca.

Generación F,

Cuadro 14-1. Resultados de los cruzamientos F, de Mendel en siete caracteres de las plantas de guisantes

Carácter	Rasgo dominante	×	Rasgo recesivo	Generación F ₂ Dominante:Recesivo	Proporción
Color de la flor	Púrpura	×	Blanca	705:224	3,15:1
Posición de la flor	Axial	×	Terminal	651:207	3,14:1
Color de la semilla	Amarilla	×	Verde	6022:2001	3,01:1
Textura de la semilla	Lisa	×	Rugosa	5474:1850	2,96:1
Forma de la vaina	Sin pliegues	×	Con pliegues	882:299	2,95:1
Color de la vaina	Verde	×	Amarilla .	428:152	2,82:1
Longitud del tallo	Alto	×	Enana	787:277	2,84:1

cífico. El DNA de ese locus, sin embargo, puede variar en su secuencia de nucleótidos y, por tanto, en la información que contiene. El alelo para las flores púrpura y el alelo para las flores blancas son dos variaciones posibles del DNA en el locus del color de la flor de uno de los cromosomas de una planta de guisantes.

Segundo, para cada carácter, un organismo hereda dos alelos, uno de cada padre. Es notable que Mendel formulara esta deducción sin conocer el papel de los cromosomas. Recuerde que en el capítulo 13 dijimos que cada célula somática de un organismo diploide tiene dos conjuntos de cromosomas, un conjunto heredado de cada padre. De este modo, un locus genético en realidad está representado dos veces en una célula diploide. Los dos alelos de un locus particular pueden ser idénticos, como en las plantas de líneas genéticamente puras de la generación P de Mendel. O pueden diferir, como en los híbridos F₁ (fig. 14-4).

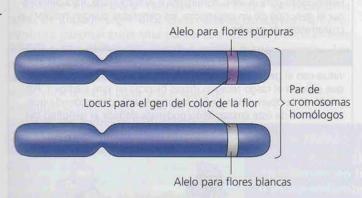
Tercero, si los dos alelos de un locus difieren, entonces uno, el **alelo dominante**, determina la apariencia del organismo; el otro, el **alelo recesivo**, no tiene efecto reconocible sobre la apariencia del organismo. De esta manera, las plantas F_1 de Mendel tenían flores púrpuras porque el alelo para ese rasgo es dominante y el alelo para las flores blancas es recesivo.

La parte cuarta y última del modelo de Mendel, conocida ahora como la ley de la segregación, afirma que los dos alelos para un carácter heredable se separan (segregan) durante la formación de los gametos y terminan en gametos diferentes. Así, un óvulo o un espermatozoide obtienen solo uno de los dos alelos que están presentes en las células somáticas del organismo. En términos de cromosomas, esta segregación corresponde a la distribución de los cromosomas homólogos en la meiosis hacia gametos diferentes (fig. 13-7). Téngase en cuenta que si un organismo tiene alelos idénticos para un carácter en particular -es decir, el organismo es una línea genéticamente pura para ese carácter- entonces ese alelo está presente en todos los gametos. Pero si contiene alelos diferentes, como en los híbridos F1, entonces el 50% de los gametos recibe el alelo dominante y el 50% recibe

Este modelo de segregación de Mendel, explica la proporción de 3:1 observada en la generación F₂ de sus numerosos cruzamientos? En el caso del carácter del color de las flores, el modelo predice que los dos alelos diferentes presentes en un individuo F₁ se segregarán en los gametos, de modo que

la mitad de éstos tendrá el alelo para las flores púrpuras y la otra mitad el alelo para las flores blancas. Durante la autopolinización, los gametos de cada clase se unen al azar. Un óvulo con un alelo para flores púrpura tiene las mismas posibilidades de ser fertilizado por un espermatozoide con un alelo para flores púrpuras o uno para flores blancas. Puesto que lo mismo es cierto en el caso de un óvulo con un alelo para flores blancas, existe un total de cuatro combinaciones igualmente posibles de espermatozoides óvulos. La figura 14-5 ilustra estas combinaciones mediante el cuadrado de Punnett, un diagrama manual para predecir la composición de los alelos de la descendencia de un cruzamiento entre individuos de composición genética conocida. Adviértase que utilizamos una letra mayúscula para simbolizar un alelo dominante y una letra minúscula para un alelo recesivo. En nuestro ejemplo P es el alelo para flores púrpuras y p es el alelo para las flores blancas.

¿Cuál será el aspecto físico de esta descendencia F₂? Una cuarta parte de las plantas heredó dos alelos para flores púrpura; sin duda, estas plantas tendrán flores púrpuras. La mitad



▲ Fig. 14-4. Alelos, versiones alternativas de un gen. Una célula somática tiene dos copias de cada cromosoma (que forman un par homólogo) y, de este modo, dos alelos de cada gen, que pueden ser idénticos o diferentes. Esta figura ilustra un híbrido de guisante F₁ con un alelo para flores púrpuras, heredado de un padre y un alelo para flores blancas heredado del otro padre.

de la descendencia F_2 heredó un alelo para flores púrpura y un alelo para flores blancas; estas plantas también tendrán flores púrpura, el rasgo dominante. Por último, un cuarto de las plantas F_2 heredó dos alelos para flores blancas y, en efecto, expresarán el rasgo recesivo. Así, el modelo de Mendel explica la proporción de 3:1 de los rasgos que observó en la generación F_2 .

Vocabulario genético útil

Un organismo que tiene un par de alelos idénticos para un carácter se dice que es **homocigoto** para el gen que controla ese carácter. Una planta de guisantes que es una línea genéticamente pura para las flores púrpura (*PP*) es un ejemplo. Las plantas de guisantes con flores blancas son también homocigotas, pero para el alelo recesivo (*pp*). Si cruzamos homocigotos dominantes con homocigotos recesivos, como en el cruzamiento parental (generación *P*) de la figura 14-5, cada descendiente tendrá dos alelos diferentes: *Pp* en el caso de los híbridos F₁ de nuestro experimento del color de las flores. Un organismo que tiene dos alelos diferentes para un gen se dice que es **heterocigoto** para ese gen. A diferencia de los homocigotos, los heterocigotos no son de líneas genéticamente puras porque producen gametos con alelos diferentes; por ejemplo, *P* y *p* en los híbridos F₁ de la figura 14-5. En consecuencia, estos híbridos F₁

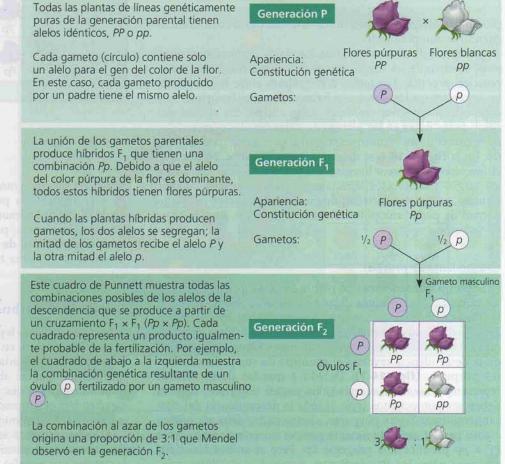
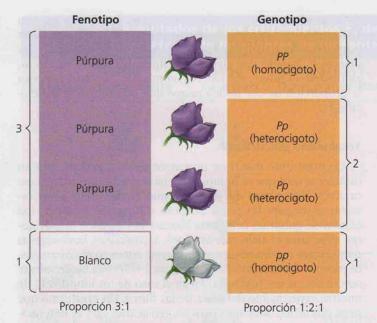


Fig. 14-5. Ley de la segregación de Mendel. Este diagrama muestra la composición genética de las generaciones de la figura 14-3. Ilustra el modelo de Mendel para la nerencia de los alelos de un gen único. Cada planta tienen dos alelos para el gen que controla el color de la flor, un alelo heredado de cada padre. Para construir un cuadro de Punnett ponga todos los gametos femeninos posibles a un lado del cuadro y todos los gametos masculinos posibles en el lado adyacente. Las cajas representan la descendencia que resulta de todas las uniones posibles de los gametos masculino y femenino.



▲ Fig. 14-6. Fenotipo frente a genotipo. La descendencia F₂ de un cruzamiento para el color de la flor de acuerdo con el fenotipo da lugar a la proporción fenotípica característica 3:1. Sin embargo, en cuanto al genotipo, existen en realidad dos categorías de plantas de flores púrpuras, las PP (homocigotas) y las Pp (heterocigotas), lo que da una proporción genotípica de 1:2:1.

producen descendencia con flores tanto púrpuras como blancas cuando se autopolinizan.

Dados los distintos efectos de los alelos dominante y recesivo, no siempre los rasgos de un organismo revelan su composición genética. Por tanto, distinguimos entre los rasgos de un organismo, a los que nos referimos como su **fenotipo**, y su composición genética; es decir, su **genotipo**. En el caso del color de las flores en las plantas de guisantes, las plantas *PP* y *Pp* tienen el mismo fenotipo (púrpura) pero genotipos diferentes. En la **figura 14-6** se muestran estos términos. Nótese que el fenotipo se refiere a los rasgos fisiológicos como también a los rasgos relacionados directamente con la apariencia. Por ejemplo, existe una variedad de guisante que carece del rasgo normal de poder autopolinizarse. Esta variación fisiológica es un fenotipo.

Cruzamiento de prueba

Suponga que tenemos una planta de guisante que tiene flores púrpura. No podemos decir a partir del color de la flor si la planta es homocigota o heterocigota porque los genotipos PP y Pp dan como resultado el mismo fenotipo. Pero si cruzamos esta planta con una que tenga flores blancas, el aspecto de la descendencia revelará el genotipo de sus padres de flores púrpuras (fig. 14-7). Debido a que las flores blancas representan un rasgo recesivo, los padres con flores blancas deben ser homocigotos (pp). Si toda la descendencia del cruzamiento tiene flores púrpuras, el otro padre debe ser homocigoto para el alelo dominante porque un cruzamiento entre $PP \times pp$ produce una progenie Pp. Pero si ambos fenotipos aparecen entre los descendientes, los padres de flores rojas

Método de investigación Cruzamiento de prueba APLICACIÓN Un organismo que exhibe un rasgo dominante, como las flores púrpuras en las plantas de guisantes, puede ser homocigoto para el alelo dominante o heterocigoto. Para determinar el genotipo de un organismo, los genetistas pueden realizar un cruzamiento de prueba. En un cruzamiento de prueba se cruza el individuo con el genotipo desconocido con un individuo homocigoto que expresa el rasgo recesivo (flores blancas en este ejemplo). Por medio de la observación de los fenotipos de la descendencia que se produce de este cruzamiento podemos deducir el genotipo del padre de flores púrpuras. Fenotipo dominante, Fenotipo recesivo, genotipo desconocido: genotipo conocido: ¿PP o Pp? pp Si es Pp, la mitad de la Si es PP, toda la descendencia será púrpura: descendencia será púrpura y la mitad blanca: p p

Figura 14-7

deben ser heterocigotos. La descendencia del cruzamiento de $Pp \times pp$ tendrá una proporción fenotípica de 1:1. La reproducción de un homocigoto recesivo con un organismo de fenotipo dominante, pero de genotipo desconocido, se denomina **cruzamiento de prueba**. Ésta fue ideada por Mendel y continúa siendo una herramienta importante para los genetistas.

Ley de la distribución independiente

Mendel dedujo la ley de la segregación realizando experimentos de reproducción en los que controló un solo carácter, como el color de la flor. Toda la progenie F₁ producida en sus cruzamientos de padres de líneas genéticamente puras fueron **monohíbridos**, lo que significa que eran heterocigotos para un carácter. Nos referiremos a un cruzamiento entre estos heterocigotos como *cruzamientos monohíbridos*.

Mendel identificó su segunda ley de la herencia siguiendo dos caracteres al mismo tiempo. Por ejemplo, dos de los siete caracteres que estudió Mendel eran el color de la semilla y su textura. Las semillas pueden ser amarillas o verdes. También pueden ser lisas o rugosas. A partir de los cruzamientos de un carácter único descubrió que el alelo para las semillas amarillas es dominante (Y) y que el alelo para las verdes es recesivo (y). Para el carácter de la textura de la semilla, el alelo para las lisas es dominante (R) y el alelo para las rugosas es recesivo (r).

Imagine cruzar dos variedades de líneas genéticamente puras de guisantes que difieren en ambos caracteres —un cruzamiento parental entre una planta con semillas amarillas-lisas (YYRR) y una planta con semillas verdes-rugosas (yyrr)—. Las

plantas F₁ serán dihíbridos, heterocigotas para ambos caracteres (*YyRr*). Pero, jestos caracteres, el color y la textura de la semilla, se transmiten como un paquete desde los padres a la descendencia? Dicho de otro modo, ¿se mantienen siempre unidos los alelos *Y y R*, generación tras generación? ¿O la textura y el color de la semilla se heredan de forma independiente uno de otro? La **figura 14-8** ilustra el modo en que un *cruzamiento dihíbrido*, es decir, un cruzamiento entre dihíbridos F₁, puede determinar cuál de estas hipótesis es correcta.

Las plantas F₁, de genotipo *YyRr*, exhiben ambos fenotipos dominantes, semillas amarillas y lisas, independientemente de qué hipótesis sea la correcta. El paso clave del experimento es comprobar qué sucede cuando las plantas F₁ se autopolinizan y producen una descendencia F₂. Si los híbridos deben transmitir sus alelos en las mismas combinaciones en las que se heredaron de la generación P, habrá solo dos clases de gametos: YR e Yr. Esta hipótesis predice que la proporción fenotípica de la generación F₂ será 3:1, igual que en un cruzamiento monohibrido (fig. 14-8).

La hipótesis alternativa es que los dos pares de alelos se segregan de forma independiente uno de otro. En otras palabras, los genes son empaquetados en los gametos en todas las combinaciones posibles de alelos, siempre y cuando cada gameto tenga un alelo de cada gen. En nuestro ejemplo, una planta F, produciría cuatro clases de gametos en cantidades iguales: YR, Yr, yR e yr. Si gametos masculinos de las cuatro clases se mezclan con óvulos de las cuatro clases, habrá 16 (4 x 4) maneras igualmente probables en las que se pueden combinar los gametos en la generación F, como se muestra en el cuadro de Punnett a la derecha de la figura 14-8. Estas combinaciones componen cuatro categorías fenotípicas con una proporción de 9:3:3:1 (nueve amarillas-lisas a tres verdes-lisas a tres amarillas-rugosas a una verde-rugosa). Cuando Mendel hizo el experimento y "anotó" (clasificó) la descedencia F2, sus resultados fueron

cercanos a la proporción fenotípica predicha de 9:3:3:1, en que avaló la hipótesis de que cada carácter —el color o la forma de la semilla— se hereda de forma independiente del otro carácter.

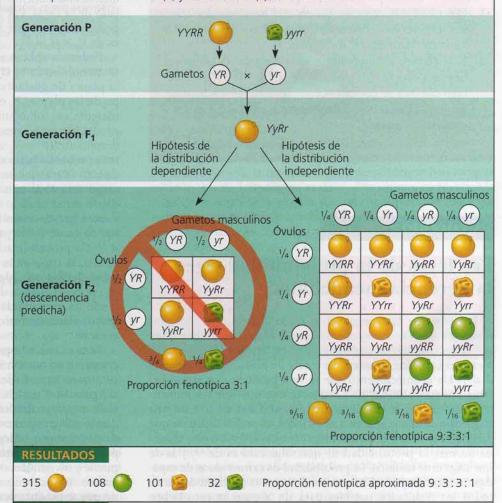
Mendel probó sus siete caracteres de los guisantes en varias combinaciones de dihíbridos y siempre observó una proporción fenotípica de 9:3:3:1 en la generación F₂. Observe en la figura 14-8, sin embargo, que, si se consideran los dos caracteres por separado, existe una proporción fenotípica de 3:1 para cada uno: tres amarillos a uno verde; tres lisos a uno rugoso. En lo que respecta a un solo carácter, los alelos se segregan como

Figura 14-8

Immestigation ¿Los alelos para el color y la forma de la semilla se distribuyen en los gametos de forma dependiente (juntos) o independiente?

EXPERIMENTO

Se cruzaron dos plantas de guisantes de líneas genéticamente puras —una con semillas lisas amarillas y la otra con semillas rugosas verdes— y se originaron plantas dihíbridas F₁. La autopolinización de los dihíbridos F₁, que son heterocigotos para ambos caracteres, produjo la generación F₂. Las dos hipótesis predicen las diferentes proporciones fenotípicas. El color amarillo (Y) y la textura lisa (R) son dominantes.



Los resultados sustentan la hipótesis de la distribución independiente. Los alelos para el color de la semilla y los de su forma se distribuyen en los gametos de forma independiente uno de otro.

si fuera un cruzamiento monohíbrido. Los resultados de los experimentos dihíbridos de Mendel constituyen las bases de lo que ahora llamamos la ley de la distribución independiente, que afirma que cada par de alelos se segrega de manera independiente de los otros pares de alelos durante la formación de

un gameto.

Hablando en sentido estricto, esta ley se aplica solo a los genes (pares de alelos) localizados en cromosomas diferentes; esto es, en cromosomas que no son homólogos. Los genes localizados cerca unos de otros en el mismo cromosoma tienden a heredarse juntos y tienen patrones de herencia más complejos que los predichos por la ley de la distribución independiente. Describiremos estos patrones en el capítulo 15. Todas las características de los guisantes estudiadas por Mendel fueron controladas por genes en cromosomas diferentes (o que se comportaron como si lo estuvieran); esta situación fortuita simplificó en gran medida la interpretación de sus cruzamientos de caracteres múltiples de los guisantes. Todos los ejemplos que analizamos en el resto de este capítulo comprenden genes localizados en cromosomas diferentes.

Evaluación de conceptos

 Describa brevemente de qué manera los resultados que se muestran en la figura 14-3 sustentan la hipótesis de la herencia "particulada" de Mendel.

2. Si se permite la autopolinización de plantas de guisantes heterocigotas para la posición de la flor y la longitud del tallo (*AaTt*) y se plantan 400 de las semillas resultantes ¿cuántas plantas descendientes serán enanas con flores terminales? (véase el cuadro 14-1.)

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 14-2

Las leyes de la probabilidad rigen la herencia mendeliana

Las leyes de la segregación y de la distribución independiente de Mendel reflejan las mismas reglas de probabilidad que se aplican al tirar una moneda al aire, hacer rodar los dados o extraer cartas de la baraja. La escala de probabilidad varía del 0 al 1. Un acontecimiento que se va a producir con seguridad tiene una probabilidad de 1, en tanto que uno que seguramente no se va a producir tiene una probabilidad de 0. Con una moneda que tiene caras en ambos lados, la probabilidad de que salga cara es de 1 y la de que salga cruz es de 0. Con una moneda normal, la probabilidad de que salga cara es de ½ y la de que salga cruz también. La probabilidad de extraer un as de espadas de una baraja de 52 cartas es de ½. Las probabilidades de todos los resultados posibles para un acontecimiento deben sumar 1. Con una baraja, la probabilidad de sacar una carta distinta del as de espadas es de 5½.

Tirar una moneda al aire nos ofrece una lección importante sobre probabilidad. Por cada lanzamiento, la probabilidad de cara es de ½. El resultado de cualquier lanzamiento no se ve afectado por lo que sucedió en los anteriores. Nos referimos a los fenómenos como lanzar una moneda al aire como sucesos independientes. Cada lanzamiento de una moneda, de forma sucesiva o con varias monedas simultáneamente, es independiente de cualquier otro. Y como dos lanzamientos de monedas separados, los alelos de un gen se segregan en gametos de forma independiente de los alelos de otro gen (ley de la distribución independiente). Dos reglas básicas pueden ayudarnos a predecir el resultado de la fusión de estos gametos en cruzamientos monohíbridos simples y en cruzamientos más complicados.

Reglas de multiplicación y suma aplicadas a los cruzamientos monohíbridos

¿De qué manera podemos determinar la probabilidad de que uno o más acontecimientos independientes se produzcan juntos en alguna combinación específica? Por ejemplo, ¿cuál es la probabilidad de que dos monedas lanzadas simultáneamente al aire caigan con la cara hacia arriba? La regla de la multiplicación afirma que para determinar esta probabilidad multiplicamos la probabilidad de un acontecimiento (una moneda que cae por el lado de la cara) por la probabilidad del otro acontecimiento (la otra moneda que cae también por el lado de la cara). Por la regla de la multiplicación, entonces, la probabilidad de que ambas monedas caigan mostrando la cara es de $1/2 \times 1/2 = 1/4$.

Podemos aplicar el mismo razonamiento a un cruzamiento monohíbrido F, (fig. 14-9). Con la forma de la semilla en la planta de guisantes como el carácter heredable, el genotipo de las plantas F, es Rr. La segregación en una planta heterocigota es como una moneda lanzada al aire: cada óvulo producido tiene una probabilidad de 1/2, de tener un alelo dominante (R) y 1/, de portar un alelo recesivo (r). Las mismas probabilidades se aplican a cada gameto masculino producido. Para que una planta F, tenga semillas rugosas, el rasgo recesivo, tanto el óvulo como el gameto masculino deben tener el alelo r. La probabilidad de que los dos alelos r estén presentes en los gametos en el momento de la fertilización es de $\frac{1}{2}$, (la probabilidad de que un óvulo tenga un r) × 1/, (la probabilidad de que un gameto masculino tenga un r). Así, la regla de la multiplicación nos dice que la probabilidad de que una planta F2 tenga semillas rugosas (rr) es de 1/4 (véase el cuadro de Punnett en la figura 14-9). Del mismo modo, la probabilidad de que una planta F2 sea portadora de ambos alelos dominantes para la rugosidad de la semilla (RR)

Para calcular la probabilidad de que una planta F₂ de un cruzamiento monohíbrido sea heterocigota en vez de homocigota necesitamos apelar a una segunda regla. Observe que en la figura 14-9 el alelo dominante puede provenir del óvulo y el alelo recesivo del espermatozoide o viceversa. Esto es, los gametos F₁ pueden combinarse para producir descendencia Rr de dos maneras independientes que se excluyen mutuamente: para cualquier planta F₂ en particular el alelo dominante puede provenir del óvulo o de gameto masculino, pero no de ambos. De acuerdo con la regla de la suma, la probabilidad de que se produzcan uno de dos o más acontecimientos mutuamente excluyentes se calcula sumando sus probabilidades individuales. Como acabamos de ver, la regla de la multiplicación nos indica las probabilidades individuales para que las

sumemos.

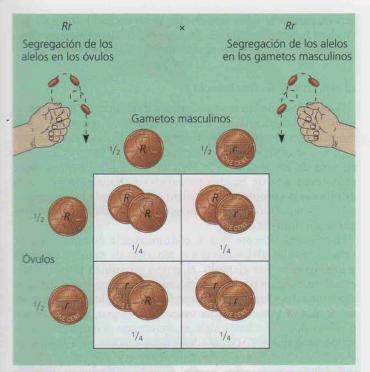


Fig. 14-9. Segregación de alelos y fertilización como acontecimientos probables. Cuando un heterocigoto (*Rr*) forma gametos, la segregación de alelos es como lanzar una moneda al aire. Podemos determinar la probabilidad de cualquier genotipo en la descendencia de dos heterocigotos multiplicando las probabilidades individuales de que un óvulo y un gameto masculino tengan un alelo concreto (*R* o *r* en este ejemplo).

La posibilidad de obtener una F_2 heterocigota de una forma —alelo dominante del óvulo y alelo recesivo del gameto masculino— es de ${}^{1}\!/_{4}$. La posibilidad de obtenerla de la otra forma —alelo dominante del gameto masculino y alelo recesivo del óvulo— es también 1/4 (fig. 14-9). Empleando la regla de la suma, entonces, podemos calcular que la probabilidad de una F_2 heterocigota es de ${}^{1}\!/_{4} + {}^{1}\!/_{4} = {}^{1}\!/_{2}$.

Resolución de problemas genéticos complejos con las reglas de probabilidad

También podemos aplicar las reglas de probabilidad para predecir los resultados de los cruzamientos que afectan a caracteres múltiples. Recuerde que cada par de alelos se segrega de forma independiente durante la formación de los gametos (ley de la distribución independiente). De este modo, un dihíbrido u otro cruzamiento con caracteres múltiples es equivalente a dos o más cruzamientos monohíbridos independientes que se producen de forma simultánea. Al aplicar lo que aprendimos sobre los cruzamientos monohíbridos, podemos determinar la probabilidad de los genotipos específicos de la generación $\rm F_2$ sin tener que construir cuadros de Punnett inmanejables.

Considere el cruzamiento dihíbrido entre los heterocigotos YyRr que se muestran en la figura 14-8. Nos centraremos primero en el carácter del color de la semilla. Para un cruzamiento monohíbrido de plantas Yy, las probabilidades de los genotipos de la descendencia son de ¹/₄ para el YY, ¹/₂ para el

Yy y $^{1}/_{4}$ para el yy. Las mismas probabilidades se aplican para los genotipos de la descendencia en relación con la forma de la semilla; $^{1}/_{4}$ el RR, $^{1}/_{2}$ el Rr y $^{1}/_{4}$ el rr. Conociendo estas probabilidades, simplemente podemos utilizar la regla de la multiplicación para determinar la probabilidad de cada genotipo en la generación F_2 . Por ejemplo, la probabilidad de que una planta F_2 tenga el genotipo YYRR es de $^{1}/_{4} \times ^{1}/_{4} = ^{1}/_{16}$. Esto corresponde al cuadrado superior izquierdo del cuadro de Punnett que se encuentra en la figura 14-8. Para dar otro ejemplo, la probabilidad de una planta F_2 con el genotipo YyRR es de $^{1}/_{2}$ $(Yy) \times ^{1}/_{4}$ $(RR) = ^{1}/_{8}$. Si examina de cerca el cuadrado de Punnett de la figura 14-8 verá que 2 de los 16 cuadrados $(^{1}/_{8})$ corresponden al genotipo YyRR.

Ahora veamos cómo podemos combinar las reglas de la multiplicación y de la suma para resolver problemas aun más complejos de la genética mendeliana. Por ejemplo, imagine un cruzamiento de dos variedades de guisantes en los que rastreamos la herencia de tres caracteres. Suponga que cruzamos un trihíbrido con flores púrpura y semillas amarillas, lisas (heterocigotas para los tres genes) con una planta con flores púrpuras y semillas verdes y rugosas (heterocigota para el color de la flor pero homocigota recesiva para los otros dos caracteres). Con los símbolos de Mendel, nuestro cruzamiento es *PpYyRr* × *Ppyyrr*. ¿Qué fracción de la descendencia de este cruzamiento puede predecirse que exhiba los fenotipos recesivos de, *por lo menos*, *dos* de los tres caracteres?

Para responder a esta pregunta podemos comenzar por enumerar todos los genotipos que cumplen esta condición: ppyyRr, ppYyrr, Ppyyrr, PPyyrr y ppyyrr (como la condición es, por lo menos dos rasgos recesivos, el último genotipo, que produce los tres fenotipos recesivos, también cuenta). Luego, calculamos la probabilidad para cada uno de los genotipos resultantes de nuestro cruzamiento PpYyRr × Ppyyrr × multiplicando las probabilidades individuales para los pares de alelos, como hicimos en nuestro ejemplo del dihíbrido. Obsérvese que en un cruzamiento que afecta pares de alelos heterocigotos y homocigotos (por ejemplo, Yy × yy), la probabilidad de descendencia heterocigota es de ½ y la de homocigota es de ½. Por último, empleamos la regla de la suma para calcular las probabilidades de todos los genotipos diferentes que satisfacen la condición de por lo menos dos rasgos recesivos, como se muestra abajo.

ppyyRr	$\frac{1}{4}$ (probabilidad de pp) × $\frac{1}{2}$ (yy) × $\frac{1}{2}$ (I	$(2r) = \frac{1}{16}$
ppYyrr	1/4 × 1/2 × 1/2	= 1/16
Ppyyrr	1/2 × 1/2 × 1/2	= 2/16
PPyyrr	1/4 × 1/2 × 1/2	= 1/16
ppyyrr	1/4 × 1/2 × 1/2	= 1/16

Con la práctica, podrá ser capaz de resolver más rápido problemas genéticos utilizando las reglas de probabilidades en vez de realizar cuadros de Punnett.

No podemos predecir con certeza los números exactos de la progenie de los diferentes genotipos que resultan de un cruzamiento genético. Pero las reglas de probabilidades nos indican la *chance* de los diversos resultados. Por lo general, cuanto más grande sea el tamaño de la muestra, más se aproximan los resultados a nuestras predicciones. La razón por la que Mendel contabilizó tantos descendientes de sus cruzamientos es porque comprendía la naturaleza estadística de la herencia y conocía las reglas de las probabilidades.

Evaluación de conceptos

- Para cualquier gen con un alelo dominante C y un alelo recesivo c, ¿qué proporción de descendientes de un cruzamiento CC x Cc espera que sean homocigotos dominantes, homocigotos recesivos y heterocigotos?
- 2. Un organismo con el genotipo BbDD se aparea con uno que tiene el genotipo BBDd. Suponiendo la distribución independiente de estos dos genes, escriba los genotipos de todos los descendientes posibles de este cruzamiento y calcule la probabilidad de la presentación de cada genotipo, empleando las reglas de probabilidades.
- 3. ¿Cuál es la probabilidad de que un descendiente del cruzamiento de la pregunta 2 exhiba cualquiera de los rasgos recesivos codificados por los alelos *b* y *d*? Justifique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 14-3

Los patrones de la herencia suelen ser más complejos que lo previsto por la simple genética mendeliana

En el siglo xx, los genetistas extendieron la aplicación de los principios mendelianos no solo a los diversos organismos, sino también a los patrones de la herencia más complejos que los que Mendel describió. Fue brillante (y afortunado) que Mendel eligiera los caracteres de la planta de guisantes, que resultaron tener una base genética relativamente simple: cada carácter que estudió está determinado por un gen, para el cual existen solo dos alelos, uno completamente dominante sobre el otro.* Pero estas condiciones no se cumplen en todos los caracteres heredables, ni en los guisantes. La relación entre genotipo y fenotipo rara vez es tan simple. Sin embargo, esto no disminuye la utilidad de la genética mendeliana (también llamada mendelismo), debido a que los principios de segregación y distribución independientes se aplican incluso a patrones de la herencia más complejos. En esta sección extenderemos la genética mendeliana a los patrones de la herencia que no fueron descritos por Mendel.

Extensión de la genética mendeliana a un gen individual

La herencia de los caracteres determinados por un gen individual se desvía de los patrones mendelianos simples cuando los alelos no son completamente dominantes o recesivos, cuando un gen en particular tiene más de dos alelos o cuando un solo gen produce fenotipos múltiples. En esta sección describiremos ejemplos de cada una de estas situaciones.

El espectro de la dominancia

Los alelos pueden mostrar grados diferentes de dominancia y recesividad en relación con los otros. Nos referimos a este rango como el espectro de la dominancia. Un extremo de este espectro se observa en la descendencia F_1 de los cruzamientos clásicos de los guisantes de Mendel. Estas plantas F_1 siempre eran como una de las dos variedades parentales debido a la **dominancia completa** de un alelo sobre el otro. En esta situación, los fenotipos del heterocigoto y del homocigoto dominante son indistinguibles.

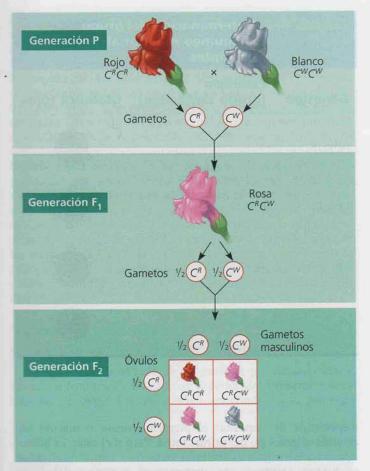
En el otro extremo está la codominancia de ambos alelos; esto es, los dos alelos afectan el fenotipo de manera separada y distinguible. Por ejemplo, el grupo sanguíneo humano MN está determinado por alelos codominantes para dos moléculas específicas localizadas en la superficie de los glóbulos rojos, las moléculas M y N. Un locus único para el gen, en el que son posibles dos variaciones alélicas, determina el fenotipo de este grupo sanguíneo. Los individuos homocigotos para el alelo M (MM) tienen glóbulos rojos solamente con moléculas M; los individuos homocigotos para el alelo N (NN) tienen glóbulos rojos solamente con moléculas N. Pero ambas moléculas, M y N, están presentes en los glóbulos rojos de los individuos heterocigotos para los alelos M y N (MN). Observe que el fenotipo MN no es un intermedio entre los fenotipos M y N. En cambio, ambos fenotipos M y N se exhiben en los heterocigotos, ya que ambas moléculas están presentes.

Los alelos para algunos caracteres caen en el medio del espectro de dominancia. En este caso, los híbridos F_1 tienen un fenotipo que se encuentra en algún lugar entre los fenotipos de las dos variedades parentales. Este fenómeno, denominado **dominancia incompleta** de un alelo, se observa cuando las plantas "boca de dragón" rojas se cruzan con las blancas: todos los híbridos F_1 tienen flores rosas **(fig. 14-10)**. Este tercer fenotipo resulta de las flores de los heterocigotos que tienen menos pigmento rojo que los homocigotos rojos (a diferencia de la situación de las plantas de guisante de Mendel, en las que los heterocigotos Pp producen suficiente pigmento para que las flores sean de un color púrpura indistinguible del de las plantas PP).

A primera vista, la dominancia incompleta de un alelo parece proporcionar evidencia para la hipótesis de la mezcla de la herencia, que predeciría que el rasgo rojo o el blanco no podrían recuperarse nunca de los híbridos rosas. En realidad, el cruzamiento de híbridos F_1 produce descendencia F_2 , con una proporción fenotípica de un rojo a dos rosas a un blanco (debido a que los heterocigotos tienen un fenotipo separado, las proporciones genotípicas y fenotípicas para la generación F_2 son las mismas, 1:2:1). La segregación de los alelos para las flores rojas y para las blancas en los gametos producidos por las plantas de flores rosas confirma que los alelos para el color de la flor son factores hereditarios que mantienen su identidad en los híbridos; esto es, la herencia es "particulada".

Relación entre dominancia y fenotipo. Hemos visto ahora que los efectos relativos de los dos alelos varían desde la dominancia completa de uno de ellos, a través de la dominancia incompleta de un alelo, hasta la codominancia de ambos. Es

^{*}Existe una excepción: los genetistas encontraron que el carácter de la posición de la flor de Mendel en realidad está determinado por dos genes.



▲ Fig. 14-10. Dominancia incompleta en el color de las flores de la boca de dragón. Cuando las flores rojas se cruzan con las blancas, los híbridos F, tienen flores rosas. La segregación de los alelos en los gametos de las plantas F, produce una generación F2 con una proporción de 1:2:1 tanto para el genotipo como para el fenotipo. Los superíndices indican los alelos para el color de la flor: C^R para el rojo y C^W

importante comprender que un alelo no se denomina dominante porque somete de alguna manera al recesivo. Recuerde que los alelos son simples variaciones en la secuencia de nucleótidos de un gen. Cuando un alelo dominante coexiste con un recesivo en un heterocigoto, en realidad, no interactúan para nada. Es en la vía que va desde el genotipo hasta el fenotipo cuando la dominancia y la recesividad entran en juego.

Para ilustrar la relación entre dominancia y fenotipo podemos utilizar uno de los caracteres de Mendel: la forma lisa de la semilla de guisante frente a la rugosa. El alelo dominante (liso) codifica la síntesis de una enzima que en la semilla ayuda a convertir el azúcar en almidón. El alelo recesivo (rugoso) codifica una forma defectuosa de esta enzima. De este modo, en un homocigoto recesivo, el azúcar se acumula en la semilla porque no se convierte en almidón. A medida que se desarrolla, las concentraciones elevadas de azúcar provocan la captación osmótica de agua y se hincha. Luego, cuando la semilla madura se seca, aparecen arrugas. En contraste, si hay un alelo dominante, el azúcar se convierte en almidón, la semilla no incorpora agua en exceso y, por tanto, no se arruga cuando se seca. Un alelo dominante produce suficiente enzima como para convertir el azúcar en almidón, y así los homocigotos dominantes y los heterocigotos tienen el mismo fenotipo: semillas lisas.

Una mirada atenta a la relación entre dominancia y fenotipo revela un hecho intrigante: en el caso de cualquier carácter, la relación observada de dominancia/recesividad de los alelos depende del nivel en el que se examina el fenotipo. La enfermedad de Tay-Sachs, un trastorno hereditario de los seres humanos, proporciona un ejemplo. Las células cerebrales de un niño con esta enfermedad son incapaces de metabolizar ciertos lípidos debido a que una enzima crucial no funciona correctamente. A causa de la acumulación de estos lípidos en las células cerebrales, el lactante comienza a sufrir convulsiones, ceguera y alteración del rendimiento motor y mental. Los niños afectados mueren al cabo de unos pocos años.

Solo los niños que heredan dos copias del alelo de Tay-Sachs (homocigotos) padecen la enfermedad. De este modo, a nivel del organismo, el alelo de Tay-Sachs es recesivo. Sin embargo, el nivel de actividad de la enzima que metaboliza los lípidos en los heterocigotos es intermedio entre los individuos homocigotos para el alelo normal y aquellos con la enfermedad de Tay-Sachs. El fenotipo intermedio observado a nivel bioquímico es característico de la dominancia incompleta de cualquiera de los dos alelos. Por fortuna, la condición heterocigota no produce los síntomas de la enfermedad, aparentemente, porque la mitad de la actividad enzimática es suficiente para prevenir la acumulación de lípidos en el cerebro. Si extendemos nuestro análisis a otro nivel, encontramos que los individuos heterocigotos producen igual número de moléculas enzimáticas normales y disfuncionales. Así, a nivel molecular, el alelo normal y el de Tay-Sachs son codominantes. Como se puede ver, si los alelos aparentan ser dominantes completos, incompletos o codominantes entre sí depende de qué rasgo fenotípico se considere.

Frecuencia de alelos dominantes. Aunque se podría suponer que sería más común en una población el alelo dominante para un carácter en particular que el recesivo para ese carácter, eso no siempre es así. Por ejemplo, en los Estados Unidos, alrededor de un niño de cada 400 nace con dedos de la mano o de los pies supernumerarios, una condición conocida como polidactilia. El alelo de el rasgo infrecuente de la polidactilia es dominante sobre el alelo del rasgo más común de cinco dígitos por extremidad. En otras palabras, 399 de cada 400 personas son homocigotas recesivas para este carácter; en la población el alelo recesivo es bastante más prevalente que el dominante. En el capítulo 23 aprenderá de qué manera se ven afectadas por la selección natural en una población las frecuencias relativas de los alelos.

Alelos múltiples

Aunque en los caracteres del guisante que estudió Mendel solo había dos alelos, la mayoría de los genes existen en las poblaciones en más de dos formas alélicas. El grupo sanguíneo ABO en los seres humanos, por ejemplo, está determinado por alelos múltiples de un gen único. Existen cuatro fenotipos posibles para este carácter: el grupo sanguíneo de una persona puede ser A, B, AB o O. Estas letras se refieren a dos hidratos de carbono -A y B- que es posible hallar en la superficie de los glóbulos rojos. Las células sanguíneas de una persona pueden tener el hidrato de carbono A (tipo de sangre A), el B (tipo B), ambos (tipo AB) o ninguno (tipo 0), como se muestra en forma esquemática en el **cuadro 14-2**.

Los cuatro grupos sanguíneos se originan a partir de diversas combinaciones de tres alelos diferentes para la enzima (I) que adiciona el hidrato de carbono A o el B a los glóbulos rojos. La enzima codificada por el alelo IA adiciona el hidrato de carbono A, mientras que la enzima codificada por el IB agrega el hidrato de carbono B (el superíndice indica el hidrato de carbono). La enzima codificada por el alelo i no adiciona ni el A ni el B. Debido a que cada persona porta dos alelos, son posibles seis genotipos, que dan origen a cuatro fenotipos (véase el cuadro 14-2). Tanto el alelo IA como el IB son dominantes con respecto al i. Así, los individuos IAIA y los IAi tienen sangre de tipo A y los individuos IBIB y los IBi tienen sangre de tipo B. Los homocigotos recesivos, ii, tienen sangre de tipo 0, debido a que sus glóbulos rojos no tienen ni el hidrato de carbono A ni el B. Los alelos IA e IB son codominantes; ambos se expresan en el fenotipo de los heterocigotos IAIB, que tienen sangre de tipo AB.

Es fundamental compatibilizar los grupos sanguíneos para lograr transfusiones seguras. Por ejemplo, si una persona de tipo A recibe sangre de un donante de tipo B o AB, el sistema inmune del receptor reconoce la sustancia B como "extraña" en las células sanguíneas del donante y las ataca. Esta respuesta determina que las células sanguíneas del donante se amontonen y potencialmente provoquen la muerte del receptor (véase el capítulo 43).

Pleiotropía

Hasta aquí hemos tratado a la herencia mendeliana como si cada gen afectase a un solo carácter fenotípico. La mayoría de los genes, sin embargo, tienen efectos fenotípicos múltiples, una propiedad denominada **pleiotropía** (del griego *pleion*, más). Por ejemplo, los alelos pleiotrópicos son responsables de los síntomas múltiples asociados con ciertas enfermedades hereditarias en los seres humanos, como la fibrosis quística y la anemia drepanocítica, que se comentará después en este capítulo. Al considerar las intrincadas interacciones moleculares y celulares responsables del desarrollo y la fisiología de un organismo no es sorprendente que un solo gen pueda afectar numerosas características de un organismo.

Extensión de la genética mendeliana a dos o más genes

Las relaciones de dominancia, los alelos múltiples y el pleiotropismo se relacionan con los efectos de los alelos de un gen único. Ahora consideraremos dos situaciones en las que dos genes o más participan en la determinación de un fenotipo en particular.

Epistasis

En la **epistasis** (en griego "detención"), un gen de un locus altera la expresión fenotípica de otro gen en un segundo locus. Un ejemplo ayudará a aclarar este concepto. En los ratones y en muchos otros mamíferos, el pelaje negro es dominante con respecto al marrón. Designemos B y b a los dos alelos para este carácter. Para que un ratón tenga un pelaje marrón, su genotipo debe ser bb. Pero hay más. Un segundo gen determina si el pigmento debe depositarse o no en el pelo. El alelo dominante, simbolizado por C (para el color) es

Genotipo

[A]A o [A]

[A]B

AB

Cuadro 14-2. Determinación del grupo sanguíneo AB0 por alelos múltiples

Fenotipo
(grupo sanguíneo) Glóbulos rojos

[A]A o [A]

[B]B o [B]

AB

responsable de depositar el pigmento negro o marrón, de acuerdo al genotipo del primer locus. Pero si el ratón es homocigoto recesivo para el segundo locus (cc), entonces el pelaje es blanco (albino), sin importar el genotipo del locus negro/marrón. El gen encargado del depósito del pigmento se denomina epistásico del gen que codifica el pigmento negro o marrón.

iQué sucede si cruzamos ratones negros que son heterocigotos para ambos genes (BbCc)? Aunque los dos genes afectan el mismo carácter fenotípico (el color del pelaje), siguen la ley de la distribución independiente. Así, nuestro experimento constituye un cruzamiento dihíbrido F_1 , como los que producían una proporción de 9:3:3:1 en los experimentos de Mendel. Podemos utilizar el cuadro de Punnett para representar los genotipos de la descendencia F_2 (fig. 14-11). Como resultado de la epistasis, la proporción fenotípica de la descendencia F_2 es 9 negros a 3 marrones a 4 blancos (3 + 1). Otros tipos de interacciones epistásicas producen proporciones diferentes, pero todas son versiones modificadas de 9:3:3:1.

Herencia poligénica

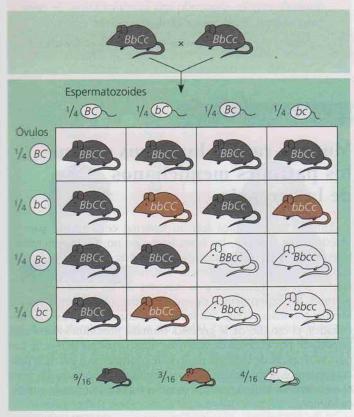
Mendel estudió los caracteres que se podían clasificar como "uno u otro", como el color púrpura frente al color blanco de una flor. Pero, para muchos caracteres, como el color de la piel humana o la altura, una clasificación de "uno u otro" es imposible porque estos caracteres varían de manera continua en la población (gradualmente). Éstos se llaman caracteres cuantitativos. En general, las variaciones cuantitativas indican herencias poligénicas, un efecto aditivo de dos o más genes sobre un carácter fenotípico único (a la inversa de la pleiotropía, en la que un solo gen afecta diversos caracteres fenotípicos).

Existen evidencias, por ejemplo, de que la pigmentación de la piel en los seres humanos está controlada, por al menos tres

genes heredados en forma separada (probablemente más, pero lo simplificaremos). Consideremos tres genes, con un alelo de piel oscura para cada gen (A, B o C) que contribuye con una "unidad" de oscuridad para el fenotipo y que ejerce una dominancia incompleta del otro alelo (a, b o c). Una persona AABBCC tendría una piel muy oscura, en tanto que un individuo aabbcc la tendría muy clara. Una persona AaBbCc presentaría una piel de oscuridad intermedia. Debido a que los alelos tienen un efecto acumulativo, los genotipos AaBbCc y AABbcc realizarían la misma contribución genética (tres unidades) a la oscuridad de la piel. La figura 14-12 muestra de qué modo esta herencia poligénica podría dar una curva en forma de campana, llamada de distribución normal, para la oscuridad de la piel en la progenie de cruzamientos hipotéticos entre individuos heterocigotos para los tres genes (probablemente, usted está familiarizado con el concepto de distribución normal de las curvas de los resultados de los exámenes de la clase). Los factores ambientales, como la exposición al sol, también afectan el fenotipo del color de la piel y hacen del gráfico una curva suave en lugar de un histograma tipo escalera.

Naturaleza y crianza: el impacto ambiental sobre el fenotipo

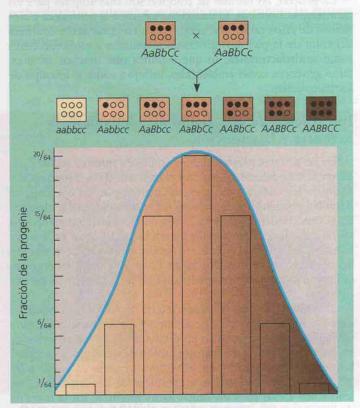
Aparece otra desviación de la genética mendeliana simple cuando el fenotipo de un carácter depende del ambiente y también del genotipo. Un único árbol, encerrado en su genotipo



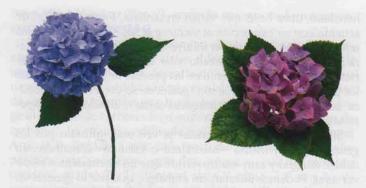
▲ Fig. 14-11. Un ejemplo de epistasis. El cuadro de Punnett ilustra los genotipos y los fenotipos predichos para la descendencia de los apareamientos entre dos ratones negros de genotipo BbCc. El gen C/c, que es epistásico del gen B/b, controla si se depositará o no algún pigmento de cualquier color en el pelo.

heredado, tiene hojas que varían en tamaño, forma y verdor, de acuerdo con su exposición al viento y al sol. Con respecto a los seres humanos, la nutrición influye en la altura, el ejercicio altera la constitución, el bronceado solar oscurece la piel y la experiencia mejora el rendimiento en las pruebas de inteligencia. Aun los gemelos idénticos, que son iguales en su constitución genética, acumulan diferencias fenotípicas como resultado de sus experiencias únicas.

Si las características humanas se ven más influidas por los genes o por el medio —naturaleza o crianza— constituye un debate antiguo y muy controvertido que no intentaremos resolver aquí. Podemos afirmar, sin embargo, que por lo general un genotipo no se asocia con un fenotipo definido de manera rígida, sino más bien con un abanico de posibilidades fenotípicas debidas a las influencias del ambiente. Este abanico fenotípico para un genotipo se denomina norma de reacción (fig. 14-13). En el caso de algunos caracteres, como el grupo sanguíneo ABO, la norma de reacción no tiene extensión alguna; esto es, un genotipo determinado obliga a un fenotipo muy específico. En contraste, el recuento de glóbulos rojos y leucocitos de una persona varía bastante, de acuerdo con factores como la altitud,



▲ Fig. 14-12. Modelo simplificado para la herencia poligénica del color de la piel. De acuerdo con este modelo, tres genes afectan de forma separada al color de la piel. Los individuos heterocigotos (AaBbCc), representados por los dos rectángulos de la parte superior de esta figura, son portadores de tres alelos de piel oscura (círculos negros) y tres de piel clara (círculos claros). Por encima del gráfico se muestran las variaciones en el genotipo y el color de la piel que se pueden presentar en la descendencia de un gran número de aparemientos hipotéticos entre estos heterocigotos. El eje y representa la fracción de la progenie con cada color de piel. Los factores ambientales que afectan el color de la piel nivelan el histograma resultante que es una curva con forma de campana.



▲ Fig. 14-13. Efecto del medio sobre el fenotipo. El resultado de un genotipo radica en su norma de reacción, un espectro fenotípico que depende del medio ambiente en el que se expresa. Por ejemplo, las flores de la hortensia de la misma variedad genética exhiben una gama de colores que va desde el azul violeta hasta el rosa, en función de la acidez del suelo.

el nivel de actividad física habitual y la presencia de agentes infecciosos.

En general, las normas de reacción son más amplias para los caracteres poligénicos. El medio contribuye a la naturaleza cuantitativa de estos caracteres, como vimos en la variación continua del color de la piel. Los genetistas se refieren a estos caracteres como multifactoriales, lo que significa que muchos factores, tanto genéticos como ambientales, influyen sobre el fenotipo de forma colectiva.

Integración de una visión mendeliana de la herencia y la variación

En las últimas páginas hemos ampliado nuestra visión de la herencia mendeliana al explorar el espectro de la dominancia y también los alelos múltiples, la pleiotropía, la epistasis, la herencia poligénica y el impacto fenotípico del medio ambiente. ¿Cómo podemos integrar estos perfeccionamientos en una teoría completa de la genética mendeliana? La clave es recorrer la transición desde el énfasis reduccionista de los genes simples y los caracteres fenotípicos hasta las propiedades emergentes del organismo como una totalidad, uno de los objetivos de este libro.

El término *fenotipo* se puede referir no solo a los caracteres específicos, como el color de la flor o el grupo sanguíneo, sino también a un organismo en su totalidad: *todos* los aspectos de su apariencia física, su anatomía interna, fisiología y comportamiento. Del mismo modo, el término *genotipo* se puede referir a la constitución genética completa de un organismo, no solo a sus alelos para un único locus genético. En la mayoría de los casos, el impacto de un gen sobre el fenotipo se ve afectado por otros genes y por el ambiente. En esta visión integradora de la herencia y la variación, el fenotipo de un organismo refleja su genotipo completo y sus antecedentes ambientales únicos.

A la vista de todo lo que puede ocurrir en el camino desde el genotipo hasta el fenotipo, es realmente sorprendente que Mendel pudiera descubrir los principios fundamentales que rigen la transmisión de genes individuales de los padres a la descendencia. Las dos leyes de Mendel, la segregación y la distribución independiente, explican las variaciones heredables en términos de formas alternativas de genes ("partículas" hereditarias) que se transmiten de generación en generación, de acuerdo con reglas simples de probabilidad. Esta teoría de la herencia es igualmente válida para los guisantes, las moscas, los peces, las aves y los seres humanos. Además, al extender los principios de la segregación y de la distribución independiente para ayudar a explicar patrones hereditarios como la epistasis y los caracteres cuantitativos comenzamos a visualizar la amplitud de aplicación del mendelismo. Desde el jardín de la abadía de Mendel provino una teoría de la herencia particulada que sustenta a la genética moderna. En la última sección de este capítulo aplicaremos la genética mendeliana a la herencia humana, con hincapié en la transmisión de las enfermedades hereditarias.

Evaluación de conceptos



- 1. Un gallo con plumas grises se aparea con una gallina con el mismo fenotipo. Entre los descendientes, 15 pollitos son grises, 6 son negros y 8 son blancos. ¿Cuál es la explicación más sencilla para la herencia de estos colores en las gallinas? ¿Qué fenotipos esperaría encontrar en los descendientes de un cruzamiento entre un gallo gris y una gallina negra?
- 2. En los seres humanos, los padres altos tienden a tener hijos altos y los padres bajos tienden a tener hijos bajos. Las alturas en los adultos, sin embargo, varían en un intervalo amplio, siguiendo una curva en forma de campana normal. Explique estas observaciones.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 14-4

Muchos rasgos humanos siguen los patrones mendelianos de la herencia

Aunque los guisantes son un material conveniente para la investigación genética, los seres humanos no. Cada generación humana dura aproximadamente veinte años, y los padres humanos producen una descendencia relativamente escasa en comparación con los guisantes y la mayoría de las demás especies. Además, los experimentos de cruzamiento como los que realizó Mendel son inaceptables con los seres humanos. Pese a estas dificultades, el estudio de la genética humana continúa avanzando, impulsado por el deseo de entender nuestra propia herencia. Las nuevas técnicas de biología molecular condujeron a muchos descubrimientos importantes, como veremos en el capítulo 20, pero el mendelismo básico perdura como el fundamento de la genética humana.

Análisis de pedigrí

Incapaces de manipular los patrones de unión sexual de las personas, los genetistas deben analizar los resultados de las unio-

nes que ya se han producido. Lo hacen recolectando información acerca de los antecedentes familiares de un rasgo en particular y reuniendo esta información en un árbol familiar que describe las interrelaciones de los padres y los hijos a través de

las generaciones: el pedigrí familiar.

La **figura 14-14a** muestra un pedigrí de tres generaciones que rastrea la aparición del contorno en forma de punta de la línea capilar en la frente. Este rasgo, llamado pico de viuda, se debe a un alelo dominante W. Debido a que el alelo del pico de viuda es dominante, todos los individuos que carecen de este rasgo deben ser homocigotos recesivos (ww). Los dos abuelos con picos de viuda deben tener un genotipo Ww, ya que algunos de sus descendientes son homocigotos recesivos. La descendencia de la segunda generación que sí tiene picos de viuda debe ser también heterocigota debido a que son producto de la unión de Ww x ww. La tercera generación en este pedigrí se compone de dos hermanas. La que tiene el pico de viuda puede ser homocigota (WW) o heterocigota (Ww), de acuerdo con lo que conocemos de los genotipos de sus padres (ambos Ww).

La **figura 14-14b** es un pedigrí de la misma familia, pero esta vez nos concentramos en un rasgo recesivo, los lóbulos auriculares pegados. Utilizamos f para el alelo recesivo y F para el dominante, que produce lóbulos auriculares libres. A medida que progresa a través del pedigrí, es posible que usted note una vez más que puede aplicar lo que aprendió acerca de la herencia mendeliana para completar los genotipos de la mayoria de los individuos.

Una aplicación importante del pedigrí es ayudar a predecir el futuro. Suponga que la pareja representada en la segunda generación de la figura 14-14 decide tener un hijo más. ¿Cuál es la probabilidad de que tenga pico de viuda? Esto es equivalente al cruzamiento mendeliano monohíbrido F, (Ww × Ww) y así la probabilidad de que un hijo herede un alelo dominante y tenga el pico de viuda es de 3/4 (1/4 WW + 1/2 Ww). ¿Cuál es la probabilidad de que el niño tenga los lóbulos auriculares pegados? Otra vez, podemos tratar esto como un cruzamiento monohíbrido (Ff × Ff), pero esta vez deseamos saber cuál es la probabilidad de que la descendencia sea homocigota recesiva (ff). Esta probabilidad es de 1/4. Finalmente, ¿cuál es la probabilidad de que el niño tenga pico de viuda y lóbulos auriculares pegados? En el supuesto de que los genes de estos caracteres se encuentren en cromosomas diferentes, los dos pares de alelos se distribuirán en forma independiente en este cruzamiento dihíbrido (WwFf x WwFf). De este modo, podemos emplear la regla de la multiplicación: 3/4 (probabilidad del pico de viuda) × 1/4 (probabilidad de lóbulos auriculares pegados) = 3/16 (probabilidad de pico de viuda y de lóbulos auriculares pegados).

Los pedigrís son un asunto más serio cuando los alelos en cuestión producen enfermedades hereditarias discapacitantes o mortales en lugar de variaciones humanas inocuas como la configuración de la línea capilar o del lóbulo auricular. Sin embargo, para los trastornos hereditarios se aplican las mismas técnicas de análisis de pedigrí que si fuesen rasgos mendelia-

nos simples.



- (a) Rasgo dominante (pico de viuda). Este pedigrí rastrea el rasgo denominado pico de viuda a través de las generaciones de una familia. Observe que en la tercera generación la segunda hija no presenta el rasgo, si bien ambos padres lo tenían. Semejante patrón de herencia sustenta la hipótesis de que el rasgo se debe a un alelo dominante. Si se debiera a un alelo recesivo y ambos padres tenían el fenotipo recesivo, toda la descendencia también habría tenido el fenotipo recesivo.
- (b) Rasgo recesivo (lóbulo auricular pegado). Ésta es la misma familia, pero en este caso investigamos la herencia de un rasgo recesivo, los lóbulos auriculares pegados. Observe que la primera hija de la tercera generación tiene lóbulos auriculares pegados, si bien ambos padres no presentan el rasgo (tienen lóbulos auriculares libres). Semejante patrón se explica fácilmente si el fenotipo de lóbulos pegados se debe a un alelo recesivo. Si se debiera a un alelo dominante, entonces por lo menos uno de los padres debería haber tenido el rasgo.

▲ Fig. 14-14. Análisis de pedigrí. En estos árboles familiares, los cuadrados representan a los hombres y los círculos a las mujeres. La línea horizontal que conecta a un hombre con una mujer (□-○) indica un acoplamiento. Debajo se presenta la descendencia según el orden de nacimiento de izquierda a derecha. Los cuadrados y los círculos sombreados representan a los individuos que exhiben el rasgo que se investiga.

Trastornos hereditarios recesivos

Se conocen miles de trastornos genéticos que se heredan como rasgos recesivos simples. Estos trastornos varían en gravedad desde los relativamente leves, como el albinismo (falta de pigmentación, que conduce a la susceptibilidad para los cánceres de la piel y los problemas de la visión), hasta los potencialmente

fatales, como la fibrosis quística.

¿Cómo podemos reconocer el comportamiento recesivo de los alelos que causan estos trastornos? Recuerde que los genes codifican para proteínas con funciones específicas. Un alelo que ocasiona un trastorno genético codifica una proteína disfuncional, o ninguna. En el caso de los trastornos clasificados como recesivos, los heterocigotos son normales en su fenotipo porque una copia del alelo normal produce cantidades suficientes de la proteína específica. De este modo, un trastorno heredado de forma recesiva se presenta solo en los individuos homocigotos que heredan un alelo recesivo de cada padre. Podemos simbolizar el genotipo de esos individuos como aa y los genotipos de los individuos con fenotipos normales como AA o Aa. Aunque son normales en su fenotipo con relación a la enfermedad, los heterocigotos (Aa) pueden transmitir el alelo recesivo a su descendencia y, por eso, se denominan portadores.

La mayoría de las personas con trastornos recesivos son hijos de padres portadores del trastorno pero que presentan un fenotipo normal. Una unión entre dos portadores corresponde a un cruzamiento monohíbrido mendeliano F1 (Aa × Aa); la proporción genotípica para la descendencia es 1 AA: 2 Aa:1 aa. De este modo, cada niño tiene una probabilidad de 1/4 de heredar una dosis doble del alelo recesivo y de padecer la enfermedad. A partir de la proporción genotípica podemos ver también que de los tres descendientes con fenotipo normal (un AA más dos Aa) se predice que dos son portadores heterocigotos, con una probabilidad de $^{2}/_{3}$. De las uniones $Aa \times aa$ y $aa \times aa$ también podrían surgir homocigotos recesivos, pero si el trastorno es letal antes de la edad reproduciva o produce esterilidad, no se reproduciría ningún individuo aa. Aun si los homocigotas recesivos fueran capaces de reproducirse, estos individuos representarían un porcentaje mucho menor de la población que los portadores heterocigotos (por razones que examinaremos en el capítulo 23).

En general, un trastorno genético no se encuentra distribuido de igual manera en todos los grupos humanos. Por ejemplo, la incidencia de la enfermedad de Tay-Sachs, que describimos antes en este capítulo, es desproporcionadamente elevada entre los judíos askenazis, cuyos antecesores vivían en Europa central. En esa población, la enfermedad de Tay-Sachs se presenta en uno de cada 3 600 nacimientos, cerca de 100 veces más que la incidencia entre los no judíos o los judíos del Mediterráneo (sefardíes). Una distribución desigual similar procede de las diferentes historias de las poblaciones del mundo en épocas con tecnología más limitada, cuando éstas se hallaban más aisladas desde el punto de vista geográfico (y, por tanto, genético). Examinaremos ahora otras dos enfermedades hereditarias recesivas que también son más prevalentes en algunos grupos que en otros.

Fibrosis quística

La enfermedad genética mortal más común en los Estados Unidos es la fibrosis quística, que afecta a una de cada 2 500 personas de ascendencia europea, pero es más rara en otros grupos. Entre los descendientes de europeos, uno de 25 (4%) es portador del alelo de la fibrosis quística. El alelo normal de este gen codifica una proteína de membrana que actúa en el trans-

porte del ion cloruro entre ciertas células y el líquido extracelular. Estos canales transportadores de cloruro son defectuosos o se encuentran ausentes en la membrana plasmática de los niños que heredan dos alelos recesivos para la fibrosis quística. El resultado es una concentración anormalmente alta de cloruro extracelular que determina que el moco que recubre ciertas células se vuelva más espeso y pegajoso que el normal. El moco elaborado en el páncreas, los pulmones, el tracto digestivo y otros órganos produce efectos múltiples (pleiotrópicos), entre ellos, escasa absorción de los nutrientes a partir del intestino, bronquitis crónica, heces malolientes e infecciones bacterianas recurrentes. Investigaciones recientes indican que el cloruro extracelular también contribuye a la infección por alterar un antibiótico natural producido por algunas células del organismo. Cuando las células inmunes acuden a la zona alterada, quedan adheridas al moco y se establece un círculo vicioso.

Si no se tratan, la mayoría de los niños con fibrosis quística mueren antes de los cinco años. Con golpecitos suaves en el pecho para eliminar el moco de las vías aéreas ocluidas, dosis diarias de antibióticos para prevenir la infección y otros tratamientos preventivos se puede prolongar la vida. En los Estados Unidos, más de la mitad de las personas con fibrosis quística sobrevive ahora hasta los 20, 30 años e incluso más.

Anemia drepanocítica o falciforme

El trastorno hereditario más común en los descendientes de africanos es la anemia drepanocítica o falciforme, que afecta a uno de cada 400 afroamericanos. Esta anemia se debe a la sustitución de un solo aminoácido en la proteína hemoglobina de los glóbulos rojos. Cuando el contenido de oxígeno de la sangre de un individuo afectado es bajo (por ejemplo, a elevadas altitudes o bajo esfuerzos físicos), las moléculas de hemoglobina dreponocítica se agregan en varillas largas que deforman el glóbulo rojo y le confieren forma de hoz (fig. 5-21). Estos glóbulos rojos con forma de hoz pueden amontonarse y ocluir los vasos pequeños, lo que ocasiona otros síntomas en todo el cuerpo, como debilidad física, dolor, daño de órganos e incluso parálisis. Los efectos múltiples de una dosis doble del alelo de la anemia drepanocítica representan otro ejemplo de pleiotropía. Las transfusiones sanguíneas regulares pueden detener el daño cerebral en los niños con anemia drepanocítica y los fármacos nuevos pueden ayudar a prevenir o tratar otros problemas, pero no existe cura.

Aunque se requieren dos alelos de la anemia drepanocítica para que un individuo manifieste la enfermedad plenamente, la presencia de un alelo puede afectar al fenotipo. De esta manera, a nivel del organismo, el alelo normal es dominante incompleto del alelo de la anemia drepanocítica. Los heterocigotos, de los que se dice que tienen el rasgo de la enfermedad, por lo general están sanos, pero pueden sufrir algunos síntomas durante períodos prolongados de reducción del oxígeno sanguíneo. A nivel molecular, los dos alelos son codominantes; en los heterocigotos se elabora tanto hemoglobina normal como anormal (drepanocí-

Alrededor de uno de cada diez afroamericanos es portador del rasgo de la anemia drepanocítica, una frecuencia inusualmente elevada de heterocigotos para un alelo con efectos nocivos graves en los homocigotos. Una explicación para esto es que una sola copia del alelo de la enfermedad reduce la frecuencia y la gravedad de los ataques de paludismo, en especial, en los niños. El parásito del paludismo pasa parte de su ciclo de vida en los glóbulos rojos (fig. 28-11) y la presencia de cantidades heterocigotas de hemoglobina drepanocítica reduce las densidades

parasitarias, disminuyendo los síntomas del paludismo. Así, en África tropical, donde la infección por este patógeno es común, el alelo de la anemia drepanocítica es tanto una bendición como un veneno. La frecuencia relativamente alta de afroamericanos con el rasgo de la enfermedad es un vestigio de sus raíces africanas.

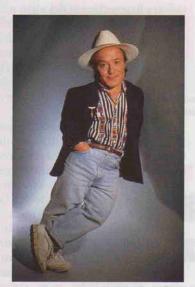
Uniones consanguíneas entre parientes cercanos

Cuando un alelo recesivo causante de enfermedad es raro, en cierta medida es poco probable que dos portadores del mismo alelo perjudicial se encuentren y se aparean. Sin embargo, si el hombre y la mujer son parientes cercanos (por ejemplo, hermanos o primos hermanos), la probabilidad de transmitir rasgos recesivos aumenta en gran medida. A estas uniones se las denomina consanguíneas ("la misma sangre") y se indican en los pedigrís con líneas dobles. Debido a que las personas con antecesores comunes cercanos tienen una probabilidad mayor de llevar los mismos alelos recesivos que las personas no relacionadas es más probable que una unión entre parientes cercanos produzca descendencia homocigota para rasgos recesivos, incluidos los perjudiciales. Estos efectos se pueden observar en muchos tipos de animales domésticos y de zoológico que se han vuelto endogámicos.

Existe un debate entre los genetistas acerca de la medida en que la consanguinidad aumenta el riesgo de enfermedades hereditarias. Muchos alelos adversos, tienen efectos tan graves que un embrión homocigoto aborta de forma espontánea bastante antes del nacimiento. Todavía la mayoría de las sociedades y culturas tienen leyes y tabúes que prohíben el matrimonio entre parientes cercanos. Estas reglas pueden haber evolucionado a partir de la observación empírica de que en la mayoría de las poblaciones los partos de fetos muertos y los defectos de nacimiento son más comunes cuando los padres están relacionados por parentesco cercano. Los factores sociales y económicos también influyeron sobre el desarrollo de costumbres y leyes en contra de los matrimonios consanguíneos.

Trastornos hereditarios dominantes

Si bien muchos alelos perjudiciales son recesivos, un cierto número de enfermedades humanas se debe a alelos dominantes. Un ejemplo es la acondroplasia, una forma de enanismo con una prevalencia de una en 25 000 personas. Los individuos heterocigotos tienen el fenotipo de enanos (fig. 14-15). Por tanto, todas las personas que no son enanos acondroplásicos -el 99,99% de la población- son homocigotos para el alelo recesivo. Como la presencia de dedos adicionales en la mano o en el pie mencionados antes, la acondroplasia es un rasgo para el cual el alelo recesivo es mucho más prevalente que el alelo dominante correspondiente.



▲ Fig. 14-15. Acondroplasia. David Rappaport, un actor ya fallecido tenía acondroplasia, una forma de enanismo causada por un alelo dominante.

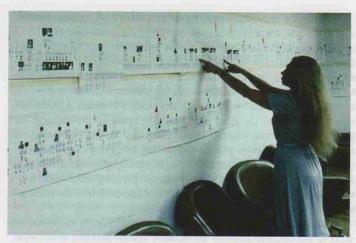
Los alelos dominantes que causan una enfermedad mortal son bastante menos comunes que los recesivos que producen el mismo efecto. Todos estos alelos letales se originan en mutaciones (cambios en el DNA) en un espermatozoide o un óvulo; supuestamente, estas mutaciones se producen con igual frecuencia si el alelo mutante es dominante o recesivo. Sin embargo, si un alelo dominante letal causa la muerte de la descendencia antes de que madure y se pueda reproducir, no podrá transmitirse a generaciones futuras. Por el contrario, un alelo recesivo letal se puede perpetuar de generación en generación merced a los portadores heterocigotos que presentan fenotipos normales. Estos portadores pueden reproducirse y transmitir el alelo recesivo. Solo los descendientes homocigotos recesivos tendrán la enfermedad letal.

Un alelo dominante letal puede escapar de la eliminación solo si provoca la muerte en edades relativamente avanzadas. En el momento en que los síntomas se hacen evidentes, el individuo ya puede haber transmitido el alelo letal a sus hijos. Por ejemplo, la enfermedad de Huntington, una enfermedad degenerativa del sistema nervioso, es causada por un alelo dominante letal que no tiene efectos fenotípicos evidentes hasta que el individuo tiene 35 a 45 años. Una vez que comienza el deterioro del sistema nervioso, es irreversible e inevitablemente fatal. Cualquier niño, hijo de un padre que posee el alelo de la enfermedad de Huntington, tiene una probabilidad del 50% de heredar el alelo y la enfermedad (el apareamiento se puede simbolizar como Aa × aa, siendo A el alelo dominante que causa la enfermedad de Huntington). En los Estados Unidos, esta enfermedad devastadora afecta a alrededor de una de cada 10 000 personas.

Hasta hace relativamente poco tiempo, la única manera de saber si una persona había heredado el alelo de Huntington era el comienzo de los síntomas. Esto ya no es así. Mediante el análisis de las muestras de DNA de una familia numerosa, con una incidencia elevada de este trastorno, los genetistas rastrearon el alelo de Huntington hasta un locus cercano al extremo del cromosoma 4 (fig. 14-16). Esta información condujo al desarrollo de una prueba que puede detectar la presencia del alelo de Huntington en el genoma de un individuo (los métodos que hacen posibles estas pruebas se comentan en el capítulo 20). Para las personas con antecedentes familiares de la enfermedad de Huntington, las disponibilidad de estas pruebas plantea un dilema angustioso: ¿Cuándo es beneficioso para una persona actualmente sana averiguar si ha heredado una enfermedad fatal que todavía no es curable? Algunos individuos pueden desear realizar la prueba antes de planificar una familia.

Trastornos multifactoriales

Las enfermedades hereditarias que hemos examinado hasta aquí se describen a veces como trastornos mendelianos simples porque son resultado de la anormalidad de uno o ambos alelos de un único locus genético. Muchas más personas son susceptibles a enfermedades que tienen bases multifactoriales, un componente genético más una influencia ambiental significativa. La enfermedad cardíaca, la diabetes, el cáncer, el alcoholismo, ciertas enfermedades mentales como la esquizofrenia y el trastorno maníaco-depresivo y muchas otras enfermedades son multifactoriales. En muchos casos, el componente hereditario es poligénico. Por ejemplo, muchos genes afectan a la salud cardiovascular y hacen que algunos de nosotros seamos más proclives que otros a los ataques cardíacos y a la apoplejía. Pero



▲ Fig. 14-16. Las familias numerosas son excelentes para el estudio de casos de genética humana. Aquí, Nancy Wexler, de la Universidad de Columbia y de la Fundación de Enfermedades Hereditarias, estudia un enorme pedigrí que rastrea la enfermedad de Huntington a través de varias generaciones de una familia muy extensa de Venezuela. El análisis mendeliano clásico de esta familia, combinado con técnicas de biología molecular, permitió a los científicos desarrollar una prueba para detectar la presencia del alelo dominante que causa la enfermedad de Huntington, una prueba que puede emplearse antes de que aparezcan los síntomas. La madre de la doctora Wexler falleció por la enfermedad de Huntington y por eso existe una probabilidad de que la doctora herede el alelo dominante que causa la enfermedad. Hasta la fecha no ha presentado síntomas.

nuestro estilo de vida interviene de manera tremenda entre el genotipo y el fenotipo sobre la salud cardiovascular y otros caracteres multifactoriales. El ejercicio, una dieta saludable, la abstinencia del tabaco y la capacidad de afrontar las situaciones de estrés reducen nuestro riesgo de padecer enfermedades cardiacas y algunos tipos de cáncer.

En la actualidad, se conoce muy poco sobre la contribución genética a la mayoría de las enfermedades multifactoriales, de modo que la mejor estrategia de salud pública es educar a las personas sobre la importancia de los factores ambientales y promover una conducta saludable.

Análisis y asesoramiento genético

Es posible un enfoque preventivo a los trastornos mendelianos simples cuando el riesgo de un trastorno genético, en particular, puede evaluarse antes de concebir un niño o durante las etapas tempranas de la gestación. Muchos hospitales cuentan con asesores genéticos que pueden proporcionar información a los futuros padres sobre los antecedentes familiares de una enfermedad específica.

Asesoramiento basado en la genética mendeliana y en las reglas de la probabilidad

Considere el caso de una pareja hipotética, Juan y Carolina. Ambos tienen un hermano que murió por la misma enfermedad heredada en forma recesiva. Antes de concebir su primer hijo, Juan y Carolina piden asesoramiento genético para determinar el riesgo de tener un hijo con la enfermedad. A partir de la información acerca de sus hermanos sabemos que los dos padres de Juan y los dos padres de

Carolina eran portadores del alelo recesivo. Así, Juan y Carolina son productos de cruzamientos $Aa \times Aa$, donde a simboliza el alelo que causa esta enfermedad en particular. También sabemos que Juan y Carolina no son homocigotos recesivos (aa) porque no tienen la enfermedad. Por tanto, sus genotipos son AA o Aa.

De acuerdo con la proporción fenotípica de 1AA: 2Aa:1aa de la descendencia de un cruzamiento Aa x Aa, tanto Juan como Carolina tienen una probabilidad de 2/3 de ser portadores (Aa). Y, de acuerdo con la regla de multiplicación, la probabilidad global de que el primer hijo tenga el trastorno es de 2/3 (la probabilidad de que Juan sea portador) multiplicado por 2/3 (la probabilidad de que Carolina sea portadora) multiplicada por 1/4 (la probabilidad de que dos portadores tengan un hijo con la enfermedad), lo que equivale a 1/o. Suponga que Juan y Carolina deciden tener un hijo (después de todo existe una probabilidad de % de que su niño no tenga la enfermedad). Si, pese a estas probabilidades, su hijo nace con la enfermedad, comprobaríamos que tanto Juan como Carolina son, de hecho, portadores (genotipo Aa). Si ambos son portadores, existe una probabilidad de 1/4 de que cualquier hijo futuro de esta pareja tenga la enfermedad.

Cuando empleamos las leyes de Mendel para predecir resultados posibles de los acoplamientos, es importante recordar que cada niño representa un suceso independiente en el sentido de que su genotipo no se halla afectado por los genotipos de sus hermanos mayores. Suponga que Juan y Carolina tienen tres hijos y los *tres* tienen esta hipotética enfermedad hereditaria. Existe solo una probabilidad de 64 (1/4 × 1/4 × 1/4) de que se produzca ese resultado. Pese a este cúmulo de desgracias, la probabilidad de que un nuevo hijo de esta pareja tenga la enfermedad continúa siendo de 1/4.

Análisis para identificar a los portadores

Debido a que la mayoría de los niños con trastornos recesivos nacen de padres con fenotipo normal, la clave para evaluar con mayor exactitud el riesgo genético de una enfermedad en particular se basa en determinar si los futuros padres son portadores heterocigotos del alelo recesivo. Actualmente, hay análisis para un número creciente de trastornos hereditarios. Estos estudios pueden distinguir individuos con fenotipo normal que son homocigotos dominantes de los que son heterocigotos. En la actualidad existen análisis que pueden identificar a los portadores del alelo de la enfermedad de Tay-Sachs, de la anemia drepanocítica y de la forma más común de la fibrosis quística.

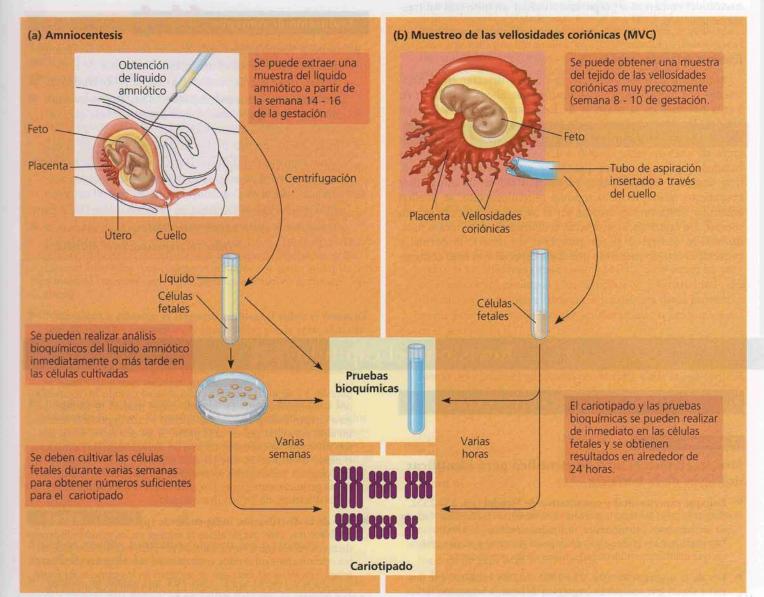
Estas pruebas para identificar portadores permiten a las personas con antecedentes familiares de trastornos genéticos tomar decisiones racionales acerca de tener hijos. Pero estos nuevos métodos de análisis genético plantean problemas potenciales. Si se viola la confidencialidad, ¿podría estigmatizarse a los portadores? ¿Se les llegaría a denegar los seguros de vida o de salud aun cuando ellos mismos son sanos? ¿Podrían los empleadores mal informados igualar "portador" con enfermo? ¡Habría un asesoramiento genético suficiente como para ayudar a un gran número de individuos a interpretar los resultados de sus pruebas? La nueva biotecnología ofrece posibilidades para reducir el sufrimiento humano, pero antes hay que resolver temas éticos esenciales. Los dilemas propuestos por la genética humana refuerzan uno de los temas de este libro: las inmensas consecuencias sociales de la biología.

Análisis fetales

Suponga que una pareja sabe que ambos son portadores del alelo de la enfermedad de Tay-Sachs, pero deciden tener un hijo. Los análisis realizados en conjunto con una técnica conocida como amniocentesis pueden determinar, a partir de la semana 14 a la 16 del embarazo, si el feto en desarrollo tiene la enfermedad de Tay-Sachs (fig. 14-17a). Para llevar a cabo este procedimiento, un médico inserta una aguja dentro del útero y extrae alrededor de 10 mL de líquido amniótico, el líquido que baña al feto. Se pueden detectar algunos trastornos genéticos a partir de la presencia de ciertos componentes químicos en el líquido amniótico en sí mismo. Las pruebas para otros trastornos, incluida la enfermedad de Tay-Sachs, se realizan en células cultivadas en el laboratorio, descendientes de las células fetales incluidas en el líquido amniótico. Estas células también se pueden utilizar para estu-

diar el cariotipo para identificar ciertos defectos cromosómicos (fig. 13-3).

En una técnica alternativa denominada muestreo de las vellosidades coriónicas (MVC) un médico introduce un tubo estrecho a través del cuello hasta el útero y aspira una muestra
pequeña de tejido de la placenta, el órgano que transmite los
nutrientes y elimina los desechos fetales entre el feto y la madre
(fig. 14-17b). Las células de las vellosidades coriónicas de la
placenta, la porción muestreada, derivan del feto y tienen el
mismo genotipo que el nuevo individuo. Estas células proliferan con la rapidez suficiente para permitir determinar el cariotipo en forma inmediata. Este análisis rápido es ventajoso en
relación con la amniocentesis, en la que las células deben cultivarse durante varias semanas antes de estudiar el cariotipo. Otra
ventaja de la MVC es que se puede realizar tan pronto como en
la octava a décima semana del embarazo. Sin embargo, la MVC
no es conveniente para las pruebas que requieren el líquido



▲ Fig. 14-17. Investigación de anomalías genéticas en un feto. Los análisis bioquímicos pueden detectar sustancias asociadas con trastornos particulares. El cariotipo muestra si los cromosomas de un feto son normales en número y apariencia.

amniótico y no se encuentra tan ampliamente disponible como la amniocentesis. Recientemente, los investigadores médicos han desarrollado métodos para aislar células fetales que escaparon hacia la sangre materna. Si bien escasas en número, estas células se pueden cultivar para estudiarlas después.

Las técnicas por imágenes permiten al médico examinar un feto de forma directa en busca de anormalidades anatómicas importantes. En la técnica de *ecografía* se utilizan ondas sonoras para producir una imagen del feto por medio de un procedimiento no invasivo simple. En la *fetoscopia* se introduce un tubo con aguja fina dentro del útero que contiene un endosco-

pio y fibras ópticas (para transmitir la luz).

La ecografía no conlleva un riesgo conocido para la madre ni para el feto, pero la amniocentesis y la fetoscopia causan complicaciones, como hemorragia materna o incluso muerte fetal, en alrededor del 1% de los casos. Por esta razón, estas técnicas se emplean, por lo general, solo cuando es relativamente alta la probabilidad de un trastorno genético u otro tipo de defecto congénito. Si las pruebas fetales revelan una enfermedad grave, los padres deben enfrentarse a la dificultad de elegir la terminación del embarazo o prepararse a cuidar un niño con un trastorno genético.

Examen del recién nacido

Algunos trastornos genéticos se pueden detectar en el nacimiento por medio de pruebas simples que ahora se utilizan en forma habitual en la mayoría de los hospitales de los Estados Unidos. Un programa común de examen es el de la fenilcetonuria (FCU), un trastorno hereditario recesivo que se presenta en cerca de uno de cada 10 000 a 15 000 recién nacidos en los Estados Unidos. Los niños que tienen esta enfermedad no pueden degradar correctamente el aminoácido fenilalanina. Este compuesto, y su producto residual el fenilpiruvato, se pueden acumular hasta niveles tóxicos en la sangre y provocar retraso mental. Sin embargo, si se detecta la deficiencia en el recién nacido, por lo general se puede promover un desarrollo normal y prevenir el retraso mediante una dieta especial con bajo conteni-

do en fenilalanina. Lamentablemente, muy pocos trastornos genéticos son tratables en la actualidad.

Las determinaciones realizadas en los recién nacidos y los fetos para excluir enfermedades hereditarias graves, los análisis para identificar a los portadores y el asesoramiento genético, todas éstas herramientas de la medicina moderna se basan en el modelo mendeliano de la herencia. Debemos el "concepto del gen" —el concepto de factores hereditarios particuladas transmitidos de acuerdo con reglas simples de probabilidad— a los excelentes experimentos cuantitativos de Gregor Mendel. La importancia de sus descubrimientos fue pasada por alto por la mayoría de los biólogos hasta principios del siglo xx, varias décadas después de haberse publicado. En el siguiente capítulo aprenderá por qué las leyes de Mendel tienen sus bases físicas en el comportamiento de los cromosomas durante los ciclos de vida sexual y de qué modo la síntesis del mendelismo y una teoría cromosómica de la herencia catalizó el progreso en genética.

Evaluación de conceptos

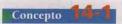


- 1. Isabel y Tomás tienen cada uno un hermano con fibrosis quística, pero ni Isabel ni Tomás, ni ninguno de sus padres, tiene la enfermedad. Calcule la probabilidad de que un hijo de esta pareja pueda tener fibrosis quística. ¿Cuál sería la probabilidad si un análisis revela que Tomás es portador pero Isabel no?
- 2. Juana nació con seis dedos en cada pie, un rasgo dominante llamado polidactilia. Dos de sus cinco hermanos y su madre, pero no su padre, tienen también dedos adicionales. ¿Cuál es el genotipo de Juana para el carácter número-de-dedos? Explique su respuesta. Use *D* y *d* para simbolizar los alelos para este carácter.

Véanse las respuestas, en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 14

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



Mendel empleó el método científico para identificar dos leyes de la herencia

- Enfoque experimental y cuantitativo de Mendel (pp. 252-253). Gregor Mendel formuló una teoría de la herencia "particulada" basada en experimentos con guisantes, realizados alrededor de 1860. Demostró que los padres transmiten genes discretos a su descendencia que mantienen su identidad a través de las generaciones.
- Ley de la segregación (pp. 253-256). Esta ley establece que dos alelos de un gen se separan (segregan) durante la formación de los gametos, de modo que un gameto masculino o un óvulo llevan solo un alelo de cada par. Mendel propuso esta ley para explicar la pro-

porción 3:1 de los fenotipos F_2 que observó cuando los monohíbridos se autopolinizaban. De acuerdo con el modelo de Mendel, los genes tienen formas alternativas (alelos) y cada organismo hereda un alelo para cada gen de cada padre. Si los dos alelos de un gen son diferentes, la expresión de uno (el alelo dominante) enmascara el efecto fenotípico del otro (el alelo recesivo). Los individuos homocigotos tienen alelos idénticos de un gen determinado y son líneas genéticamente puras. Los individuos heterocigotos tienen dos alelos diferentes de un gen determinado.

Ley de la distribución independiente (pp. 256-258). Esta ley establece que cada par de alelos se segrega en los gametos independientemente de otros pares. Mendel propuso esta ley con base en los cruzamientos dihíbridos entre plantas heterocigotas para dos genes. Los alelos de cada gen se segregan en los gametos de forma independiente de los otros genes. La descendencia de un cruzamiento dihíbrido (la generación F₂) tiene cuatro fenotipos en una proporción de 9:3:3:1.

Las leyes de la probabilidad rigen la herencia mendeliana

- Reglas de multiplicación y suma aplicadas a los cruzamientos monohíbridos (pp. 258-259). La regla de la multiplicación establece que la probabilidad de un acontecimiento compuesto es igual al producto de las probabilidades individuales de los acontecimientos únicos independientes. La regla de la suma establece que la probabilidad de un acontecimiento que se puede producir de una o más maneras independientes y mutuamente excluyente es la suma de las probabilidades individuales.
- Resolución de problemas genéticos complejos con las reglas de probabilidad (pp. 259-260). Un cruzamiento dihíbrido u otro de caracteres múltiples es equivalente a dos o más cruzamientos monohíbridos independientes que se producen de forma simultá-nea. Para calcular las probabilidades de los diferentes genotipos de la descendencia de estos cruzamientos, primero se considera cada carácter por separado y luego las probabilidades individuales se multiplican juntas.



Los patrones de la herencia suelen ser más complejos que lo previsto por la simple genética mendeliana

- Extensión de la genética mendeliana a un gen individual (pp. 260-262). Para un gen con dominancia completa de un alelo, el fenotipo heterocigoto es el mismo que el fenotipo homocigoto dominante. Para un gen con codominancia, ambos fenotipos se expresan en el heterocigoto. Para un gen con dominancia incompleta de un alelo, el fenotipo heterocigoto es intermedio entre los dos fenotipos homocigotos. Muchos genes existen en alelos múltiples (más de dos) en una población. La pleiotropía es la capacidad de un gen único de afectar a caracteres fenotípicos múltiples.
- Extensión de la genética mendeliana a dos o más genes (pp. 262-263). En la epistasis, un gen afecta la expresión de otro gen. En la herencia poligénica, dos o más genes afectan un único carácter fenotípico. Los caracteres influidos por genes múltiples son a menudo cuantitativos, lo que significa que varían de manera con-
- Naturaleza y crianza: el impacto ambiental sobre el fenotipo (pp. 263-264). La expresión de un genotipo puede verse afectada por influencias ambientales. El espectro fenotípico de un genotipo en particular, se denomina su norma de reacción. Los caracteres poligénicos que también se modifican por influencias ambientales se llaman caracteres multifactoriales.
- Integración de una visión mendeliana de la herencia y la variación (p. 264). El fenotipo global de un organismo, incluidos su apariencia física, su anatomía interna, su fisiología y su comportamiento, refleja el genotipo global y sus antecedentes ambientales únicos. Incluso con patrones de herencia más complejos también se aplican las leyes fundamentales de la segregación y de la distribución independiente de Mendel.



Muchos rasgos humanos siguen los patrones mendelianos de la herencia

Análisis de pedigrí (pp. 264-266). Los pedigríes familiares se pueden emplear para deducir los genotipos individuales posibles y efectuar predicciones acerca de su descendencia futura. Las predicciones son, por lo general, probabilidades estadísticas más que certezas.

- Trastornos hereditarios recesivos (pp. 266-267). La enfermedad de Tay-Sachs, la fibrosis quística, la anemia drepanocítica y muchos otros trastornos genéticos se heredan como rasgos recesivos simples. La mayoría de los individuos afectados (con genotipo homocigota recesivo) son hijos de portadores heterocigotas, fenotípicamente normales.
- Trastornos hereditarios dominantes (p. 267). Los alelos dominantes letales se eliminan de la población si las personas afectadas mueren antes de reproducirse. Los alelos dominantes no letales y los letales que surgen relativamente tarde en la vida, como el que causa la enfermedad de Huntington, se heredan según patrón mendeliano.
- Trastornos multifactoriales (pp. 267-268) Muchas enfermedades humanas como la mayoría de las formas de cáncer y enfermedad cardíaca tienen tanto componentes genéticos como ambientales. Éstos no siguen patrones mendelianos simples.
- Análisis y asesoramiento genético (pp. 268-270). Mediante el empleo de los antecedentes familiares, los asesores genéticos ayudan a las parejas a determinar las probabilidades de que sus hijos tengan trastornos genéticos. En el caso de un número creciente de enfermedades, los análisis que identifican a los portadores definen las probabilidades con mayor exactitud. Una vez que se concibe a un niño, la amniocentesis y el muestreo de vellosidades coriónicas pueden auxiliar en la determinación de la presencia de un presunto trastorno genético. Después del nacimiento del niño se le pueden realizar más análisis genéticos.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Problemas de genética

- 1. En algunas plantas una cepa de flores rojas de línea genéticamente pura origina plantas con todas sus flores rosas cuando se la cruza con una cepa de flores blancas: RR (rojas) × rr (blancas) -Rr (rosas). Si la posición de la flor (axial o terminal) se hereda como en los guisantes (véase cuadro 14-1) ¿cuáles serían las proporciones de los genotipos y los fenotipos de la generación F, que se originan del siguiente cruzamiento: axial-roja (línea genéticamente pura) × terminal-blanca? ¿Cuáles serían las proporciones en la generación F,?
- 2. La posición de la flor, la longitud del tallo y la forma de la semilla fueron tres caracteres estudiados por Mendel. Cada uno se controla por un gen distribuido de forma independiente y tiene las siguientes expresiones dominantes y recesivas:

Carácter	Dominante	Recesivo
Posición de la flor	Axial (A)	Terminal (a)
Longitud del tallo	Alto (T)	Enano (t)
Forma de la semilla	Redonda (R)	Rugosa (R)

Si se permite que una planta heterocigota para los tres caracteres se autofertilice, ¿qué proporción de descendientes esperaría que fuesen como sigue? (Nota: emplee las reglas de la probabilidad en lugar de un gran cuadro de Punnett).

- a. Homocigotos para los tres rasgos dominantes
- b. Homocigotos para los tres rasgos recesivos
- c. Heterocigotos para los tres caracteres
- d. Homocigotos para axial y alto, heterocigotos para la forma redonda

- 3. Una cobaya negra se cruza con una albino y produce 12 crías negras. Cuando el albino se cruza con un segundo negro, se obtienen 7 negros y 5 albinos. ¿Cuál es la mejor explicación para esta situación genética? Escriba los genotipos de los padres, los gametos y los descendientes.
- 4. En las plantas de sésamo, la condición de una vaina (P) es dominante con respecto a la de tres vainas (p) y la hoja normal (L) es dominante de la hoja rugosa (l). El tipo de vaina y de hoja se heredan de forma independiente. Determine los genotipos de los dos padres para todas las fertilizaciones posibles que producen la siguiente descendencia:
 - a. 318 de una vaina, hoja normal: 98 de una vaina, hoja rugosa
 - b. 323 de tres vainas, hoja normal: 106 de tres vainas, hoja rugosa
 - c. 401 de una vaina, hoja normal
 - d. 150 de una vaina, hoja normal: 147 de una vaina, hoja rugosa: 51 de tres vainas, hoja normal: 48 de tres vainas, hoja rugosa
 - e. 223 de una vaina, hoja normal: 72 de una vaina, hoja rugosa: 76 de tres vainas, hoja normal: 27 de tres vainas, hoja rugosa
- 5. Un hombre con sangre del grupo A se casa con una mujer con sangre del grupo B. Su hijo tiene sangre del grupo 0. ¿Cuáles son los genotipos de estos individuos? ¿Qué otros genotipos y con qué frecuencias esperaría encontrar en la descendencia de este matrimonio?
- 6. La fenilcetonuria (FCU) es una enfermedad hereditaria causada por un alelo recesivo. Si una mujer y un hombre, ambos portadores, tienen tres hijos, ¿cuál es la probabilidad de que ocurra cada uno de los siguientes:
 - a. Todos los hijos tienen fenotipo normal.
 - b. Uno o dos hijos tienen la enfermedad.
 - c. Los tres tienen la enfermedad.
 - d. Por lo menos un hijo es normal desde el punto de vista fenotípico.

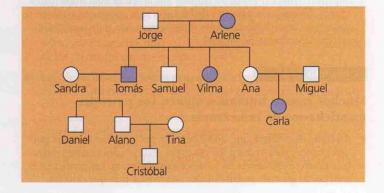
(*Nota*: recuerde que las probabilidades de todos los resultados posibles suman siempre 1).

- 7. El genotipo de los individuos F₁ en un cruzamiento tetrahíbrido es *AaBbCcDd*. En el supuesto de que haya una distribución independiente de estos cuatro genes, ¿cuáles son las probabilidades de que la descendencia F, tenga los genotipos siguientes?
 - a. aabbccdd
- d. AaBBccDd
- b. AaBbCcDd
- e. AaBBCCdd
- c. AABBCCDD
- **8.** ¿Cuál es la probabilidad de que los siguientes pares de padres produzcan la descendencia indicada? (Suponiendo la distribución independiente de todos los pares de genes).
 - a. AABBCC × aabbcc → AaBbCc
 - b. AABbCc × AaBbCc → AAbbCC
 - c. AaBbCc × AaBbCc → AaBbCc
 - d. aaBbCC × AABbcc → AaBbCc
- 9. Carina y Esteban tienen cada uno un hermano con anemia drepanocítica. Ni Carina ni Esteban ni ninguno de sus padres tiene la enfermedad y ninguno de ellos fue estudiado para demostrar el rasgo de la anemia drepanocítica. En función de esta información

- incompleta, calcule la probabilidad de que esta pareja tenga un hijo con la enfermedad.
- 10. En 1981, una familia de California adoptó un gato negro extraviado con orejas redondas y curvadas hacia atrás de manera inusual. Desde entonces nacieron cientos de descendientes del gato y los aficionados a los gatos esperan desarrollar el gato con orejas curvadas como una



- raza de exhibición. Suponga que usted posee el primer gato con orejas curvadas y desea desarrollar una variedad de línea genéticamente pura. ¿Cómo determinaría si el alelo de orejas curvadas es dominante o recesivo? ¿Cómo obtendría gatos de orejas curvadas genéticamente puros? Cómo se aseguraría de que fueran genéticamente puros?
- 11. Imagine que una enfermedad hereditaria recesiva recientemente descubierta se expresa solo en individuos con sangre del tipo 0, si la enfermedad y el grupo sanguíneo se heredan en forma independiente. Un hombre normal con sangre del tipo A y una mujer normal con sangre del tipo B tienen un hijo con la enfermedad. La mujer está embarazada ahora por segunda vez. ¿Cuál es la probabilidad de que el segundo hijo también tenga la enfermedad? Suponga que ambos padres son heterocigotos para el gen que causa la enfermedad.
- 12. En los tigres, un alelo recesivo causa una ausencia de pigmentación del pelaje (un tigre blanco) y estrabismo. Si se aparean dos tigres normales desde el punto de vista fenotípico que son heterocigotas en este locus, ¿qué porcentaje de su descendencia tendrá estrabismo? ¿Qué porcentaje será blanco?
- 13. En las plantas de maíz, un alelo dominante *I* inhibe el color del grano, mientras que un alelo recesivo *i* permite el color cuando es homocigoto. En un locus diferente, el alelo dominante *P* da color púrpura al grano, mientras que el genotipo homocigoto recesivo *pp* produce color rojo. Si se cruzan plantas heterocigotas en ambos locus, ¿cuál será la proporción fenotípica de la descendencia?
- 14. El pedigrí de la figura rastrea la herencia de la alcaptonuria, un trastorno bioquímico. Los individuos afectados, indicados aquí por lo círculos y cuadrados coloreados, son incapaces de degradar una sustancia llamada alcaptona, que da color a la orina y tiñe los tejidos corporales. ¿Esta enfermedad es causada por un alelo dominante o uno recesivo? Complete los fenotipos de los individuos cuyos genotipos se pueden deducir. ¿Qué genotipos son posibles para cada uno de los restantes individuos?



- 15. Un hombre tiene seis dedos en cada mano y seis en cada pie. Su esposa y su hija tienen números normales de dedos. Tener dedos adicionales es un rasgo dominante. ¿Qué fracción de hijos de esta pareja esperaría que tenga dedos adicionales?
- 16. Imagine que usted es un consejero genético y una pareja que está planificando comenzar una familia lo consulta. Carlos estuvo casado una vez y él y su primera esposa tuvieron un hijo con fibrosis quística. El hermano de su actual esposa Elena murió de fibrosis quística. ¿Cuál es la probabilidad de que Carlos y Elena tengan un hijo con fibrosis quística? (ni Carlos ni Elena tienen la enfermedad).
- 17. En los ratones, el color negro (B) es dominante del blanco (b). En locus diferentes, un alelo dominante (A) produce una banda de amarillo justo por debajo del extremo de cada pelo en los ratones con pelaje negro. Esto le otorga un aspecto jaspeado conocido como agutí. La expresión del alelo recesivo (a) produce una capa de color compacto. Si se cruzan ratones que son heterocigotas en ambos locus, ¿cuál es la proporción fenotípica esperada en la descendencia?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Durante los últimos cincuenta años en los Estados Unidos y otros países desarrollados ha habido una tendencia de las personas a contraer matrimonio y comenzar una familia más tarde en la vida de lo que lo hicieron sus padres y abuelos. Especule sobre los efectos que esta tendencia podría tener sobre la incidencia (frecuencia) en la población de los alelos dominantes letales de acción tardía.

Problemas científicos

Usted está manipulando una misteriosa planta de guisantes con tallos largos y flores axiales y se le pide que determine su genotipo lo más pronto posible. Usted sabe que el alelo del tallo alto (*T*) es dominante sobre el de tallo enano (*t*) y que el alelo de flores axiales (*A*) es dominante con respecto al de flores terminales (*a*).

- a. ¿Cuáles son todos los genotipos posibles de su planta misteriosa?
- b. Describa el único cruzamiento que haría, fuera de su jardín, para determinar el genotipo exacto de su planta misteriosa.
- c. Mientras espera los resultados de su cruzamiento, predice los resultados de cada genotipo posible enumerados en la parte a. ¿Cómo efectúa esto?
- d. Realice sus predicciones utilizando el formato siguiente: si el fenotipo de mi planta misteriosa es ______, las plantas originadas por mi cruzamiento serán _____.
- e. Si la mitad de los descendientes de sus plantas tiene tallos altos con flores axiales y la mitad tiene tallos altos con flores terminales, ¿cuál debe ser el genotipo de su planta misteriosa?
- Explique por qué las actividades que realizó en las partes c y d no fueron "un cruzamiento".

Ciencia, tecnología y sociedad

Imagine que uno de sus padres tenía la enfermedad de Huntington. ¿Cuál es la probabilidad de que usted, también, algún día manifieste la enfermedad? No existe curación para la enfermedad de Huntington. ¿Desearía someterse a un análisis para detectar el alelo de Huntington? Justifique su respuesta.

Bases cromosómicas de la herencia



▲ Fig. 15-1. Cromosomas marcados para mostrar un gen específico (amarillo).

Conceptos clave

- **15-1** La herencia mendeliana tiene sus bases físicas en el comportamiento de los cromosomas
- **15-2** Los genes ligados tienden a heredarse juntos porque se localizan unos cerca de otros en el mismo cromosoma
- **15-3** Los genes ligados al sexo exhiben patrones de herencia únicos
- 15-4 Las alteraciones del número o de la estructura de los cromosomas causan algunos trastornos genéticos
- 15-5 Algunos patrones de la herencia son excepciones de la teoría cromosómica estándar

Panorama general

Localización de los genes en los cromosomas

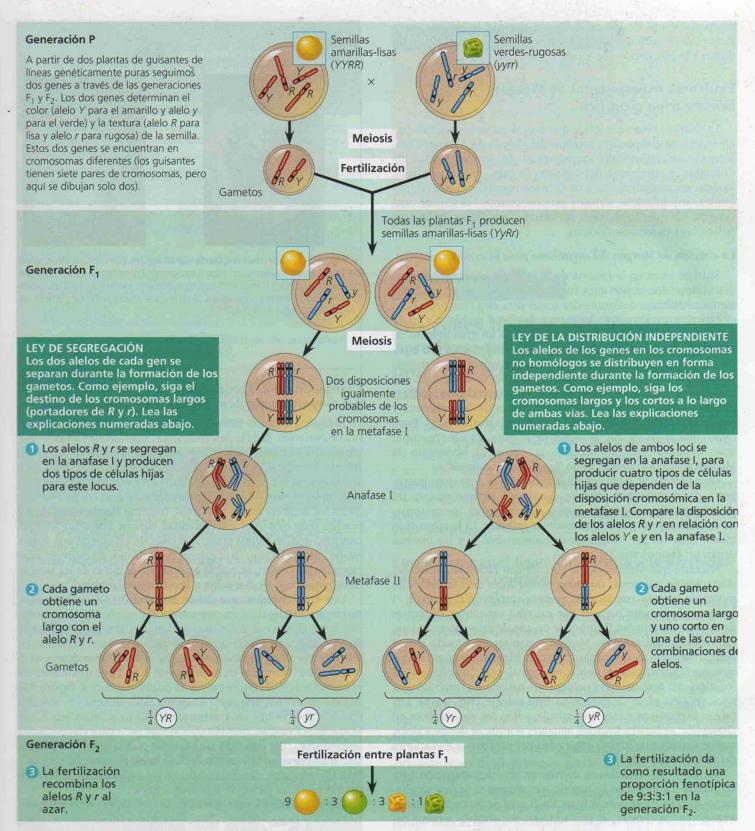
oy podemos demostrar que los genes -los "factores hereditarios" de Mendel- se localizan en los cromosomas. Podemos localizar un gen en particular marcando los cromosomas aislados con un colorante fluorescente que resaltan dicho gen. Por ejemplo, los puntos amarillos de la figura 15-1 indican el locus de un gen específico sobre un par homólogo de cromosomas humanos (debido a que los cromosomas de esta microfotografía óptica ya están replicados, vemos dos puntos amarillos por cromosoma, uno sobre cada cromátide hermana). Sin embargo, hace casi un siglo, la relación entre genes y cromosomas no era tan obvia. Muchos biólogos se mantenían escépticos sobre las leyes de segregación y de distribución independiente de Mendel hasta que se acumularon evidencias de que estos principios de la herencia tenían sus bases físicas en el comportamiento de los cromosomas. En este capítulo, que integra lo aprendido en los dos anteriores, describimos las bases cromosómicas para la transmisión de los genes de los padres a la descendencia y, también, algunas excepciones importantes.

Concepto 15-1

La herencia mendeliana tiene sus bases físicas en el comportamiento de los cromosomas

Mediante el empleo de técnicas de microscopia mejoradas, los citólogos descubrieron el proceso de la mitosis en 1875 y de la meiosis durante la década de 1890. Luego, alrededor del año 1900, la citología y la genética convergieron a medida que los biólogos comenzaban a comprobar paralelismos entre el comportamiento de los cromosomas y "factores" de Mendel durante los ciclos de vida sexual: los cromosomas y los genes están presentes en pares en las células diploides; los cromosomas homólogos se separan y los alelos se segregan durante el proceso de meiosis y la fertilización restablece la condición apareada tanto para los cromosomas como para los genes. Alrededor de 1902, y de forma independiente, Walter S. Sutton, Theodor Boveri y otros notaron estos paralelismos y comenzó a tomar forma la teoría cromosómica de la herencia. De acuerdo con esta teoría, los genes mendelianos tienen loci (posiciones) específicos en los cromosomas y son los cromosomas los que sufren segregación y distribución independiente.

La **figura 15-2** indica que el comportamiento de los cromosomas homólogos durante la meiosis puede explicar la segregación de los alelos de cada locus genético hacia gametos diferentes. La figura también demuestra que el comportamiento de los cromosomas no homólogos puede explicar la distribución independiente de los alelos para dos o más genes localizados en cromosomas diferentes. Mediante el estudio detallado de esta figura, que ilustra el mismo cruzamiento dihíbrido de guisantes examinado en la figura 14-8, usted puede comprobar cómo el



▲ Fig. 15-2. Bases cromosómicas de las leyes de Mendel. Aquí correlacionamos los resultados de uno de los cruzamientos dihíbridos de Mendel (fig. 14-8) con el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis (fig. 13-8). La disposición de los cromosomas en la metafase I de la meiosis y su movimiento durante la anafase I explica la segregación y la distribución independiente de los alelos para el color y la textura de la semilla. Cada célula que sufre meiosis en una planta F₁ produce dos tipos de gametos. En conjunto, sin embargo, las plantas F₁ producen el mismo número de los cuatro tipos de gametos porque las disposiciones cromosómicas alternativas en la metafase I son igualmente probables.

comportamiento de los cromosomas durante la meiosis en la generación F_1 , junto a la subsiguiente fertilización aleatoria, dan origen a la proporción fenotípica F_2 observada por Mendel.

Evidencia experimental de Morgan: investigación científica

La primera evidencia sólida que asoció un gen específico con un cromosoma específico provino del trabajo de Thomas Hunt Morgan, un embriólogo experimental de la Universidad de Columbia, a comienzos del siglo xx. Si bien, en un principio, Morgan era escéptico acerca de la teoría mendeliana y la cromosómica, sus primeros trabajos proporcionaron evidencias convincentes de que, en realidad, los factores hereditarios de Mendel se localizan en los cromosomas.

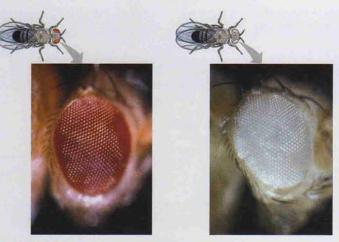
La elección de Morgan del organismo para la experimentación

Muchas veces en la historia de la biología, quienes realizaron descubrimientos importantes fueron investigadores lo suficientemente perspicaces o afortunados como para elegir un organismo de experimentación conveniente para abordar el problema a investigar. Mendel eligió el guisante porque había un gran número de variedades distintas. Para su trabajo, Morgan seleccionó una especie de mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, un insecto común, por lo general inocuo, que se alimenta de los hongos que crecen en la fruta. Las moscas de la fruta se reproducen prolíficamente; un solo apareamiento produce cientos de descendientes y se puede obtener una nueva generación cada dos semanas. Estas características hacen que la mosca de la fruta sea un organismo muy apropiado para los estudios genéticos. El laboratorio de Morgan se conoció pronto como "la sala de las moscas".

Otra ventaja de la mosca de la fruta es que solo tiene cuatro pares de cromosomas, que se distinguen fácilmente con un microscopio óptico. Hay tres pares de autosomas (cromosomas no sexuales), y un par de cromosomas sexuales. La hembra de la mosca tiene un par homólogo de cromosomas X y los machos tienen un cromosoma X y uno Y.

Mientras que Mendel podía obtener con facilidad variedades diferentes de guisantes, no había proveedores de variedades de mosca de la fruta que Morgan pudiera emplear. En realidad, él fue quizá la primera persona que necesitó variedades diferentes de este insecto común. Después de un año de criar moscas y buscar variantes individuales, Morgan se vio recompensado con el descubrimiento de un macho con ojos blancos en lugar de los ojos rojos habituales. El fenotipo normal para un carácter (el fenotipo más común en las poblaciones naturales), como los ojos rojos en *Drosophila*, se denomina tipo salvaje (fig. 15-3). Los rasgos alternativos a este tipo salvaje, como los ojos blancos en *Drosophila*, se llaman fenotipos mutantes porque se deben a alelos que se supone que fueron originados por cambios o mutaciones del alelo de tipo salvaje.

Morgan y sus estudiantes inventaron una denominación para simbolizar los alelos de Drosophila que todavía se utiliza ampliamente para las moscas de la fruta. En el caso de un carácter determinado en las moscas, el gen adquiere su símbolo a partir del primer mutante (el tipo no salvaje) descubierto. De este modo, el alelo para los ojos blancos de Drosophila se simboliza con la w (de white, en inglés). Un superíndice + identifica el alelo para el rasgo del tipo salvaje - w^+ para el alelo de ojos rojos, por ejemplo. A lo largo de los años se han desarrollado sistemas de denominación diferentes para los distintos organismos. Por ejemplo, los genes humanos se escriben por lo general con letras mayúsculas, como HD para el alelo de la enfermedad de Huntington.



▲ Fig. 15-3. El primer mutante de Morgan. Las moscas *Drosophila* de tipo salvaje tienen ojos rojos (izquierda). Entre sus moscas, Morgan descubrió un macho mutante con ojos blancos (derecha). Esta variación posibilitó que Morgan rastreara el gen para el color de ojos hasta un cromosoma específico (MO).

Correlación entre el comportamiento de los alelos de un gen y el comportamiento de un par de cromosomas

Morgan apareó una mosca macho de ojos blancos con una hembra de ojos rojos. Toda la descendencia F_1 tuvo los ojos rojos, lo que sugiere que el alelo del tipo salvaje es dominante. Cuando cruzó las moscas F_1 entre sí, observó la clásica proporción fenotípica 3:1 en la descendencia F_2 . Sin embargo, hubo un resultado adicional sorprendente: el rasgo de ojos blancos aparecía solo en los machos. Todas las hembras tenían ojos rojos, mientras que la mitad de los machos tenía ojos rojos y la otra mitad blancos. Por tanto, Morgan concluyó que, de alguna manera, el color de los ojos de una mosca estaba ligado a su sexo (si el gen del color de ojos no estuviera relacionado con el sexo, se podría esperar que la mitad de las moscas de ojos blancos fueran machos y la otra mitad hembras).

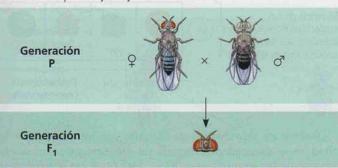
Una mosca hembra tiene dos cromosomas X (XX), mientras que una mosca macho tiene un cromosoma X y otro Y (XY). La correlación entre el rasgo del color de ojos blancos y el sexo masculino de las moscas F_2 afectadas le sugirió a Morgan que el gen implicado en este mutante de ojos blancos se localizaba de forma exclusiva en el cromosoma X, sin que hubiera ningún alelo correspondiente en el cromosoma Y. Su razonamiento se puede seguir en la **figura 15-4**. Para un macho, una copia única del alelo mutante le conferiría ojos blancos; ya que un macho tiene solo un cromosoma X, no puede haber ningún alelo del tipo salvaje (w^+) para compensar al alelo recesivo. Por otro lado, una hembra podría tener ojos blancos solo si ambos cromosomas X portaran el alelo mutante recesivo (w). Esto fue imposible para las hembras en el experimento de Morgan porque todos los padres F_1 tenían ojos rojos.

El hallazgo de Morgan acerca de la correlación entre un rasgo particular y el sexo de un individuo proporcionó sustento a la teoría cromosómica de la herencia: es decir, que un gen específico es transportado por un cromosoma específico (en este caso, el gen del color de ojos en el cromosoma X). Además, el trabajo de Morgan indicó que los genes localizados en un cromosoma sexual exhiben patrones de herencia únicos, que comentaremos luego en este capítulo. Al reconocer la importancia de los primeros trabajos de Morgan, muchos estudiantes brillantes fueron atraídos hacia su sala de las moscas.

Figura 15-4

Investigación En un cruzamiento entre una mosca de la fruta hembra de tipo salvaje y un macho mutante de ojos blancos, ¿qué color de ojos tendrá la descendencia F, y la F,?

EXPERIMENTO Morgan apareó una hembra del tipo salvaje (ojos rojos) con un macho mutante de ojos blancos. Toda la descendencia F₁ tuvo ojos rojos.

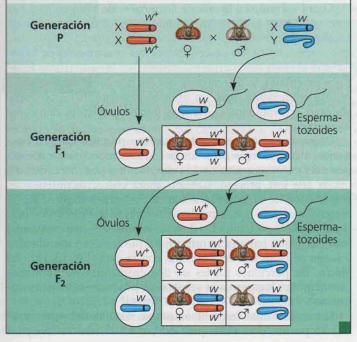


Morgan cruzó luego una hembra F_1 de ojos rojos con un macho F_1 de ojos rojos para producir la generación F_2 .

La generación F₁ tuvo una proporción mendeliana típica de 3:1 de ojos rojos en relación con los blancos. Sin embargo, no había hembras que presentaran el rasgo; todas tenían los ojos rojos. La mitad de los machos tenía ojos blancos y la mitad rojos.



Puesto que toda la descendencia F_1 tuvo ojos rojos, el rasgo mutante de ojos blancos (w) debe ser recesivo con respecto al rasgo de tipo salvaje de ojos rojos (w^+) . Debido a que el rasgo recesivo-ojos blancos-se expresa solo en los machos de la generación F_2 , Morgan propuso que el gen para el color de ojos se localizaba en el cromosoma X y que no existía un lugar correspondiente en el cromosoma Y, como se representa aquí.



Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cuál de las leyes de Mendel se relaciona con la herencia de los alelos para un carácter único? ¿Qué ley se relaciona con la herencia de los alelos para dos caracteres en un cruzamiento dihíbrido? ¿Cuál es la base física de estas leyes?
- 2. Si el locus para el color de ojos en *Drosophila* se localizara en un autosoma, ¿cuál sería el sexo y el fenotipo de toda la descendencia F₂ producida por los cruzamientos de la figura 15-4?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 15-2

Los genes ligados tienden a heredarse juntos porque se localizan unos cerca de otros en el mismo cromosoma

El número de genes en una célula es bastante mayor que el número de cromosomas; de hecho, cada cromosoma tiene cientos o miles de genes. Los genes localizados en el mismo cromosoma, que tienden a heredarse juntos en los cruzamientos genéticos, se llaman genes ligados. Cuando los genetistas siguen a los genes ligados en los experimentos de cruzamiento, los resultados se desvían de los esperados por la ley de Mendel de la distribución independiente.

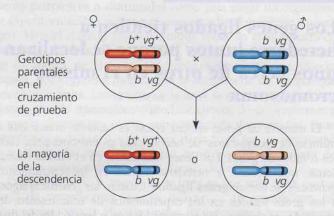
Formas en que el ligamiento afecta a la herencia: Investigación científica

Para ver el modo en el que el ligamiento entre genes afecta a la herencia de dos caracteres diferentes, examinemos otro de los experimentos de Morgan con Drosophila. En este caso, los caracteres son el color del cuerpo y el tamaño del ala, cada uno con dos fenotipos diferentes. Las moscas de tipo salvaje tienen cuerpos grises y alas de tamaño normal. Además de éstas, Morgan contaba con moscas con mutaciones dobles que tenían cuerpos negros y alas vestigiales (mucho más pequeñas que lo normal). Los alelos para estos rasgos se representan por los siguientes símbolos: b^+ = gris, b = negro; vg^+ = alas normales, vg = alas vestigiales. Los alelos mutantes son recesivos de los alelos de tipo salvaje y ningún gen se encuentra en un cromosoma sexual.

Para estudiar estos dos genes, Morgan llevó a cabo los cruzamientos que se muestran en la **figura 15-5** (p. 279). Primero apareó moscas de tipo salvaje homocigotas (de líneas puras) ($b^+b^+vg^+vg^+$) con otras negras con alas vestigiales (bbvgvg) para producir dihíbridos heterocigotos F_1 (b^+bvg^+vg), todos los cuales tenían apariencia de tipo salvaje. Luego cruzó los dihíbridos hembras con machos homocigotos del fenotipo mutante doble (bbvgvg). En este segundo cruzamiento, que corresponde al cruzamiento de prueba de Mendel, conocemos el genotipo del progenitor hembra (b^+bvg^+vg) y también sabemos qué combinaciones de alelos son "parentales", es decir, derivados de los

padres en la generación P: b^+ con vg^+ y b con vg. No conocemos, sin embargo, si los dos genes se localizan en el mismo o en diferentes cromosomas. En el cruzamiento de prueba, todos los espermatozoides donarán alelos recesivos (b y vg), de modo que los fenotipos de la descendencia dependerán de los alelos de los óvulos. Por tanto, a partir de los fenotipos de la descendencia podemos determinar si las combinaciones de alelos parentales, b^+ con vg^+ y b con vg, se mantuvieron juntas durante la formación de los óvulos de las hembras F_+ .

Cuando Morgan "clasificó" (de acuerdo con el fenotipo) 2 300 descendientes de los apareamientos de los cruzamientos de prueba, observó una proporción mucho mayor de fenotipos parentales de lo que se hubiera esperado si los dos genes se distribuyeran de forma independiente (fig. 15-5). Basándose en estos resultados, Morgan dedujo que por lo general, el color del cuerpo y el tamaño de las alas, se heredan juntos en combinaciones específicas (las combinaciones parentales) porque los genes para estos caracteres se encuentran sobre el mismo cromosoma:



Sin embargo, si los genes para el color del cuerpo y el tamaño de las alas se heredaran siempre en las combinaciones parentales, no se habrían observado fenotipos no parentales en la descendencia de los cruzamientos de prueba de Morgan. En efecto, en los experimentos de Morgan sí se produjeron ambos fenotipos no parentales (fig. 15-5), lo que sugirió que los genes del color del cuerpo y del tamaño de las alas están ligados genéticamente solo de forma parcial. Para entender este resultado debemos explorar aún más la recombinación genética, la producción de una generación con combinaciones de rasgos diferentes de los encontrados en cada padre.

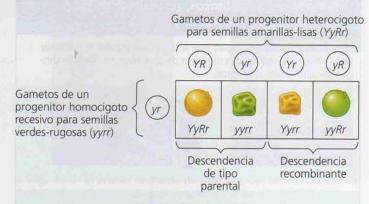
Recombinación genética y ligamiento

En el capítulo 13 usted aprendió que la meiosis y la fertilización aleatoria generaban variación genética entre la descendencia de los organismos que se reproducen sexualmente. Aquí examinaremos las bases cromosómicas de la recombinación, en relación con los hallazgos genéticos de Mendel y Morgan.

Recombinación de genes no ligados: distribución independiente de los cromosomas

Mendel dedujo, a partir de los cruzamientos en los que siguió dos caracteres, que algunos descendientes tienen combinaciones de rasgos que no concuerdan con ninguno de los padres de la generación parental (P). Por ejemplo, podemos representar el cruzamiento entre una planta de guisantes con semillas amari-

llas-lisas que es heterocigota para el color y la forma de la semilla (*YyRr*) y una planta con semillas verdes-rugosas (homocigota para ambos alelos recesivos, *yyrr*) mediante el siguiente cuadro de Punnett:



Observe en este cuadro de Punnett que se espera que la mitad de la descendencia herede un fenotipo que concuerde con uno de los fenotipos parentales. Esta progenie se denomina tipo parental. Pero entre los descendientes se encuentran también dos fenotipos no parentales. Debido a que tienen combinaciones nuevas de la forma y el color de la semilla se llaman tipos recombinantes o simplemente recombinantes. Cuando el 50% de todos los descendientes son recombinantes, como en este ejemplo, los genetistas dicen que existe una frecuencia de recombinación del 50%. Las proporciones fenotípicas predichas entre los descendientes son similares a las que Mendel halló en los cruzamientos YyRr × yyrr.

Se observa una frecuencia de recombinación del 50% para cualquiera de dos genes localizados en cromosomas diferentes. La base física de la recombinación entre genes no ligados es la orientación al azar de los cromosomas homólogos en la metafase I de la meiosis, que conduce a la distribución independiente de los alelos (figs. 15-2 y 13-10).

Recombinación de genes ligados: entrecruzamiento

Ahora volvamos a la sala de las moscas de Morgan para ver cómo podemos explicar los resultados de los cruzamientos de prueba de *Drosophila* que se muestran en la figura 15-5. Recuerde que la mayoría de los descendientes del cruzamiento de prueba para el color del cuerpo y el tamaño de las alas tenían fenotipos parentales, lo que sugería que los dos genes estaban en el mismo cromosoma, pero un número pequeño de descendientes eran recombinantes. Aunque hubo ligamiento, debió ser incompleto.

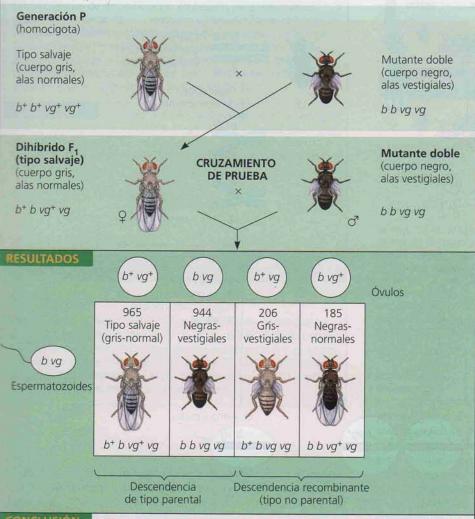
Observando estos resultados, Morgan propuso que, en ocasiones, algún proceso debe romper la conexión física entre los genes del mismo cromosoma. Los experimentos posteriores demostraron que este proceso, llamado ahora entrecruzamiento, es responsable de la recombinación de los genes ligados. En el entrecruzamiento, que se produce mientras se aparean los cromosomas homólogos replicados durante la profase I, una cromátide, materna y una paterna se rompen en puntos correspondientes y luego se ligan nuevamente una con la otra (fig. 13-11). En efecto, las porciones finales de dos cromátides no hermanas intercambian lugares cada vez que se produce un entrecruzamiento.

Los cromosomas recombinantes que resultan del entrecruzamiento pueden unir alelos para dar combinaciones nuevas y las

Figura 15-5

mueralistadas. Los genes para el color del cuerpo y el tamaño de las alas en las moscas de la fruta, ¿se localizan en el mismo o en diferentes cromosomas?

EXPERIMENTO Morgan primero cruzó líneas puras de moscas de tipo salvaje con moscas negras con alas vestigiales para producir dihíbridos heterocigotos F_1 , todos los cuales tenían la apariencia del tipo salvaje. Luego apareó hembras dihíbridas F_1 de tipo salvaje con machos negros con alas vestigiales y produjo 2 300 descendientes F_2 , que clasificó de acuerdo con el fenotipo.



Si estos dos genes estuvieran sobre cromosomas diferentes, los alelos de los dihíbridos F_1 se distribuirían en gametos de forma independiente y esperaríamos observar el mismo número de los cuatro tipos de descendientes. Si estos dos genes estuvieran en el mismo cromosoma, esperaríamos que cada combinación de alelos, b^+vg^+y b vg, se mantuviera unida cuando se forman los gametos. En este caso, se produciría solo descendencia con fenotipos parentales. Como la mayoría de la progenie tenía fenotipo parental, Morgan concluyó que los genes para el color del cuerpo y para el tamaño de las alas se localizaban en el mismo cromosoma. Sin embargo, la existencia de un pequeño número de descendientes con fenotipos no parentales indicó que algún mecanismo rompía, en ocasiones, el ligamiento entre los genes del mismo cromosoma.

meiosis subsiguientes distribuyen los cromosomas recombinantes en los gametos. La **figura 15-6** (p. 280) muestra la forma en que el entrecruzamiento produjo óvulos recombinantes en una mosca hembra dihíbrida y, finalmente, descendencia recombi-

nante en el cruzamiento de prueba de Morgan. La mayoría de los óvulos tenían un cromosoma con genotipo parental b+ vg+ o b vg para el color del cuerpo o el tamaño de las alas, pero algunos óvulos tenían un cromosoma recombinante (b+ vg o b vg+). La fertilización de estas distintas clases de óvulos por espermatozoides homocigotos recesivos (b vg) produjo una población de descendientes en los que el 17% exhibía un fenotipo recombinante no parental (fig. 15-6). Como explicaremos a continuación, el porcentaje de descendencia recombinante o frecuencia de recombinación, se relaciona con la distancia entre los genes ligados.

Desarrollo de mapas de ligamientos usando datos de recombinación: investigación científica

El descubrimiento de los genes ligados y de la recombinación debida al entrecruzamiento condujo a uno de los estudiantes de Morgan, Alfred H. Sturtevant, a un método para elaborar un mapa genético, una lista ordenada de loci genéticos a lo largo de un cromosoma determinado.

Sturtevant teorizó que las frecuencias de recombinación calculadas a partir de los experimentos como los de las figuras 15-5 y 15-6 dependen de las distancias entre los genes sobre un cromosoma. Supuso que el entrecruzamiento es un acontecimiento aleatorio y, por tanto, la probabilidad de que se produzca es casi igual en todos los puntos a lo largo de un cromosoma. Basándose en estas suposiciones, Sturtevant predijo que cuanto más lejos se encuentran dos genes, mayor es la probabilidad de que se produzca un entrecruzamiento entre ellos y, por consiguiente, mayor será la frecuencia de recombinación. Su razonamiento era simple: cuanto mayor es la distancia entre dos genes, hay más puntos entre ellos donde se pueden producir entrecruzamientos. Utilizando los datos de recombinación obtenidos de varios cruzamientos de moscas de la fruta Sturtevant procedió a asignar posiciones relativas de los genes en el mismo cromosoma; esto es, a mapear los genes.

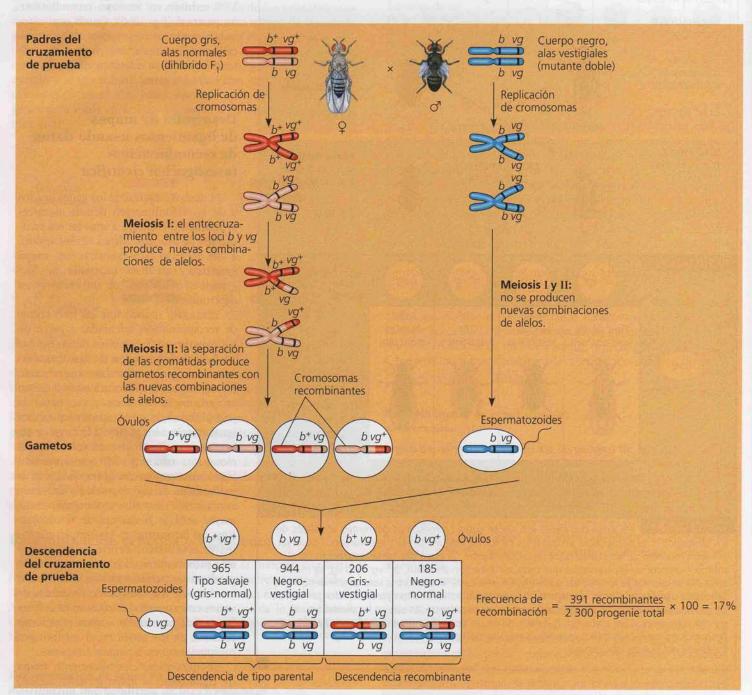
Se denomina específicamente mapa de ligamiento al mapa genético basado en las frecuencias de recombinación. La figura 15-7 (p. 281) muestra el mapa de

ligamiento de Sturtevant de tres genes: los genes del color del cuerpo (b) y del tamaño de las alas (vg) representados en la figura 15-6 y un tercer gen, llamado cinnabar (cn). Cinnabar (cinabrio) es uno de los muchos genes de Drosophila que afectan al

color de ojos. Los ojos cinabrio, un fenotipo mutante, son de un color rojo más brillante que el del tipo salvaje. La frecuencia de recombinación entre cn y b es del 9%; entre cn y vg, del 9,5% y entre b y vg del 17%. En otras palabras, los entrecruzamientos entre cn y b y entre cn y vg son aproximadamente la mitad de frecuentes que los entrecruzamientos entre b y vg. Solo un mapa que localice a cn a mitad de camino entre b y vg coincide con estos datos, como usted puede comprobar dibujando mapas

alternativos. Sturtevant expresó las distancias entre los genes en **unidades de mapa**, en donde una unidad es equivalente a una frecuencia de recombinación del 1%. Hoy, las unidades de mapa se denominan a menudo *centimorgan*, en honor a Morgan.

En la práctica, la interpretación de los datos de recombinación es más complicada de lo que sugiere este ejemplo. Por ejemplo, algunos genes en un cromosoma se encuentran tan alejados entre sí que la probabilidad de un entrecruzamiento entre ellos es vir-



▲ Fig. 15-6. Bases cromosómicas para la recombinación de genes ligados. En estos diagramas que recrean el cruzamiento de prueba de la figura 15-5 seguimos el rastro de los cromosomas, así como el de los genes. Los cromosomas maternos tienen distintas

tonalidades para distinguir un homólogo del otro. Debido a que el entrecruzamiento entre los loci *b y vg* se produce en algunas pero no en todas las células productoras de óvulos, se originan más óvulos con cromosomas de tipo parental que con recombinantes en las hem-

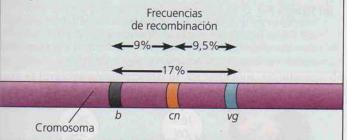
bras apareadas. La fertilización de los óvulos por los espermatozoides del genotipo *b vg* da origen a algunos descendientes recombinantes. La frecuencia de recombinación es el porcentaje de moscas recombinantes del total de la progenie.

Figura 15-7 Metodo de investigação, Construcción de un mapa de ligamiento

Un mapa de ligamiento muestra las localizaciones relativas de los genes en un cromosoma.

Ción de que la probabilidad de un entrecruzamiento entre dos loci genéticos es proporcional a la distancia que separa a dichos loci. Las frecuencias de recombinación empleadas para construir un mapa de ligamiento de un cromosoma en particular se obtienen de cruzamientos experimentales, como el que se muestra en la figura 15-6. Las distancias entre los genes se expresan en unidades de mapa (centimorgan). Una unidad de mapa equivale a una frecuencia de recombinación del 1%. Los genes se disponen en el cromosoma en el orden que mejor se ajusta a los datos.

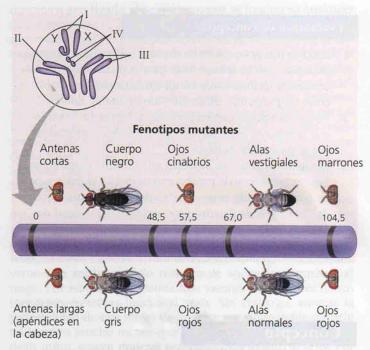
En este ejemplo, las frecuencias de recombinación observadas entre tres pares de genes de *Drosophila* (*b-cn* 9%, *cn-vg* 9,5% y *b-vg* 17%) se ajustan mejor en un orden lineal en el que *cn* se ubica cerca de la mitad de la distancia entre los otros dos genes:



La frecuencia de recombinación *b-vg* es levemente menor que la suma de las frecuencias de *b-cn* y *cn-vg* porque es bastante probable que se produzcan entrecruzamientos dobles entre *b* y *vg* en los acoplamientos que investigan estos dos genes. Un segundo entrecruzamiento "compensaría" el primero y reduciría de esta manera la frecuencia de recombinación *b-vg* observada.

tualmente certera. La frecuencia de recombinación en los cruzamientos que afectan a dos de estos genes puede alcanzar un valor máximo de 50%, un resultado que no se diferencia del de otros genes localizados en cromosomas diferentes. En este caso, la conexión física entre genes ubicados en un mismo cromosoma no se ve reflejada en los resultados de los cruzamientos genéticos. Pese a encontrarse en el mismo cromosoma y, por eso, estar ligados físicamente, los genes no están ligados desde el punto de vista genético; los alelos de esos genes se distribuyen de forma independiente, como si estuvieran en cromosomas diferentes. En efecto, ahora se sabe que los genes para dos de los caracteres de los guisantes estudiados por Mendel -el color de la semilla y el de la flor- se hallan en el mismo cromosoma, pero la distancia entre ellos es tan grande que no se observa ligamiento en los cruzamientos genéticos. Los genes localizados con bastante separación en un cromosoma se mapean sumando las frecuencias de recombinación de los cruzamientos que afectan a cada uno de los genes distantes y un número de genes situados entre ellos.

Mediante el empleo de los datos de las recombinaciones, Sturtevant y sus colegas fueron capaces de mapear numerosos genes de *Drosophila* en disposiciones lineales. Estos investiga-



Fenotipos de tipo salvaje

▲ Fig. 15-8. Mapa genético parcial (de ligamiento) de un cromosoma de *Drosophila*. Este mapa simplificado muestra solo unos pocos genes que han sido ubicados en el cromosoma II de *Drosophila*. El número en cada locus génico indica el número de unidades de mapa entre ese locus y el locus para la longitud de las antenas (izquierda). Nótese que más de un gen puede afectar a un fenotipo característico determinado, como el color de los ojos. También obsérvese que, en contraste con los autosomas homólogos (II-IV), los cromosomas X e Y (I) tienen formas distintas.

dores encontraron que los genes se reunían en cuatro grupos de genes ligados. Debido a que los microscopistas habían hallado cuatro pares de cromosomas en las células de *Drosophila*, este agrupamiento de genes representó una evidencia complementaria de que los genes se localizan en los cromosomas. Cada cromosoma tiene una disposición lineal de loci de genes específicos (figura 15-8).

Debido a que un mapa de ligamiento se basa en las frecuencias de recombinación, solo proporciona una imagen aproximada de un cromosoma. En realidad, la frecuencia de entrecruzamientos no es uniforme en toda la longitud de un cromosoma, como supuso Sturtevant y, por tanto, las unidades de mapa no se corresponden con las distancias físicas reales (por ejemplo en nanómetros). Un mapa de ligamiento representa el orden de los genes a lo largo del cromosoma, pero no retrata con exactitud las localizaciones precisas de estos genes. Otros métodos permiten a los genetistas construir mapas citogenéticos de los cromosomas, que localizan a los genes con respecto a las características del cromosoma, como las bandas coloreadas, que se pueden ver en el microscopio. Los últimos mapas, que comentaremos en el capítulo 20, muestran las distancias físicas entre los loci de los genes en nucleótidos de DNA. Al comparar un mapa de ligamiento con este mapa físico o con un mapa citogenético del mismo cromosoma encontraremos que el orden lineal de los genes es idéntico en todos los mapas, pero el espacio entre los genes no lo es.

Evaluación de conceptos

- Cuando dos genes están localizados sobre el mismo cromosoma ¿cual es la base física para la producción de descendencia recombinante en un cruzamiento de prueba entre un progenitor dihíbrido y uno mutante doble?
- 2. Para cada tipo de descendiente de la figura 15-5, explique la relación entre su fenotipo y los alelos aportados por el progenitor hembra.
- 3. Los genes A, B y C se localizan en el mismo cromosoma. Los cruzamientos de prueba muestran que la frecuencia de recombinación entre A y B es del 28% y entre A y C del 12%. ¿Puede determinar el ordenamiento lineal de estos genes?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 15-3

Los genes ligados al sexo exhiben patrones de herencia únicos

Como vimos, el descubrimiento de Morgan de un rasgo (ojos blancos) que se correlacionaba con el sexo de las moscas fue un episodio clave en el desarrollo de la teoría cromosómica de la herencia. En esta sección consideramos con mayor detalle el papel de los cromosomas sexuales en la herencia. Comenzamos por revisar las bases cromosómicas de la determinación sexual en los seres humanos y en algunos otros animales.

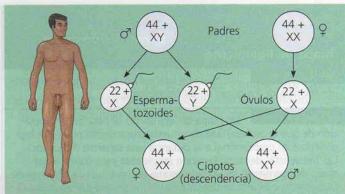
Las bases cromosómicas del sexo

Uno de los caracteres fenotípicos más obvios es el hecho de ser macho o hembra. Aunque las diferencias anatómicas y fisiológicas entre las mujeres y los hombres son numerosas, la base cromosómica para determinar el sexo es bastante simple. En los seres humanos y en otros mamíferos existen dos variedades de cromosomas sexuales, designados X e Y. Una persona que hereda dos cromosomas X, uno de cada padre, por lo general se desarrolla como una mujer. Un hombre se desarrolla a partir de un cigoto que contiene un cromosoma X y uno Y (fig. 15-9a). El cromosma Y es mucho más pequeño que el X (véase la microfotografía de la izquierda) y solo tiene segmentos

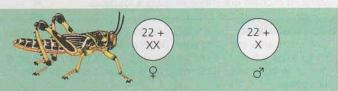
×

relativamente cortos en cada extremo que son homólogos de las regiones correspondientes del cromosoma X. En los machos, estas regiones homólogas les permiten a ambos cromosomas aparearse y comportarse como homólogos durante la meiosis en los testículos.

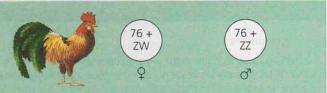
Tanto en los testículos como en los ovarios, los dos cromosomas sexuales se segregan



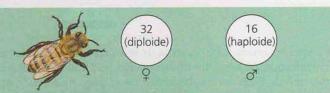
(a) Sistema X-Y. En los mamíferos, el sexo de un descendiente depende de si el espermatozoide contiene un cromosoma X o uno Y



(b) Sistema X-0. En los saltamontes, las cucarachas y algunos otros insectos existe un solo tipo de cromosoma sexual, el X. Las hembras son XX; los machos tienen solo un cromosoma sexual (X0). El sexo de la descendencia es determinado por el hecho de que el espermatozoide contenga un cromosoma X o ningún cromosoma sexual.



(c) Sistema Z-W. En las aves, algunos peces y algunos insectos, el cromosoma sexual presente en el óvulo (no el espermatozoide) determina el sexo de la progenie. Los cromosomas sexuales se designan con las letras Z y W. Las hembras son ZW y los machos ZZ.



(d) El sistema haplo-diploide. No existen cromosomas sexuales en la mayoría de las especies de abejas y hormigas. Las hembras se desarrollan a partir de los óvulos fertilizados y por eso son diploides. Los machos se desarrollan a partir de óvulos no fertilizados y son haploides; no hay padres.

▲ Fig. 15-9. Algunos sistemas cromosómicos de la determinación del sexo. Los números indican el número de autosomas. En Drosophila, los machos son XY, pero el sexo depende de la relación entre el número de cromosomas X y el número de conjuntos de autosomas, no de la simple presencia de un cromosoma Y.

durante la meiosis y cada gameto recibe uno. Cada óvulo contiene un cromosoma X. En contraste, los espermatozoides pertenecen a dos categorías: la mitad de los espermatozoides producidos por un macho contienen un cromosoma X y la otra

mitad un cromosoma Y. Podemos rastrear el sexo de cada descendiente hasta el momento de la concepción: si un espermatozoide que lleva un cromosoma X fertiliza un óvulo, el cigoto es XX, una mujer; si un espermatozoide que contiene un cromosoma Y fertiliza un óvulo, el cigoto es XY, un hombre (fig. 15-9a). De esta manera, la determinación del sexo es un asunto de probabilidades: una probabilidad cincuenta-cincuenta. Además del sistema X-Y de los mamíferos, en los recuadros de b a d de la figura 15-9, se muestran otros tres sistemas de cromosomas para determinar el sexo.

En los seres humanos, los signos anatómicos del sexo comienzan a aparecer cuando el embrión tiene aproximadamente dos meses. Antes de eso, los rudimentos de las gónadas son genéricos, pueden desarrollar tanto ovarios como testículos en función de las condiciones hormonales en el embrión. La presencia o la ausencia del cromosoma Y determina cuál de estas dos posibilidades se producirá. En 1990, un grupo de investigación británico identificó un gen del cromosoma Y necesario para la formación de los testículos. Lo denominaron SRY (del inglés, sex-determining region of Y). En ausencia del SRY, las gónadas se convierten en ovarios. Estos investigadores destacaron que la presencia (o ausencia) del SRY es solo un disparador. Las características bioquímicas, fisiológicas y anatómicas que distinguen a los machos de las hembras son complejas y participan muchos genes en su desarrollo. El SRY codifica una proteína que regula a otros genes. Los investigadores identificaron luego una cantidad de genes adicionales sobre el cromosoma Y que son necesarios para el funcionamiento normal de los testículos. En ausencia de estos genes, un individuo XY es hombre pero no produce esperma normal.

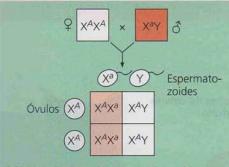
Herencia de genes ligados al sexo

Además de su participación en la determinación del sexo, los cromosomas sexuales, en especial los cromosomas X, tienen genes de muchos caracteres no relacionados con el sexo. Se

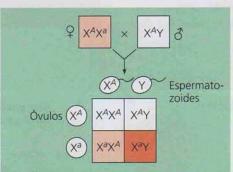
denomina gen ligado al sexo al gen que se localiza en cualquier cromosoma sexual, aunque históricamente en los seres humanos el término se refirió específicamente a un gen ubicado en el cromosoma X (nótese la diferencia entre los términos gen ligado al sexo, referido a un gen de un cromosoma sexual y genes ligados, que se refiere a genes del mismo cromosoma que tienden a heredarse juntos). Los genes ligados al sexo en los seres humanos siguen el mismo patrón de herencia que Morgan observó para el locus del color de ojos en *Drosophila* (fig. 15-4). Los padres transmiten los alelos ligados al sexo a todas sus hijas pero a ninguno de sus hijos varones. En contraste, las madres pueden transmitir los alelos ligados al sexo tanto a sus hijos varones como a mujeres (fig. 15-10).

Si un rasgo ligado al sexo se debe a un alelo recesivo, una hembra expresará el fenotipo solo si es homocigota. Como los machos tienen un solo locus, los términos homocigota y heterocigota carecen de significado para describir sus genes ligados al sexo (en estos casos se utiliza el término hemicigoto). Cualquier varón que reciba el alelo recesivo de su madre expresará el rasgo. Por esta razón, bastante más varones que mujeres tienen trastornos recesivos ligados al sexo. Sin embargo, aunque la probabilidad de una mujer de heredar una dosis doble de alelo mutante es mucho menor que la de un varón de heredar una dosis única, existen mujeres con trastornos ligados al sexo. Por ejemplo, la ceguera para los colores es un trastorno leve heredado como rasgo ligado al sexo. Una hija ciega al color puede nacer de un padre con ese trastorno cuya pareja es portadora (fig. 15-10c). Sin embargo, a causa de que el alelo ligado al sexo para la ceguera a los colores es relativamente raro, la probabilidad de que un hombre y una mujer con estas características se relacionen es baja.

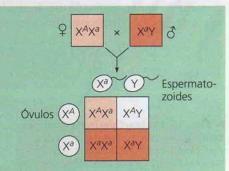
Un número considerable de trastornos ligados al sexo son mucho más graves que la ceguera para los colores. Un ejemplo es la distrofia muscular de Duchenne, que afecta aproximadamente a uno de cada 3 500 varones nacidos en los Estados Unidos. La enfermedad se caracteriza por un debilitamiento pro-



(a) Un padre con el trastorno transmitirá el alelo mutante a todas sus hijas pero no a sus hijos. Cuando la madre es homocigota dominante, las hijas tendrán fenotipo normal pero serán portadoras de la mutación.



(b) Si una portadora se aparea con un macho con fenotipo normal, existe una probabilidad del 50% de que cada hija sea portadora como su madre y un 50% de que cada hijo padezca el trastorno.



(c) Si una portadora se aparea con un macho que tiene el trastorno, existe una probabilidad del 50% de que cada hijo de la pareja padezca esta alteración, sin importar el sexo. Las hijas que no lo tengan serán portadoras, mientras que los machos sin el trastorno estarán completamente libres del alelo recesivo.

Fig. 15-10. Transmisión de rasgos recesivos ligados al sexo. En este diagrama, el superíndice A representa un alelo dominante situado en el cromosoma X, y el superíndice a representa un alelo recesivo. Imagine que este alelo recesivo es una mutación que causa un trastorno ligado al sexo, como la ceguera al color. Los cuadrados blancos indican los individuos no afectados, los cuadrados de color claro indican los portadores y los cuadrados de color más oscuro indican los individuos con el trastorno ligado al sexo.

gresivo de los músculos y pérdida de la coordinación. Los individuos afectados rara vez viven más de los 25 años. Los investigadores asociaron el trastorno a la ausencia de una proteína esencial para el músculo llamada distrofina y situaron el gen para esta proteína en un locus específico sobre el cromosoma X.

La hemofilia es un trastorno recesivo ligado al sexo definido por la ausencia de una o más proteínas requeridas para la coagulación sanguínea. Cuando una persona con hemofilia se lesiona, la hemorragia se prolonga porque tarda en formarse un coágulo firme. Los cortes pequeños en la piel, por lo general, no representan un problema, pero la hemorragia en los músculos o en las articulaciones pueden ser dolorosas y conlleva daños graves. En la actualidad, las personas con hemofilia se tratan según la necesidad con inyecciones intravenosas de la proteína faltante.

Inactivación del cromosoma X en las hembras de los mamíferos

Aunque las hembras de los mamíferos, entre ellos las mujeres, heredan dos cromosomas X, un cromosoma X en cada célula permanece casi totalmente inactivo durante el desarrollo embrionario. Como resultado, las células de los machos y de las hembras tienen la misma dosis efectiva (una copia) de los genes con loci sobre el cromosoma X. El X inactivo de cada célula de una hembra se condensa en un objeto compacto llamado corpúsculo de Barr, que se sitúa a lo largo del interior de la envoltura nuclear. La mayoría de los genes del cromosoma X que forma el corpúsculo de Barr no se expresan. En los ovarios, estos cromosomas son reactivados en las células que dan origen a los óvulos, de modo que cada gameto femenino tiene un X activo.

La genetista británica Mary Lyon demostró que la selección del cromosoma X que formará el corpúsculo de Barr se produce al azar y de forma independiente en cada célula embrionaria presente en el momento de la inactivación del cromosoma X. En consecuencia, las hembras están formadas por un *mosaico* de dos tipos de células: las que tienen un cromosoma X activo derivado del padre y las que tienen el cromosoma X activo derivado de la madre. Una vez que una célula en particular inactiva un cromosoma X, todas sus des-

cendientes mitóticas tienen inactivado el mismo X. De esta manera, si una hembra es heterocigota para un rasgo ligado al sexo, aproximadamente la mitad de sus células expresarán un alelo, en tanto que las otras expresarán el alelo alternativo. La **figura 15-11** muestra la forma en que este mosaicismo origina el color moteado de un gato carey. En los seres humanos se puede observar el mosaicismo en una mutación recesiva ligada al sexo que evita el desarrollo de las glándulas sudoríparas. Una mujer que es heterocigota para este rasgo tiene parches de piel normal y parches de piel que carecen de glándulas sudoríparas.

La inactivación de un cromosoma X implica modificaciones del DNA, como la fijación de grupos metilo (–CH₃) a una de las bases nitrogenadas de los nucleótidos del DNA (en el capítulo 19 se examina el papel regulador de la metilación del DNA). Los investigadores descubrieron también un gen llamado XIST (siglas del inglés X-inactive specific transcript) que es activo solo sobre el cromosoma del corpúsculo de Barr. Aparentemente, múltiples copias de la molécula de RNA producidas a partir de este gen se adhieren al cromosoma X sobre el cual se elaboran cubriéndolo casi por completo. La interacción de este RNA con el cromosoma parece iniciar la inactivación X. Sin embargo, nuestra interpretación de la inactivación del X todavía es rudimentaria.

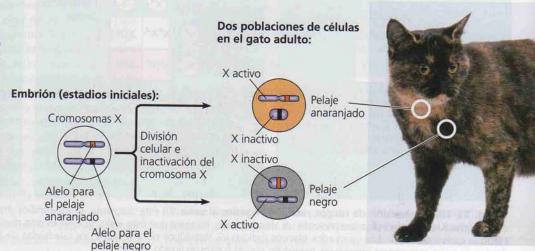
Evaluación de conceptos

15-3

- 1. Una hembra *Drosophila* de ojos blancos se apareó con un macho de ojos rojos (tipo salvaje), el cruzamiento recíproco al que se muestra en la figura 15-4. ¿Qué fenotipos y genotipos se pueden predecir para la descendencia?
- 2. Ni Tim ni Rhoda tienen distrofia muscular de Duchenne, pero su hijo primogénito sí. ¿Cuál es la probabilidad de que un segundo hijo de esta pareja tenga la enfermedad?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Fig. 15-11. Inactivación X y el gato carey. El gen carey está en el cromosoma X y el fenotipo correspondiente requiere la presencia de dos alelos diferentes, uno para el pelaje anaranjado y otro para el pelaje negro. Normalmente, solo las hembras pueden tener ambos alelos porque solo ellas tienen dos cromosomas X. Si una hembra es heterocigota para el gen carey, presenta el fenotipo. Los parches anaranjados se forman por poblaciones de células en las que está activo el cromsoma X con el alelo anaranjado; los parches negros tienen células en las que está activo el cromosoma X con el alelo negro (los gatos "calicó" también tienen áreas blancas, que son determinadas por otro gen).



Concepto 15-4

Las alteraciones del número o de la estructura de los cromosomas causan algunos trastornos genéticos

Los rasgos ligados al sexo no son las únicas desviaciones notables de los patrones de la herencia observados por Mendel y las mutaciones genéticas que generan nuevos alelos no constituyen la única clase de modificaciones del genoma que pueden afectar el fenotipo. Las alteraciones físicas y químicas, como también los errores durante la meiosis, pueden dañar en gran medida a los cromosomas o alterar su número en una célula. Las modificaciones a gran escala de los cromosomas a menudo conducen al aborto espontáneo de un feto y los individuos nacidos con este tipo de defectos genéticos, por lo general muestran diversos trastornos del desarrollo. En las plantas, estos defectos genéticos pueden tolerarse en mayor medida que en los animales.

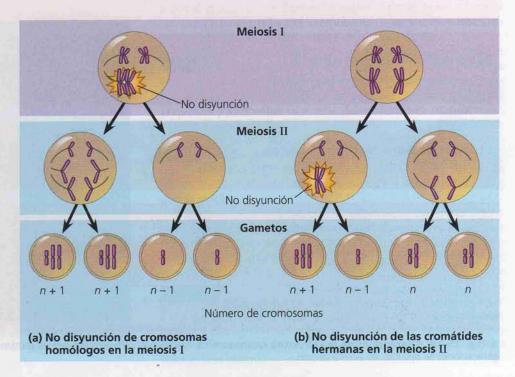
Número anormal de cromosomas

De manera ideal, el huso meiótico distribuye los cromosomas, sin errores, hacia las células hijas. Pero en ocasiones se produce un accidente, llamado no disyunción, en el cual los miembros de un par de cromosomas homólogos durante la meiosis I o las cromátides hermanas durante la meiosis II no se separan adecuadamente. En estos casos, un gameto recibe dos copias del mismo tipo de cromosoma y el otro no recibe ninguna (fig. 15-12). Por lo general, los otros cromosomas se distribuyen normalmente. Si cada gameto aberrante se une a uno normal durante la fertilización, la descendencia tendrá un número anormal de un cromosoma determinado, una condición conocida como aneuploidía.

Si un cromosoma se encuentra por triplicado en el óvulo fertilizado (de modo que la célula tenga un total de 2n + 1), se dice que la célula aneuploide es **trisómica** para ese cromosoma. Si falta un cromosoma (de modo que la célula tiene 2n - 1), se dice que la célula aneuploide es **monosómica** para ese cromosoma. Esta anomalía se transmitirá luego a todas las células embrionarias por medio de la mitosis. Si el organismo sobrevive, generalmente presenta un conjunto de síntomas causados por el número anormal de genes asociados con el cromosoma adicional o el que falta. La no disyunción se puede producir también durante la mitosis. Si un error de esta naturaleza tiene lugar en el desarrollo embrionario temprano, entonces la condición aneuploide se transmitirá por mitosis a un gran número de células y es probable que tenga un efecto considerable sobre el organismo.

Algunos organismos tienen más de dos conjuntos completos de cromosomas. El término general para esta alteración cromosómica es poliploidía, con los términos específicos de *triploidía* (3n) y tetraploidía (4n) que indican tres o cuatro juegos de cromosomas, respectivamente. Una manera en que se puede producir una célula triploide es por medio de la fertilización de un óvulo diploide anormal originado por la no disyunción de todos sus cromosomas. Un ejemplo de un accidente que daría lugar a una tetraploidía es la incapacidad de un cigoto 2n para dividirse tras haber replicado sus cromosomas. Las divisiones mitóticas normales consecutivas producirían entonces embriones 4n.

La poliploidía es bastante común en el reino vegetal. Como veremos en el capítulo 24, el origen espontáneo de los individuos poliploides desempeña un papel importante en la evolución de las plantas. En el reino animal, las especies poliploides son mucho menos comunes, si bien se sabe que se presentan en los peces y los anfibios. Algunos investigadores de Chile fueron los primeros en identificar un mamífero poliploide, un roedor cuyas células son tetraploides (fig. 15-13). Después se encontró que una especie cercana también es tetraploide. En general,



► Fig. 15-12. No disyunción meiótica. Los gametos con un número anormal de cromosomas se pueden originar por no disyunción en la meiosis I o en la meiosis II.



▲ Fig. 15-13. Mamífero tetraploide. Las células somáticas de este roedor, *Tympanoctomys barrerae*, tienen aproximadamente dos veces la cantidad de cromosomas de las de especies cercanamente emparentadas. Es de interés el hecho de que la cabeza de sus espermatozoides es extrañamente grande, quizá por la necesidad de contener todo ese material genético. Los científicos creen que esta especie tetraploide puede haberse originado cuando un ancestro duplicó el número de sus cromosomas, a causa de probables errores en la mitosis o la meiosis dentro de los órganos reproductores del animal.

los poliploides son más normales en apariencia que los aneuploides. Un cromosoma adicional (o ausente) parece alterar más el equilibrio genético que un conjunto entero de cromosomas adicionales.

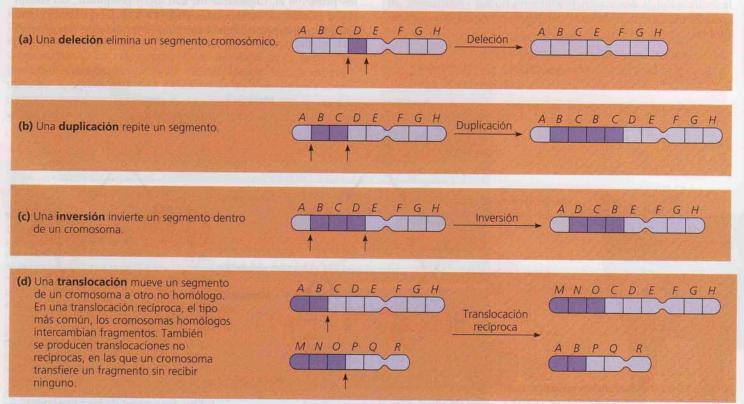
Alteraciones de la estructura cromosómica

La ruptura de un cromosoma puede producir cuatro tipos de cambios en su estructura, representados en la **figura 15-14**. Se

produce una deleción cuando se pierde un fragmento cromosómico carente de centrómero. El cromosoma afectado pierde algunos genes. En algunos casos, si la meiosis está en curso, el fragmento "eliminado" se puede unir a una cromátide hermana como un segmento extra, para producir una duplicación. Por otro lado, un fragmento desprendido se puede fijar a una cromátide no hermana de un cromosoma homólogo. En este caso, sin embargo, el segmento "duplicado" podría no ser idéntico porque los homólogos podrían llevar alelos diferentes de algunos genes. Un fragmento cromosómico puede también readherirse al cromosoma original, pero en una orientación inversa, produciendo una inversión. Un cuarto resultado posible de la ruptura cromosómica es que el fragmento se una a un cromosoma no homólogo, en una disposición llamada translocación.

Las deleciones y las duplicaciones se producen con mayor probabilidad durante la meiosis. En el entrecruzamiento, las cromátides hermanas a veces se rompen y se reagrupan en sitios "incorrectos", de modo que una de ellas da más genes de los que recibe. El producto de semejante entrecruzamiento *no reciproco* es un cromosoma con una deleción y otro con una duplicación.

Un embrión diploide que es homocigoto para una deleción grande (o que tiene un cromosoma X con una gran deleción, en un varón), normalmente, pierde un número de genes esenciales, condición que normalmente es letal. Las duplicaciones y las translocaciones también tienden a provocar efectos desfavorables. En las translocaciones recíprocas, en las que se intercambian segmentos entre cromosomas no homólogos, y en las inversiones, el balance de genes no es anormal: todos los genes



▲ Fig. 15-14. Alteraciones de la estructura cromosómica. Las flechas verticales indican los puntos de ruptura. Las partes afectadas por las reorganizaciones se resaltan en violeta oscuro.

están presentes en sus dosis normales. Sin embargo, las translocaciones y las inversiones pueden alterar el fenotipo porque la localización de un gen entre sus vecinos puede influir en su expresión.

Trastornos humanos debidos a alteraciones cromosómicas

Las alteraciones en el número y en la estructura de los cromosomas se asocian con una variedad de trastornos humanos graves. La no disyunción en la meiosis produce gametos aneuploides. Si un gameto aneuploide se combina con uno haploide normal durante la fertilización, el resultado es un cigoto aneuploide. Si bien, en los seres humanos la frecuencia de cigotos aneuploides puede ser bastante elevada, la mayoría de estas alteraciones cromosómicas son tan desastrosas para el desarrollo que los embriones abortan espontáneamente mucho antes del nacimiento. Sin embargo, algunos tipos de aneuploidía parecen alterar el equilibrio genético menos que otros, de modo que los individuos que poseen ciertas condiciones aneuploides pueden sobrevivir hasta el nacimiento y aún después. Estos individuos presentan un conjunto de síntomas -un síndrome- característico del tipo de aneuploidía. Los trastornos genéticos causados por aneuploidía se pueden diagnosticar antes del nacimiento por medio de análisis fetales (fig. 14-17).

Sindrome de Down (trisomia 21)

Un trastorno con aneuploidía, el síndrome de Down, afecta a alrededor de uno de cada 700, niños nacidos en los Estados Unidos (fig. 15-15). Por lo general, este síndrome es el resultado de un cromosoma 21 adicio-

▲ Fig. 15-15. Síndrome de Down. La niña exhibe los rasgos faciales característicos del síndrome de Down. El cariotipo presenta trisomía 21, la causa más común de este trastorno.

nal, de modo que cada célula del cuerpo contiene un total de 47 cromosomas. A menudo el síndrome de Down se denomina trisomía 21 debido a que las células son trisómicas para el cromosoma 21. El síndrome incluye rasgos faciales característicos, baja estatura, defectos cardíacos, susceptibilidad a las infecciones respiratorias y retraso mental. Además, los individuos con síndrome de Down son proclives a padecer leucemia y enfermedad de Alzheimer. Aunque, en promedio, las personas con síndrome de Down tienen una vida más corta que lo normal, algunos alcanzan la mediana edad o más. La mayoría presenta un desarrollo sexual incompleto y es estéril.

La frecuencia del síndrome de Down aumenta con la edad de la madre. Mientras que el trastorno se produce en solo el 0,04% de los niños nacidos de mujeres menores de 30 años, el riesgo asciende al 1,25% para las madres de 30 a 35 años y es aún mas elevado en madres mayores. Debido a su riesgo relativamente alto, las mujeres embarazadas que superan los 35 años son candidatas para realizar análisis fetales que investigan la trisomía 21 en el embrión. La correlación del síndrome de Down con la edad materna todavía no se ha explicado. La mayoría de los casos se originan por no disyunción durante la meiosis I y algunas investigaciones señalan una anormalidad dependiente de la edad en un punto de control de la meiosis que normalmente retrasa la anafase hasta que todos los cinetocoros se encuentren adheridos al huso (como el punto de control de la fase M del ciclo celular mitótico; véase capítulo 12). Las trisomías de algunos otros cromosomas también aumentan su incidencia de acuerdo con la edad materna, si bien los recién nacidos que padecen estas trisomías autosómicas rara vez sobreviven mucho tiempo.

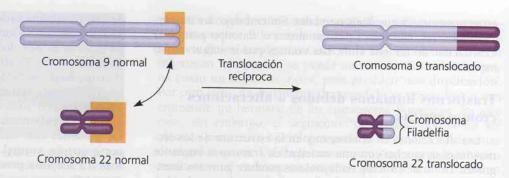
Aneuploidía de los cromosomas sexuales

La no disyunción de los cromosomas sexuales produce una variedad de condiciones aneuploides. La mayoría de ellas perturbaría menos el equilibrio genético que las afecciones aneuploides que comprometen a los autosomas. Esto puede deberse a que el cromosoma Y lleva relativamente pocos genes y porque las copias adicionales del cromosoma X se vuelven inactivas como corpúsculos de Barr en las células somáticas.

Alrededor de uno cada 2 000 nacidos vivos es un varón con un cromosoma X adicional, es decir, un XXY. Las personas con este trastorno, llamado síndrome de Klinefelter, tienen órganos sexuales masculinos, pero los testículos son anormalmente pequeños y el hombre es estéril. Aún cuando el cromosoma X adicional está inactivo, son comunes cierto agrandamiento de las mamas y otras características corporales femeninas. El individuo afectado generalmente, tiene una inteligencia normal. Los varones con un cromosoma Y adicional (XYY) no presentan un síndrome bien definido, pero tienden a ser algo más altos que la media.

Las mujeres con trisomía X (XXX), que aparece una vez en cada 1 000 nacimientos vivos, son sanas y no se pueden distinguir de las mujeres XX excepto por el cariotipo. La monosomía X, llamada sindrome de Turner, se produce en alrededor de uno de cada 5 000 nacimientos y es la única monosomía viable conocida en los seres humanos. Si bien, los individuos X0 son mujeres desde el punto de vista fenotípico, son estériles porque sus órganos sexuales no maduran. Con tratamiento de reposición con estrógenos, las niñas con síndrome de Turner desarrollan las características sexuales secundarias. La mayoría tiene inteligencia normal.

▶ Fig. 15-16. Translocación asociada con la leucemia mieloide crónica (LMC). Las células cancerosas de todos los pacientes con LMC contienen un cromosoma 22 anormalmente corto, llamado cromosoma Filadelfia, y un cromosoma 9 anormalmente largo. Estos cromosomas alterados se originan a partir de la translocación mostrada aquí.



Trastornos causados por cromosomas alterados en su estructura

Muchas deleciones en los cromosomas humanos, incluso en un estado heterocigoto, causan problemas graves. Uno de estos síndromes, conocido como *cri du chat* ("síndrome del maullido de gato"), se produce por una deleción específica en el cromosoma 5. Los niños que nacen con esta deleción tienen retraso mental, cabeza pequeña con rasgos faciales inusuales y un llanto que se asemeja al maullido de un gato. Estos individuos, por lo general, fallecen durante la lactancia o a comienzos de la niñez.

Otro tipo de alteración estructural cromosómica asociada con trastornos humanos es la translocación, la unión de un fragmento de un cromosoma a otro cromosoma no homólogo. Las translocaciones cromosómicas se han visto implicadas en ciertos cánceres, entre ellas, la leucemia mieloide crónica (LMC). La leucemia es un cáncer que afecta a las células que dan origen a los glóbulos blancos y, en las células cancerosas de los pacientes con LMC, se produce una translocación recíproca. En estas células, el intercambio de una porción grande del cromosoma 22 con un fragmento pequeño de un extremo del cromosoma 9 produce un cromosoma 22 muy acortado, fácilmente reconocible, llamado cromosoma Filadelfia (fig. 15-16). En el capítulo 19 examinaremos la forma en que este intercambio podría causar cáncer.

Evaluación de conceptos

- 1. Más comunes que los animales completamente poliploides son los mosaicos poliploides, animales que son diploides excepto por parches de células poliploides. ¿Cómo podría originarse un mosaico tetraploide, un animal con algunas células que contienen cuatro jue-
- gos de cromosomas?

 2. Alrededor del 5% de los individuos con síndrome de Down tienen una translocación cromosómica en la que una copia del cromosoma 21 está adherida al cromosoma 14. ¿Cómo podría esta translocación en una gónada parental producir síndrome de Down en un
- Explique de qué manera un gato macho podría tener un fenotipo carey.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 15-5

Algunos patrones de la herencia son excepciones de la teoría cromosómica estándar

En la sección anterior usted aprendió acerca de las desviaciones anormales de los patrones comunes de la herencia cromosómica. Finalizamos este capítulo con la descripción de dos excepciones normales de la genética mendeliana, una que compromete a los genes localizados en el núcleo y la otra que afecta a los genes localizados fuera del núcleo.

Impronta genómica

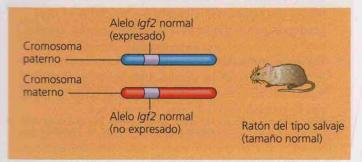
A lo largo de nuestro estudio de la genética mendeliana y de las bases cromosómicas de la herencia hemos dado por supuesto que un alelo específico tendrá el mismo efecto sin importar si fue heredado de la madre o del padre. Ésta es una presunción segura la mayor parte del tiempo. Por ejemplo, cuando Mendel cruzó plantas de guisantes con flores púrpuras con plantas de flores blancas, observó los mismos resultados sin importar que el progenitor de flores púrpuras proporcionara óvulos o polen. Sin embargo, en años recientes, los genetistas han identifiado dos a tres docenas de rasgos en los mamíferos que dependen de qué progenitor transmitió los alelos para esos rasgos. Esta variación en el fenotipo que depende de si un alelo fue heredado del progenitor masculino o femenino se denomina impronta genómica (nótese que el tema aquí no es el ligamiento sexual; la mayoría de los genes con impronta se hallan sobre autosomas).

La impronta genómica se produce durante la formación de los gametos y conduce al silenciamiento de un alelo de ciertos genes. A causa de que estos genes están marcados de modo diferente en espermatozoides y óvulos, un cigoto expresa solo un alelo de un gen con impronta, sea el alelo heredado de la madre o el del padre. Las improntas se transmiten a todas las células del cuerpo durante el desarrollo, de modo que el mismo alelo de un gen determinado —un alelo heredado de la madre o del padre— se expresa en todas las células de ese organismo. En cada generación se "borran" las improntas antiguas en las células productoras de gametos y los cromosomas de los gametos en desarrollo son marcados nuevamente de acuerdo con el sexo del individuo. En una determinada especie, los genes con impronta se marcan siempre de la misma manera. Por ejemplo, un gen con impronta para la expresión del alelo materno se

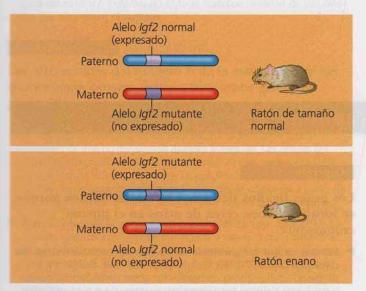
marca siempre para la expresión del alelo materno, generación tras generación.

Considere, por ejemplo, el gen para el factor de crecimiento similar a la insulina 2 (Igf2), uno de los primeros genes con impronta identificados. Aunque este factor de crecimiento es necesario para el crecimiento normal prenatal, solo se expresa el alelo paterno (**fig. 15-17a**). La evidencia de que el gen Igf2 se marca al principio provino de los cruzamientos entre ratones de tipo salvaje con ratones enanos homocigotos para una mutación recesiva en el gen Igf2. Los fenotipos de la descendencia heterocigota (un alelo normal y uno mutante) eran diferentes, según si el alelo mutante procedía de la madre o del padre (**fig. 15-17b**).

¿Qué es exactamente una impronta genómica? En muchos casos parece ser grupos metilo que se agregan a los nucleótidos de citosina de uno de los alelos. Esta metilación puede silenciar al alelo de forma directa, un efecto coincidente con la evidencia



(a) Un ratón del tipo salvaje es homocigoto para el alelo lgf2 normal.



- (b) Cuando un alelo Igf2 normal es heredado del padre, el ratón heterocigoto crece hasta el tamaño normal. Pero cuando hereda un alelo mutante del padre, el ratón heterocigoto tiene el fenotipo enano.
- ▲ Fig. 15-17. Impronta genómica del gen Igf2 del ratón. (a) En los ratones, el alelo paterno Igf2 se expresa y el materno no. (b) Los apareamientos entre ratones de tipo salvaje y los homocigotas para el alelo mutante recesivo Igf2 producen descendencia heterocigota que puede ser de tamaño normal o enana, según cuál de los padres le transmite el alelo mutante.

de que los genes fuertemente metilados, por lo general, son inactivos (véase cap. 19). Sin embargo, en el caso de unos pocos genes, la metilación parece *activar* la expresión del alelo. Este es el caso para el gen *Igf2*: la metilación de una cierta secuencia del DNA sobre el cromosoma paterno induce la expresión del alelo *Igf2* paterno.

Se considera que la impronta genómica afecta solo a una pequeña fracción de genes en los genomas de los mamíferos, pero la mayoría de los genes con impronta conocidos son esenciales para el desarrollo embrionario. En experimentos con ratones, por ejemplo, diseñados para heredar ambas copias de ciertos cromosomas del mismo progenitor morían de manera inevitable antes de nacer, fuese el progenitor macho o hembra. El desarrollo normal requeriría que las células embrionarias tengan exactamente una copia activa —no cero ni dos— de ciertos genes. La asociación de la impronta aberrante con el desarrollo anormal y con ciertos cánceres ha estimulado el comienzo de numerosos estudios sobre cómo se improntan los diferentes genes.

Herencia de los genes de los orgánulos

Aunque nuestro objetivo en este capítulo son las bases cromosómicas de la herencia, finalizamos con una rectificación importante: no todos los genes de las células eucariotas se localizan en los cromosomas nucleares ni incluso en el núcleo. Algunos genes se localizan en los orgánulos del citoplasma; a veces, se denominan genes extranucleares. Las mitocondrias, como también los cloroplastos y otros plástidos vegetales, contienen pequeñas moléculas de DNA circular que llevan genes que codifican proteínas y RNA. Estos orgánulos se reproducen a sí mismos y transmiten sus genes a los orgánulos hijos. Como los genes de los orgánulos no se distribuyen en la descendencia de acuerdo con las mismas reglas que rigen la distribución de los cromosomas nucleares durante la meiosis, no siguen la herencia mendeliana.

El primer indicio de que existen genes extranucleares provino de los estudios de Karl Correns acerca de la herencia del jaspeado amarillo o blanco en las hojas de una planta verde. En 1909 observó que el color de la descendencia estaba determinado solo por el progenitor femenino (la fuente de las semillas que germinan para dar origen a la descendencia) y no por el progenitor masculino (la fuente del polen). Investigaciones posteriores demostraron que semejantes patrones de color, o jaspeado, se deben a mutaciones en los genes de los plástidos que controlan la pigmentación. En la mayoría de las plantas, un cigoto recibe todos sus plástidos a partir del citoplasma del óvulo y ninguno del polen, que contribuye con apenas algo más que el conjunto haploide de cromosomas. A medida que se desarrolla el cigoto, los plástidos que contienen genes mutantes o de tipo salvaje para el pigmento se distribuyen al azar en las células hijas. El patrón de color de la hoja exhibido por una planta depende de la proporción de plástidos de tipo salvaje con los mutantes en sus diversos tejidos (fig. 15-18).

Una herencia materna similar es también la regla para los genes mitocondriales en la mayoría de los animales y las plantas porque casi todas las mitocondrias entregadas a un cigoto provienen del citoplasma del óvulo. Los productos de la mayoría de los genes mitocondriales ayudan a elaborar los complejos proteínicos de la cadena de transporte de electrones y la síntesis de ATP (cap. 9). Por tanto, los defectos en una o más de estas proteínas, reducen la cantidad de ATP que la célula puede fabricar y,

▶ Fig. 15-18. Hoja jaspeada de Croton dioicus. Las hojas jaspeadas (en tiras o con manchas) provienen de mutaciones en los genes del pigmento localizados en los plástidos que, por lo general, se heredan del progenitor materno.



según se ha demostrado, producen un número de trastornos humanos raros. Como las partes del cuerpo más susceptibles a la privación energética son el sistema nervioso y los músculos, la mayoría de las enfermedades mitocondriales afectan a estos sistemas. Por ejemplo, una persona con la enfermedad llamada miopatía mitocondrial sufre debilidad, intolerancia al ejercicio y deterioro muscular.

Además de las enfermedades raras causadas sin duda por los defectos en el DNA mitocondrial, las mutaciones en las mitocondrias heredadas de la madre de un individuo pueden contribuir por lo menos en algunos casos a la diabetes y las enfermedades cardíacas, como también a otros trastornos que, por lo general, debilitan al anciano, como la enfermedad de Alzheimer. En el curso de una vida, nuevas mutaciones se acumulan gradualmente en nuestro DNA mitocondrial y algunos

investigadores consideran que desempeñan un papel importante en el proceso de envejecimiento normal.

Dondequiera que se localicen los genes en la célula —en el núcleo o en los orgánulos citoplasmáticos— su herencia depende de la replicación exacta del DNA, el material genético. En el próximo capítulo aprenderá cómo se produce esta reproducción molecular.

Evaluación de conceptos

15-5

- 1. La dotación génica, el número de copias de un gen, es importante para el desarrollo apropiado. Identifique y describa dos procesos que ayuden a establecer la dosis correcta de ciertos genes.
- 2. Los cruzamientos recíprocos entre dos variedades de prímula, A y B, produjo los siguientes resultados: hembra A × macho B → descendencia con todas las hojas verdes (no jaspeadas). Hembra B × macho A → descendencia con hojas jaspeadas. Explique estos resultados.
- 3. Los genes mitocondriales son esenciales para el metabolismo energético de las células, pero los trastornos mitocondriales causados por mutaciones en estos genes, por lo general, no son letales. ¿Por qué no?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 75

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



La herencia mendeliana tiene sus bases físicas en el comportamiento de los cromosomas

- A principios del siglo xx, varios investigadores propusieron que los genes se localizaban en los cromosomas y que el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis explicaba las leyes de segregación y de distribución independiente de Mendel (pp. 274-275).
- ➤ Evidencia experimental de Morgan: investigación científica (p. 276). El descubrimiento de Morgan de que la transmisión del cromosoma X en *Drosophila* se correlaciona con la herencia del rasgo del color de ojos fue la primera evidencia sólida que indicaba que un gen específico se asocia con un cromosoma específico.

Concepto 15-2

Los genes ligados tienden a heredarse juntos porque se localizan unos cerca de otros en el mismo cromosoma

- Formas en que el ligamiento afecta a la herencia: investigación científica (pp. 277-278). Cada cromosoma tiene cientos o miles de genes. Se dice que están ligados los genes de un mismo cromosoma cuyos alelos se encuentran tan próximos que no se distribuyen de forma independiente. Los alelos de los genes no ligados están sobre cromosomas separados o tan alejados sobre el mismo cromosoma que se distribuyen de forma independiente.
- ▶ Recombinación genética y ligamiento (pp. 278-279). La descendencia recombinante muestra nuevas combinaciones de rasgos heredados de los dos padres. A causa de la distribución independiente de los cromosomas y de la fertilización al azar, los genes no ligados presentan una frecuencia de recombinación del 50%. Aún con entrecruzamientos entre cromátides no hermanas durante la

primera división meiótica, los genes ligados tienen frecuencias de recombinación menores del 50%.

Desarrollo de mapas de ligamientos usando datos de recombinación: investigación científica (pp. 279-281). Los genetistas pueden deducir el orden de los genes en un cromosoma y las distancias relativas entre ellos a partir de las frecuencias de recombinación observadas en los cruzamientos genéticos. En general, cuanto más alejados se encuentren los genes en un cromosoma, más probable es que se separen durante el entrecruzamiento.



Los genes ligados al sexo exhiben patrones de herencia únicos

- ▶ Las bases cromosómicas del sexo (pp. 282-283). El sexo de un organismo es un carácter fenotípico heredado generalmente determinado, por la presencia o la ausencia de ciertos cromosomas. Los seres humanos y otros mamíferos tienen un sistema X-Y en el que el sexo normalmente es determinado por la presencia o la ausencia del cromosoma Y. Se encuentran sistemas diferentes de determinación del sexo en aves, peces e insectos.
- Herencia de genes ligados al sexo (pp. 283-284). Los cromosomas sexuales poseen algunos genes de rasgos que no se relacionan con la diferenciación entre macho y hembra. Por ejemplo, en el cromosoma X existen alelos recesivos que causan ceguera para los colores, hemofilia y distrofia muscular de Duchenne. Los padres transmiten estos alelos ligados al sexo a todas sus hijas pero no a sus hijos. Cualquier varón que herede un único alelo recesivo ligado al sexo de su madre expresará el rasgo.
- ▶ Inactivación del cromosoma X en las hembras de los mamíferos (p. 284). En las hembras de los mamíferos, uno de los dos cromosomas X de cada célula se inactiva al azar durante el desarrollo embrionario temprano. Si una hembra es heterocigota para un gen determinado localizado sobre el cromosoma X, exhibirá un mosaico para ese carácter, expresando el alelo materno la mitad de sus células y la otra mitad el paterno.

Concepto 15-4

Las alteraciones del número o de la estructura de los cromosomas causan algunos trastornos genéticos

- Número anormal de cromosomas (pp. 285-286). Se puede producir aneuploidía cuando un gameto normal se une con uno que contiene dos copias o ninguna de un cromosoma en particular como resultado de una no disyunción durante la meiosis. Las células del cigoto resultante tienen una copia adicional de ese cromosoma (trisomía) o les falta una (monosomía). La poliploidía, en la que existen más de dos juegos completos de cromosomas, puede originarse a partir de una no disyunción completa durante la formación de un gameto.
- Alteraciones de la estructura cromosómica (pp. 286-287). La ruptura cromosómica puede dar origen a varios reordenamientos. La pérdida de un fragmento deja al cromosoma con una deleción; en ocasiones, el fragmento desprendido vuelve a fijarse al mismo cromosoma en una orientación diferente, para produir una inversión; o se pega a un cromosoma homólogo y produce una duplicación; o a un cromosoma no homólogo para ocasionar una translocación.
- Trastornos humanos debidos a alteraciones cromosómicas (pp. 287-288). Los cambios en el número de cromosomas por célula o en la estructura de cromosomas individuales pueden afectar al fenotipo. Semejantes alteraciones causan el síndrome de Down (por lo general, debido a la trisomía del cromosoma 21), ciertos cánceres asociados con translocaciones cromosómicas y otros trastornos humanos.

Concepto 155

Algunos patrones de la herencia son excepciones de la teoría cromosómica estándar

- ▶ Impronta genómica (pp. 288-289). En los mamíferos, los efectos fenotípicos de ciertos genes dependen de qué alelo se hereda de la madre y cuál del padre. Las improntas se forman durante la producción de gametos, con el resultado de que un alelo (materno o paterno) no se expresa en la descendencia. Actualmente, se sabe que la mayoría de los genes con impronta desempeñan un papel importante en el desarrollo embrionario.
- Herencia de los genes de los orgánulos (pp. 289-290). La herencia de los rasgos controlados por los genes que se encuentran en las mitocondrias y los cloroplastos depende solamente del progenitor femenino porque el citoplasma del cigoto proviene del óvulo. Algunas enfermedades que afectan al sistema nervioso y a los músculos son causadas por defectos en los genes mitocondriales que impiden que las células sintetizan suficiente ATP.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Problemas de genética

- 1. Un hombre con hemofilia (una enfermedad recesiva ligada al sexo) tiene una hija con fenotipo normal. Ésta se casa con un hombre que es normal para el rasgo. ¿Cuál es la probabilidad de que una hija de esta pareja sea hemofilica? ¿y de que un hijo sea hemofilico? Si la pareja tiene cuatro hijos, ¿cuál es la probabilidad de que los cuatro nazcan con hemofilia?
- 2. La distrofia muscular seudohipertrófica es un trastorno hereditario que causa deterioro gradual de los músculos. Se observa casi exclusivamente en los niños nacidos de padres aparentemente normales y, por lo general, conlleva a la muerte a principios de la segunda década de vida. ¿Este trastorno es causado por un alelo dominante o recesivo? ¿Su herencia está ligada al sexo o es autosómica? ¿Cómo lo sabe? Explique por qué casi nunca se observa este trastorno en las niñas.
- 3. El daltonismo (imposibilidad para diferenciar el color rojo del verde es causado por un alelo recesivo ligado al sexo. Un hombre con daltonismo se casa con una mujer de visión normal cuyo padre tenía también dicho trastorno. ¿Cuál es la probabilidad de que tengan una hija con la enfermedad? ¿Cuál es la probabilidad de que el primer hijo la tenga? (Nota: las dos preguntas tienen una pequeña diferencia).
- 4. Una mosca de la fruta del tipo salvaje (heterocigota para el color gris del cuerpo y para las alas normales) se aparea con una mosca negra con alas vestigiales. La descendencia tiene la siguiente distribución fenotípica: tipo salvaje, 778; negra-vestigial, 785; negra-normal, 158; gris-vestigial, 162. ¿Cuál es la frecuencia de recombinación entre estos genes para el color del cuerpo y el tamaño de las alas?
- 5. En otro cruzamiento, una mosca de la fruta del tipo salvaje (heterocigota para el color gris del cuerpo y para los ojos rojos) se aparea con una mosca de la fruta negra con ojos púrpuras. La descendencia es la siguiente: tipo salvaje, 721; negra-púrpura, 751; gris-púrpura, 49; negra-rojo, 45. ¿Cuál es la frecuencia de recombinación entre estos genes para el color del cuerpo y el color de los ojos? De acuerdo con la información del problema 4, ¿qué moscas de la fruta (genotipos y fenotipos) deberían cruzarse para determinar la secuencia de los genes del color del cuerpo, el tamaño de las alas y el color de los ojos en el cromosoma?

- 6. ¿Qué patrón de herencia llevaría a un genetista a sospechar que un trastorno hereditario del metabolismo celular se debe a un gen mitocondrial defectuoso?
- 7. Las mujeres nacidas con un cromosoma X adicional (XXX) están sanas y no se distinguen por su fenotipo de las mujeres XX normales. ¿Cuál es una explicación posible para este hallazgo? ¿Cómo podría probar esta explicación?
- 8. Determine la secuencia de los genes a lo largo de un cromosoma sobre la base de las siguientes frecuencias de recombinación: A-B, 8 unidades de mapa; A-C, 28 unidades de mapa; A-D, 25 unidades de mapa; B-C, 20 unidades de mapa; B-D, 33 unidades de mapa.
- 9. Suponga que los genes A y B están ligados y se hallan separados por 50 unidades de mapa. Un animal heterocigoto para ambos loci se cruza con uno homocigoto recesivo también para ambos loci. ¿Qué porcentaje de la descendencia presentará fenotipos originados por entrecruzamientos? Si usted no supiera que los genes A y B estaban ligados, ¿cómo interpretaría los resultados de este cruzamiento?
- 10. Una sonda espacial descubre un planeta habitado por criaturas que se reproducen con los mismos patrones hereditarios observados en los seres humanos. Tres caracteres fenotípicos son la altura (*T* = alto, *t* = enano), el apéndice cefálico (*A* = antenas, *a* = sin antenas) y la morfología nasal (*S* = hocico hacia arriba, *s* = hocico hacia abajo). Puesto que las criaturas no son "inteligentes," los científicos terrestres son capaces de efectuar algunos experimentos de cruzamientos controlados, utilizando varios heterocigotos en cruzamientos de prueba. Para los heterocigotos altos con antena la descendencia es: altos-antena, 46; enanos-antena, 7; enanos-sin antena, 42; altos-sin antena, 5. Para los heterocigotos con antena y hocico hacia arriba, la descendencia es: antena-hocio hacia arriba, 47; antena-hocico hacia abajo, 2; sin antena-hocico hacia abajo, 48; sin antena-hocico hacia arriba, 3. Calcule las frecuencias de recombinación para ambos experimentos.
- 11. Empleando la información del problema 10 se realizó después un cruzamiento de prueba con un heterocigoto para la altura y la morfología nasal. La descendencia es: alto-hocico hacia arriba, 40; enano-hocico hacia arriba, 9; enano-hocico hacia abajo, 42; alto-hocico hacia abajo, 9. Calcule la frecuencia de recombinación a partir de estos datos; luego utilice su respuesta del problema 10 para determinar la secuencia correcta de los tres genes ligados.
- 12. El locus para el tipo sanguíneo ABO se ha localizado en el cromosoma 9. Un padre que tiene sangre del tipo AB y una madre que tiene sangre del tipo 0 tienen un hijo con trisomía 9 y grupo sanguíneo A. Utilizando esta información, ¿puede decir en qué padre se produjo la no disyunción? Explique su respuesta.
- 13. Dos genes de una flor, uno que controla los pétalos azules (*B*) contra los blancos (*b*) y otro que controla los estambres redondos (*R*) contra los ovales (*r*), están ligados y se encuentran separados por 10 unidades de mapa. Después de cruzar una planta homocigota azul-oval con una homocigota blanca-redonda, la progenie resultante F₁ se cruza con plantas homocigotas blancas-ovales y se obtienen 1 000 descendientes. ¿Cuántas plantas espera de cada uno de los cuatro fenotipos?

14. Para obtener datos de recombinación para un gen *a*, que se encuentra sobre el cromosoma de la figura 15-8, usted planea cruzamientos de *Drosophila*. El gen *a* tiene frecuencias de recombinación del 14% con el locus de alas vestigiales y del 26% con el de ojos marrones. ¿Dónde se localiza *a* en el cromosoma?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Como hemos visto, se considera que el entrecruzamiento, recombinación, es ventajoso desde el punto de vista evolutivo porque este proceso entremezcla de manera continua los alelos genéticos en combinaciones nuevas. Sin embargo, algunos organismos, han perdido el mecanismo de recombinación, mientras que, en otros, ciertos cromosomas no se recombinan. ¿Qué factores cree usted que pueden favorecer la reducción de niveles de recombinación?

Problemas científicos

- a. ¿Cuál será el genotipo de sus hembras F₁? ¿Es el mismo que el de las hembras F₁ de la figura 15-5?
- b. Dibuje los cromosomas de las hembras e indique la posición de cada alelo. ¿Son las mismas que para las hembras F₁ de la figura 15-5?
- c. Sabiendo que la distancia entre estos dos genes es de 17 unidades de mapa, prediga las proporciones fenotípicas que obtendrá de un cruzamiento. ¿Serán las mismas que en la figura 15-5?
- d. Dibuje los cromosomas de las generaciones P, F₁ y F₂ (como se hizo en la figura 15-6 para el cruzamiento de la figura 15-5) y muestre la forma en que esta disposición de alelos en la generación P conduce, a través de los gametos F₁, a las proporciones fenotípicas observadas en las moscas F₂.

Ciencia, tecnología y sociedad

Alrededor de uno de cada 1 500 niños y una de cada 2 500 niñas nacen con un cromosoma X frágil, en el que un extremo cuelga del resto del cromosoma por un hilo delgado de DNA. Esta anormalidad causa retraso mental. Difieren las opiniones acerca de si se debe investigar a los niños con trastornos de aprendizaje analizando el cariotipo para detectar un cromosoma X frágil. Algunos autores sostienen que siempre es mejor conocer la causa del problema de modo de que se pueda prescribir una educación especializada para este trastorno; otros argumentan que relacionar una causa biológica específica con una discapacidad para el aprendizaje estigmatiza al niño y limita sus oportunidades. ¿Qué opina usted?

Bases moleculares de la herencia



▲ Fig. 16-1. Watson y Crick con su modelo del DNA.

Conceptos clave

16-1 El DNA es el material genético

16-2 Muchas proteínas actúan al unísono en la replicación y la reparación del DNA

Panorama general

Instrucciones para el funcionamiento de la vida

n abril de 1953, James Watson y Francis Crick conmovieron al mundo científico con un sofisticado modelo de doble hélice para la estructura del ácido desoxirribonucleico o DNA. La **figura 16-1** muestra a Watson y Crick admirando su modelo de DNA, que construyeron con hojalata y alambre. En los últimos cincuenta años, su modelo ha evolucionado desde una nueva propuesta hasta convertirse en un icono de la biología moderna. El DNA, la esencia de la herencia, es la molécula más famosa de nuestro tiempo. Los factores de la herencia de Mendel y los genes de Morgan en los cromosomas están, en realidad, compuestos por DNA. Desde el punto de vista químico, su legado genético es el DNA que contienen los 46 cromosomas que usted heredó de sus padres.

Entre todas las moléculas de la naturaleza, los ácidos nucleicos son únicos en su capacidad de dirigir su propia replicación a partir de monómeros. En efecto, la semejanza de la descendencia a sus padres tiene su base en la replicación precisa del DNA y en su transmisión de una generación a la siguiente. La información hereditaria está codificada en el lenguaje químico del DNA y reproducida en todas las células de nuestro cuerpo. Este programa del DNA es el que dirige el desarrollo de nuestros rasgos bioquímicos, anatómicos, fisiológicos y, en cierta medida, de nuestro comportamiento. En este capítulo usted aprenderá de qué manera los biólogos dedujeron que el DNA era el material genético, la forma en que Watson y Crick descubrieron su estructura y cómo las células replican y reparan su DNA: la base molecular de la herencia.

Concepto 16-1

El DNA es el material genético

Actualmente, hasta los niños de la escuela han oído hablar del DNA y los científicos lo manipulan de forma habitual en el laboratorio y lo emplean para cambiar las características heredables de las células. A principios del siglo xx, sin embargo, la identificación de las moléculas de la herencia se vislumbraba como un desafío muy difícil para los biólogos.

La búsqueda del material genético: investigación científica

Cuando el grupo de T. H. Morgan demostró que los genes se localizaban en los cromosomas (descrito en el capítulo 15), los dos componentes químicos de los cromosomas -el DNA y las proteínas- se convirtieron en candidatos para ser el material genético. Hasta la década de 1940, el argumento para las proteínas parecía más sólido, en especial desde que los biólogos las habían reconocido como una clase de macromoléculas con gran heterogeneidad y especificidad de funciones, requerimientos esenciales para el material hereditario. Además, se sabía poco acerca de los ácidos nucleicos, cuyas propiedades físicas y químicas parecían demasiado uniformes como para explicar la multitud de rasgos específicos heredados exhibidos por cada organismo. Esta visión se modificó gradualmente, a medida que se obtenían resultados inesperados a partir de los experimentos con microorganismos. Al igual que los trabajos de Mendel y Morgan, un factor clave para determinar la identidad del material genético fue la elección de organismos de experimentación apropiados. El papel del DNA en la herencia se resolvió, en primera instancia, a través del estudio de las bacterias y de los virus que los infectan, que son bastante más simples que las plantas de guisantes, las moscas de la fruta o los seres humanos. En esta sección estudiaremos el material genético.

Evidencias de que el DNA puede transformar las bacterias

Podemos rastrear el descubrimiento del papel genético del DNA hasta 1928. Frederick Griffith, un oficial médico británico, se encontraba estudiando al Streptococus pneumoniae, una bacteria que causa neumonía en los mamíferos. Griffith tenía dos cepas (variedades) de la bacteria, una patógena (causante de enfermedad) y otra no patógena (inofensiva). Se sorprendió al encontrar que cuando destruía las bacterias patógenas con calor y luego mezclaba los restos celulares con bacterias vivas de la cepa no patógena, algunas de ellas se convertían en patógenas (fig. 16-2). Además, este nuevo rasgo de patogenicidad se heredaba por todos los descendientes de las bacterias transformadas. Era evidente que algún compuesto químico de las células patógenas muertas causaba este cambio heredable, si bien no se conocía la identidad de la sustancia. Griffith llamó transformación al fenómeno, definido ahora como una modificación en el genotipo y el fenotipo debido a la asimilación de DNA externo por una célula (este uso de la palabra transformación no debe confundirse con la conversión de una célula animal normal en una célula cancerosa, explicado en el capítulo 12).

El trabajo de Griffith fue la base de una investigación de catorce años de la identidad de la sustancia transformadora por el bacteriólogo norteamericano Oswald Avery. Avery purificó diversos tipos de moléculas a partir de bacterias patógenas destruidas por calor y luego intentó transformar las bacterias no patógenas vivas con cada tipo. Solo el DNA funcionó. Finalmente, en 1944, Avery y sus colegas

Maclyn McCarty y Colin MacLeod anunciaron que el agente transformador era el DNA. Su descubrimiento fue recibido con interés, pero con considerable escepticismo, en parte, porque se creía que las proteínas eran mejores candidatas para constituir el material genético. Además, muchos biólogos no estaban convencidos de que los genes de las bacterias fueran similares en composición y función a los de los organismos más complejos. Pero la razón más importante por lo que perduraba la duda era que se conocía muy poco acerca del DNA.

Evidencias de que el DNA viral puede programar a las células

Los estudios de un virus que infecta a las bacterias proporcionó evidencias complementarias de que el DNA era el material genético. Los virus son mucho más simples que las células. Un virus es poco más que DNA (o a veces RNA) encerrado en una cubierta protectora, que, a menudo, es simplemente una proteína. Para reproducirse, un virus debe infectar una célula y hacerse cargo de su maquinaria metabólica.

Los virus que infectan las bacterias son utilizados ampliamente por los investigadores como herramientas de la genética

EXPERIMENTO

Las bacterias de la cepa "S" (smooth, lisa en inglés) de Streptococcus pneumoniae son patógenas porque tienen una cápsula que las protege del sistema de defensas del animal. Las bacterias de la cepa "R" (rough, rugosa en inglés) carecen de la cápsula y no son patógenas. Frederick Griffith inyectó a los ratones con las dos cepas como se muestra abajo:

Células S vivas (control)

Células S destruidas por calor (control)

Mezcla de células S destruidas por calor células R vivas

¿Puede transferirse el rasgo genético de patogenicidad

entre las bacterias?

Ratón muerto

CONCLUSIÓN Griffith concluyó que las bacterias R vivas habían sido transformadas en bacterias S patógenas por una sustancia hereditaria desconocida a partir de las células S muertas.

Ratón sano

molecular. Estos virus se denominan bacteriófagos (que significa "que comen bacterias") o fagos (fig. 16-3). En 1952, Alfred Hershey y Martha Chase realizaron experimentos que revelaron que el DNA es el material genético de un fago conocido como T2. Éste es uno de los muchos fagos que infectan a *Escherichia coli* (*E. coli*), una bacteria que normalmente vive en el intestino de los mamíferos. En ese momento, los biólogos ya sabían que T2, como muchos otros virus, estaba totalmente compuesto por DNA y proteína. También sabían que el fago T2 podía convertir con rapidez una *E. coli* en una fábrica productora de T2 que liberaba muchas copias cuando se rompía la célula. De algún modo, T2 podía reprogramar a su célula huésped para producir virus. Pero, ¿qué componente viral –proteína o DNA– era el responsable?

Ratón sano

Ratón muerto

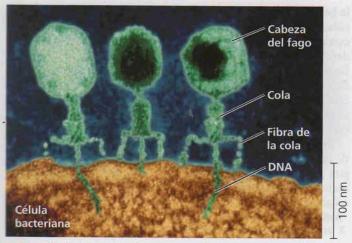
Se encuentran

células S vivas

sangre

en la muestra de

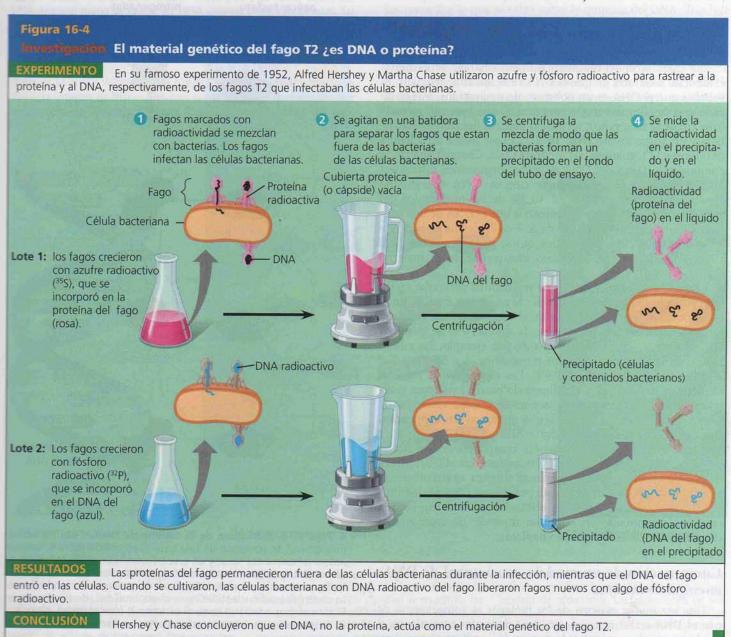
Hershey y Chase respondieron a esta pregunta ideando un experimento que demostró que, en realidad, solo uno de los dos componentes de T2 entra en la célula de *E. coli* durante la infección (fig. 16-4). En la preparación de su experimento utilizaron diferentes isótopos radiactivos para marcar el DNA y la proteína del fago. Primero cultivaron T2 con *E. coli* en presencia de azufre radioactivo. Como la proteína, pero no el DNA, contiene azufre, los átomos radiactivos eran incorporados solo



▲ Fig. 16-3. Virus infectando una célula bacteriana. El T2 y los fagos emparentados se unen a la célula huésped e inyectan su material genético (MET coloreada).

en la proteína del fago. Luego, de modo similar, se marcaba el DNA de un lote separado de T2 con átomos de fósforo radioactivo; debido a que casi todo el fósforo del fago se encuentra en su DNA, este procedimiento deja la proteína sin marcar. En el experimento se permitió que los lotes de T2 con proteínas y DNA marcados infectaran muestras separadas de células de É. coli no radioactivas. Poco, después del comienzo de la infección, los cultivos se mezclaron en una batidora para desprender cualquier parte de los fagos que permanecieran fuera de las células bacterianas. Luego se centrifugaron las muestras, forzando a las células bacterianas a formar un precipitado en el fondo de los tubos de centrífuga, pero permitiendo que los fagos libres y las partes de éstos, que son más ligeras, permanecieran suspendidos en el líquido o sobrenadante. Los científicos midieron entonces la radioactividad en el precipitado y en el sobrenadante.

Hershey y Chase encontraron que cuando las bacterias habían sido infectadas con fagos T2 que contenían proteínas marcadas con radioactividad, la mayoría de la radioactividad



se hallaba en el sobrenadante que contenía partículas del fago (pero no bacterías). Este resultado sugería que la proteína del fago no entraba en las células huésped. Pero cuando las bacterias habían sido infectadas por fagos que contenían DNA marcado radioactivamente, la mayoría de la radioactividad se encontraba en el precipitado que contenía a las bacterias huésped. Este resultado sugirió que el DNA del fago entraba en las células huésped. Además, cuando estas bacterias se pasaban al medio de cultivo, la infección seguía su curso y *E. coli* liberaba fagos que contenían algo del fósforo radioactivo.

Hershey y Chase concluyeron que el DNA del virus se inyectaba dentro de la célula huésped durante la infección dejando fuera a la proteína. El DNA inyectado aporta la información genética que determina que las células produzcan DNA y proteínas virales nuevas, que se ensamblan en virus nuevos. Así, el experimento de Hershey y Chase proporcionó una evidencia poderosa de que los ácidos nucleicos, en lugar de las proteínas, constituyen el material hereditario, al menos para los virus.

Evidencias complementarias de que el DNA es el material

genético

Del laboratorio del bioquímico Erwin Chargaff procedieron evidencias ulteriores de que el DNA es el material genético. Ya se sabía que el DNA es un polímero de nucleótidos, integrado cada uno de ellos por tres componentes: una base nitrogenada (que contiene nitrógeno), un azúcar pentosa llamado desoxirribosa y un grupo fosfato (fig. 16-5). La base puede ser adenina (A), timina (T), guanina (G) o citosina (C). Chargaff analizó la composición básica del DNA de varios organismos diferentes. En 1947 comunicó que la composición del DNA varía de una especie a otra. Por ejemplo, el 30,3% de los nucleótidos del DNA humano tiene la base A, mientras que el DNA de una bacteria *E. coli* tiene solo el 26,0% de A. Esta evidencia de la diversidad molecular entre las especies, que se suponía ausente en el DNA, hizo de éste un candidato más creíble como material genético.

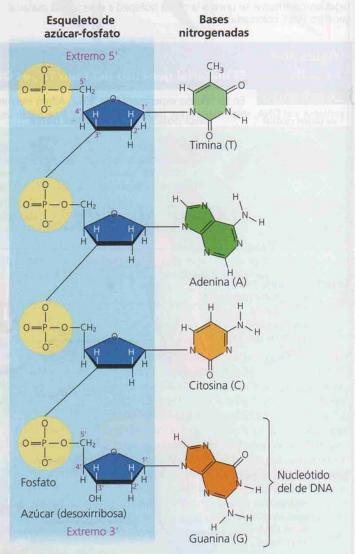
Chargaff encontró también una regularidad particular en las proporciones de nucleótidos dentro de una única especie. En el DNA de cada especie que estudió, el número de adeninas era aproximadamente igual al número de timinas y el de guaninas al de citosinas. En el DNA humano, por ejemplo, las cuatro bases estaban presentes en estos porcentajes: A = 30,3% y T = 30,3%; G = 19,5% y C = 19,9%. Las equivalencias entre el número de bases A y T y el número de bases G y C para cualquier especie determinada se conocieron como las *reglas de Chargaff*. Las bases para estas reglas quedaron sin explicación hasta el descubrimiento de la doble hélice del ADN.

Otra evidencia circunstancial era compatible con el hecho de que el material genético en los eucariontes era el DNA. Antes de la mitosis, una célula eucarionte duplica exactamente su contenido de DNA y, durante este proceso, el DNA se distribuye en partes iguales en las dos células hijas. También, en una especie determinada, un conjunto diploide de cromosomas tiene el doble de DNA que uno haploide.

Construcción de un modelo estructural de DNA: investigación científica

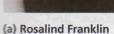
Una vez que la mayoría de los biólogos se convencieron de que el DNA era el material genético, el desafío consistió en el modo en que la estructura de éste podía explicar su papel en la herencia. A principios de la década de 1950, la disposición de los enlaces covalentes en un polímero de ácido nucleico estaba bien establecida (fig. 16-5) y los investigadores se concentraron en descubrir la estructura tridimensional del DNA. Entre los científicos que trabajaban en el problema estaban Linus Pauling, en California, y Maurice Wilkins y Rosalind Franklin, en Londres. Sin embargo, los primeros en dar la respuesta correcta fueron dos científicos que eran relativamente desconocidos en aquella época: el norteamericano James Watson y el inglés Francis Crick.

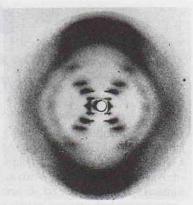
La breve pero famosa relación social que resolvió el enigma de la estructura del DNA comenzó después de que Watson viajara a la Universidad de Cambridge, donde Crick estaba estudiando la estructura de las proteínas con una técnica llamada cristalografía de rayos X (fig. 5-24). Mientras visitaba el labora-



▲ Fig. 16-5. Estructura de la cadena de DNA. Cada nucleótido (monómero) se compone de una base nitrogenada (T, A, C o G), el azúcar desoxirribosa (azul) y un grupo fosfato (amarillo). El fosfato de un nucleótido se une al azúcar del siguiente y forma un "esqueleto" de fosfato y azúcares alternados desde la que se proyectan las bases. La cadena de polinucleótidos tiene direccionalidad, desde el extremo 5' (con el grupo fosfato) hacia el extremo 3' (con el grupo −OH). 5' y 3' se refieren a los números asignados en los carbonos del anillo del azúcar







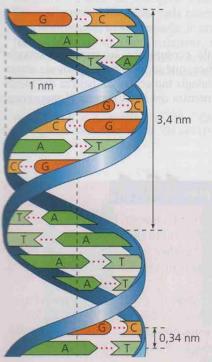
(b) Fotografía de Franklin del DNA mediante difracción de rayos X

A Fig. 16-6. Rosalind Franklin y su foto de difracción por rayos X del DNA. Franklin, una cristalógrafa de rayos X, tomó la foto que utilizaron Watson y Crick para deducir la estructura de doble hélice del DNA. Franklin murió de cáncer en 1958, cuando tenía solo 38 años. Su colega Maurice Wilkins recibió el Premio Nobel en 1962 junto con Watson y Crick.

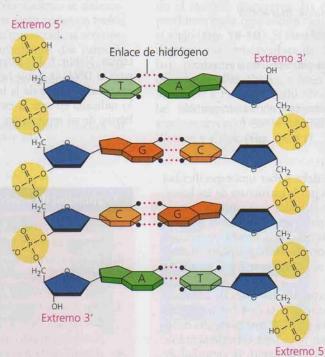
torio de Maurice Wilkins en el King's College de Londres, Watson vio una imagen de difracción con rayos X del DNA obtenida por una colega de Wilkins, llamada Rosalind Franklin (fig. 16-6a).

Las imágenes producidas por la cristalografía de rayos X no son en realidad fotografías de las moléculas. Los puntos y las manchas de la figura 16-6b fueron producidos por los rayos X difractados a medida que pasaban a través de las fibras alineadas del DNA purificado. Los cristalografistas emplean ecuaciones matemáticas para traducir estos patrones en información acerca de las formas tridimensionales de las moléculas y Watson se hallaba familiarizado con los tipos de patrones que producen las moléculas helicoidales. Con un sola mirada a la foto de la difracción del DNA por rayos X de Franklin, no solo le dijo que el DNA era helicoidal en su forma sino que también le permitió deducir la anchura de la hélice y el espacio entre las bases nitrogenadas. La anchura de la hélice sugería que estaba construida por dos cadenas, en oposición al modelo de tres cadenas que Linus Pauling había propuesto recientemente. La presencia de dos cadenas es responsable del término ahora familiar de doble hélice (fig. 16-7).

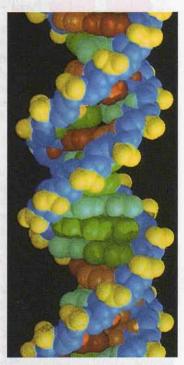
Watson y Crick comenzaron a construir modelos de doble hélice que fueran compatibles con las mediciones efectuadas con los rayos X y lo que se sabía sobre la química del DNA. Tras leer un informe anual que resumía el trabajo de Franklin supieron a partir de sus conclusiones que los esqueletos de azúcar-fosfato se encontraban en el exterior de la doble hélice. Esta disposición era atractiva porque colocaba las bases nitrogenadas relativamente hidrófobas en el interior de la molécula y, por tanto, alejadas de la solución acuosa circundante. Watson construyó un modelo con las bases nitrogenadas enfrentadas en el interior de la doble



(a) Características principales de la estructura del DNA



(b) Estructura química parcial



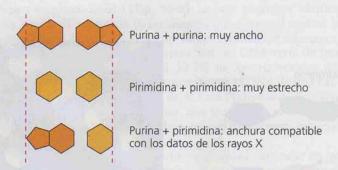
(c) Modelo tridimensional

A Fig. 16-7. La doble hélice. (a) Las "cintas" de este diagrama representan los esqueletos de azúcar-fosfato de las dos cadenas de DNA. La hélice es "dextrógira", curvada hacia la derecha. Las dos cadenas se sostienen juntas por medio de enlaces de hidrógeno (líneas puntea-

das) entre las bases nitrogenadas, que se encuentran apareadas en el interior de la doble hélice. (b) Para mayor claridad se muestran las dos cadenas desenrolladas en esta estructura química parcial. Nótese que las cadenas son antiparalelas, lo que significa que están orientadas en direcciones opuestas. (c) El apilamiento estrecho de los pares de bases está claro en este modelo de ordenador. Las atracciones de Van der Waals entre los pares apilados desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la unión de la molécula.

hélice (fig. 46-7). Se puede imaginar esta disposición como una escalera de cuerdas con peldaños rígidos. Las cuerdas laterales son los equivalentes de los esqueletos de azúcar-fosfato y los peldaños representan los pares de bases nitrogenadas. Ahora imagine la escalera retorcida en espiral. Los datos de los rayos X de Franklin indicaban que la hélice realizaba un giro completo cada 3,4 nm de su longitud. Con las bases separadas cada 0,34 nm, existen diez capas de pares de bases, o peldaños de la escalera, en cada giro de la hélice.

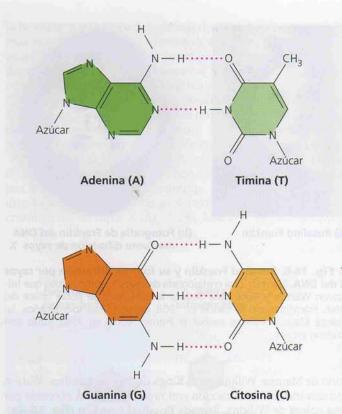
Las bases nitrogenadas de la doble hélice están apareadas en combinaciones específicas: adenina (A) con timina (T) y guanina (G) con citosina (C). Watson y Crick descubrieron esta característica clave del DNA, principalmente, por ensayo y error. Al principio, Watson imaginó que las bases se apareaban con sus iguales; por ejemplo, A con A y C con C; pero este modelo no se ajustaba a los datos de los rayos X, que sugería que la doble hélice tenía un diámetro uniforme. ¿Cuál es el requerimiento incompatible con el apareamiento de las bases con sus iguales? La adenina y la guanina son purinas, bases nitrogenadas con dos anillos orgánicos. Por otra parte, la citosina y la timina pertenecen a la familia de las bases nitrogenadas conocida como pirimidinas, que tienen un anillo simple. Así, las purinas (A y G) son doble de anchas que las pirimidinas (C y T). Un par purina-purina es muy ancho y un par pirimidina-pirimidina es muy estrecho para explicar el diámetro de 2 nm de la doble hélice. Sin embargo, el apareamiento de una purina con una pirimidina, da como resultado un diámetro uniforme:



Watson y Crick razonaron que debe haber una especificidad adicional del apareamiento dictada por la estructura de las bases. Cada base tiene grupos químicos laterales que pueden formar enlaces de hidrógeno con su acompañante apropiado: la adenina puede formar dos enlaces de hidrógeno con timina y solo con timina; la guanina forma tres enlaces de hidrógeno con citosina y solo con citosina. En esencia, A se aparea con T y G se aparea con C (fig. 16-8).

El modelo de Watson y Crick explicaba las bases de las reglas de Chargaff. Donde la cadena de la molécula de DNA tenga una A, la cadena complementaria tendrá una T. Y una G en una cadena se aparea siempre con una C en la cadena complementaria. Por tanto, en el DNA de cualquier organismo, la cantidad de adenina es igual a la cantidad de timina y la de guanina a la de citosina. Si bien las reglas de apareamiento de bases dictan la combinación de bases nitrogenadas que forman los "peldaños" de la doble hélice, no restringen la secuencia de nucleótidos a lo largo de cada cadena de DNA. La secuencia lineal de las cuatro bases puede variar de incontables maneras y cada gen tiene un orden único o secuencia de bases.

En abril de 1953, Watson y Crick sorprendieron al mundo científico con un artículo sucinto de una página en la revista bri-



▲ Fig. 16-8. Apareamiento de bases en el DNA. Los pares de bases nitrogenadas se mantienen juntos en una doble hélice de DNA por medio de enlaces de hidrógeno, como se muestra aquí.

tánica *Nature.** El artículo comunicaba su modelo molecular para el DNA: la doble hélice, que se ha convertido desde entonces en el símbolo de la biología molecular. La belleza del modelo radicaba en que la estructura del DNA sugería el mecanismo básico de su replicación.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Cómo se produjo la transformación bacteriana en el famoso experimento de Griffith (fig. 16-2)?
- 2. En el experimento de Hershey y Chase con el virus bacteriano T2, ¿qué habría ocurrido si la proteína fuera el material genético?
- 3. Una mosca tiene los siguientes porcentajes de nucleótidos en su DNA: 27,3% A; 27,6% T; 22,5% G y 22,5% C. ¿Cómo demuestran estos números las reglas de Chargaff?
- 4. ¿Cómo explicó el modelo de Watson y Crick las bases de las reglas de Chargaff?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

^{*}J. D. Watson y F. H. C. Crick: "Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxynucleic Acids". *Nature* 171 (1953): 738.

Concepto 16-2

Muchas proteínas actúan al unísono en la replicación y la reparación del DNA

La relación entre estructura y función se manifiesta en la doble hélice. La idea de que existe un apareamiento específico de las bases nitrogenadas en el DNA fue el soplo de inspiración que condujo a Watson y a Crick a la doble hélice correcta. Al mismo tiempo comprendieron el significado funcional de las reglas del apareamiento de bases. Finalizaron su artículo clásico con esta declaración irónica: "No nos ha pasado inadvertido el hecho de que el apareamiento específico que hemos propuesto sugiere de inmediato un posible mecanismo de copia para el material genético". En esta sección usted conocerá los principios básicos de la replicación del DNA, como también algunos detalles importantes del proceso.

El principio básico: apareamiento de bases a una cadena molde

En un segundo artículo, Watson y Crick enunciaron su hipótesis acerca de cómo se replica el DNA:

Nuestro modelo para el ácido desoxirribonucleico es, en efecto, un par de moldes o plantillas, cada una de las cuales es complementaria a la otra. Imaginamos que antes de la duplicación se rompen los enlaces de hidrógeno y las dos cadenas se desenrollan y se separan. Entonces, cada cadena actúa como un molde para la formación sobre sí misma de una nueva cadena acompañante, de modo de que, finalmente, tendremos dos pares de cadenas donde antes teníamos solo una. Además, la secuencia de los pares de bases se habrá duplicado con exactitud.*

*E H. C. Crick y J. D. Watson, "The Complementary Structure of Deoxyribonucleic Acid". Proc. Roy. Soc. (A) 223 (1954): 80.

La figura 16-9 ilustra la idea básica de Watson y Crick. Para que sea más fácil de seguir, mostramos solo una sección corta de la doble hélice desenrollada. Observe que si usted cubre una de las dos cadenas de DNA de la figura 16-9a, aún puede determinar su secuencia de bases en función de la cadena descubierta y aplicando las reglas del apareamiento de bases. Las dos cadenas son complementarias; cada una almacena la información necesaria para reconstruir la otra. Cuando una célula copia una molécula de DNA, cada cadena sirve como molde para ordenar los nucleótidos en una nueva cadena complementaria. A medida que los nucleótidos se alinean a lo largo de la cadena molde de acuerdo con las reglas del apareamiento de bases, se unen para formar las nuevas cadenas. Donde había una molécula de DNA de cadena doble al comienzo del proceso, pronto hay dos, cada cual una réplica exacta de la molécula "parental". El mecanismo de copia es análogo a utilizar un negativo fotográfico para confeccionar una imagen positiva que, a su vez, se puede emplear para elaborar otro negativo y así sucesivamente.

Este modelo de replicación del DNA quedó sin comprobar durante varios años después de la publicación de su estructura. Los experimentos requeridos eran simples en concepto, pero difíciles de realizar. El modelo de Watson y Crick predice que, cuando se replica una doble hélice, cada una de las dos moléculas hijas tendrá una cadena vieja, derivada de la molécula parental y una nueva. Este modelo semiconservador se puede distinguir de un modelo de replicación conservador, en el que la molécula parental, de algún modo, se reconstruye después del proceso (esto es, se conserva). En un tercer modelo, llamado el modelo dispersivo, las cuatro cadenas del DNA que se producen en la replicación tienen una mezcla del DNA nuevo y el viejo (fig. 16-10). Si bien los mecanismos para la replicación dispersiva o conservadora del DNA no son fáciles de comprobar, permanecieron como posibilidades hasta que pudieron desecharse. Por último, a fines de la década de 1950, Matthew Meselson y Franklin Stahl idearon experimentos que probaron las tres hipótesis. Sus experimentos sustentaron el modelo semiconservador de la replicación del DNA, como predijeron Watson y Crick (fig. 16-11).



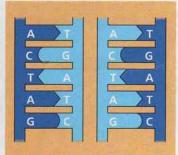
(a) La molécula parental tiene dos cadenas complementarias de DNA. Cada base se aparea mediante un enlace de hidrógeno con su compañera específica, A con T y G con C.



(b) El primer paso en la replicación es la separación de las dos cadenas de DNA.



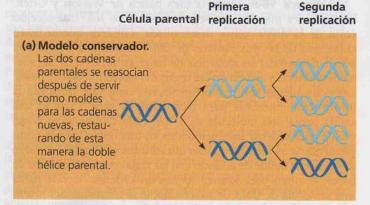
(c) Cada cadena parental sirve como un molde que determina el orden de los nucleótidos a lo largo de una cadena complementaria nueva.

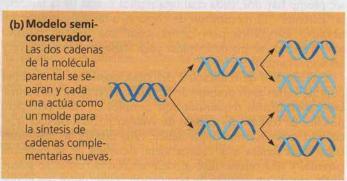


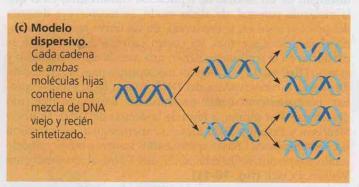
(d) Los nucleótidos están conectados para formar los esqueletos de azúcar-fosfato de las cadenas nuevas. Cada molécula "hija" consta de una cadena parental y una cadena nueva.

▲ Fig. 16-9. Un modelo de replicación del DNA: el concepto básico. En esta simplificación se ha desenrollado un segmento corto del DNA en una estructura que se parece a una escalera.

Las barandillas corresponden a los esqueletos de azúcar-fosfato de las dos cadenas del DNA; los peldaños son los pares de bases nitrogenadas. Las formas simples simbolizan las cuatro clases de bases. En azul oscuro se representa la cadena de DNA presente en la molécula parental; en azul claro se representan los nucleótidos libres y el DNA recién sintetizado.







▲ Fig. 16-10. Tres modelos alternativos de replicación del DNA. Los segmentos cortos de la doble hélice simbolizan aquí el DNA dentro de una célula. A partir de una célula parental, seguimos al DNA durante dos generaciones de células −dos ciclos de replicación−. El DNA recién sintetizado es azul claro.

El principio básico de la replicación del DNA es simple y minucioso. Sin embargo, el proceso real implica cierta gimnasia bioquímica complicada, como veremos ahora.

Replicación del DNA: en detalle

La bacteria *E. coli* tiene un solo cromosoma de alrededor 4,6 millones de pares de nucleótidos. En un medio ambiente favorable, una célula de *E. coli* puede copiar todo su DNA y dividirse para formar dos células hijas genéticamente idénticas en menos de una hora. Cada una de las células de un *ser humano* contiene 46 moléculas de DNA en su núcleo, una larga molécula doble helicoidal por cromosoma. En total representa alrededor de 6 000 millones de pares de bases o más de mil veces más DNA que el que se encuentra en una célula bacteriana. Si imprimiéramos

Figura 16-11

Investigación La replicación del DNA, ¿sigue el modelo conservador, semiconservador o de dispersión?

EXPERIMENTO

Matthew Meselson y Franklin Stahl cultivaron bacterias de la especie *E. coli* durante varias generaciones en un medio que contenía precursores de nucleótidos marcados con un isótopo pesado del nitrógeno, ¹⁵N. Las bacterias incorporaron el nitrógeno pesado en su DNA. Luego, estos científicos trasladaron las bacterias a un medio que tenía solo ¹⁴N, el isótopo más ligero y común del nitrógeno. Cualquier DNA nuevo que sintetizaran las bacterias sería más ligero que el parental elaborado en el medio con ¹⁵N. Meselson y Stahl pudieron distinguir el DNA de diferentes densidades centrifugando el DNA extraído de las bacterias.

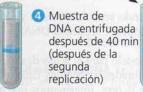
1 Bacterias cultivadas en un medio que contiene



2 Bacterias transferidas a un medio que contiene 14N

RESULTADOS

3 Muestra de DNA centrifugada después de 20 min (después de la primera replicación)



Menos denso

denso

Las bandas en estos dos tubos de centrifugación representan los resultados de centrifugar dos muestras de DNA del recipiente del paso 2, una muestra tomada después de 20 minutos y otra después de 40 minutos.

CONCLUSIÓN

Meselson y Stahl concluyeron que la replicación del DNA sigue el modelo semiconservador al comparar sus resultados con los predichos por cada uno de los tres modelos de la figura 16-10. La primera replicación en el medio con ¹⁴N produjo una banda de DNA híbrido (¹⁵N-¹⁴N). Este resultado elimina el modelo conservador. Una segunda replicación produjo tanto DNA híbrido como ligero, un resultado que elimina el modelo dispersivo y sustenta el modelo semiconservador

Modelo conservador

Modelo semiconservador

Modelo dispersivo

Modelo dispersivo

símbolos de una letra para estas bases (A, G, C y T) en el tamaño de las letras que ahora usted está leyendo, las 6 000 millones de bases de información de una célula humana diploide llenarían alrededor de 1 200 libros tan gruesos como éste. Aun así, una célula tarda solo unas pocas horas en copiar todo este DNA. Se logra la replicación de esta enorme cantidad de información genérica con muy pocos errores, solo cerca de uno cada 10 000 millones de nucleótidos. La copia del DNA es notable en su velocidad y precisión.

Más de una docena de enzimas y otras proteínas participan en la replicación del DNA. Se conoce mucho más acerca de cómo funciona esta "máquinaria de replicación" en las bacterias que en los eucariontes. Describiremos los pasos básicos del proceso en el caso de *E. coli*, excepto cuando se afirme lo contrario. Lo que los científicos han descubierto sobre la replicación del DNA en los eucariontes sugiere, sin embargo, que la mayor parte del proceso es fundamentalmente similar en el caso de los procariontes y los eucariontes.

Origenes de la replicación

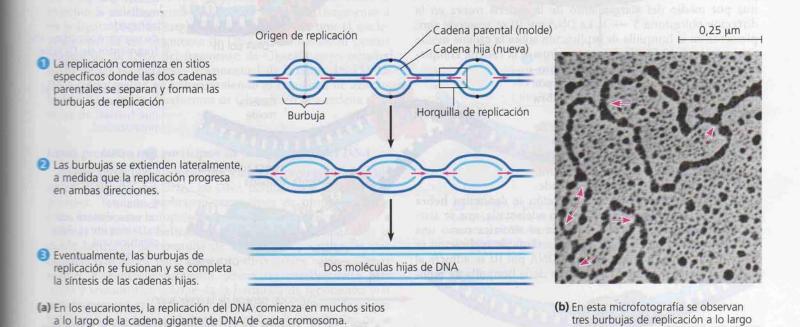
La replicación de una molécula de DNA comienza en sitios especiales llamados orígenes de replicación. El cromosoma bacteriano, que es circular, tiene un origen único, un tramo de DNA con una secuencia de nucleótidos específica. Las proteínas que inician la replicación del DNA reconocen esta secuencia y se fijan al DNA, separando las dos cadenas y abriendo una burbuja" de replicación. La replicación del DNA progresa entonces en ambas direcciones hasta que se copia la molécula entera (fig. 18-14). En contraste con un cromosoma bacteriano, un cromosoma eucarionte puede tener cientos o aun miles de orígenes de replicación. Se forman burbujas de replicación múltiples que eventualmente se fusionan, acelerando, de este modo, la copia de las moléculas de DNA muy largas (fig. 16-12).

Como en las bacterias, la replicación del DNA eucarionte avanza en ambas direcciones desde cada origen. En cada extremo de una burbuja de replicación hay una horquilla de replicación, una región en forma de Y donde están creciendo nuevas cadenas de DNA.

Elongación de la cadena nueva de DNA

La elongación de una cadena nueva de DNA en la horquilla de replicación se cataliza por enzimas denominadas **DNA polimerasas**. A medida que los nucleótidos individuales se alinean con nucleótidos complementarios a lo largo de la cadena molde de DNA, la DNA polimerasa los añade, uno a uno, al extremo en crecimiento de la nueva cadena de DNA. La velocidad de elongación es de alrededor de 500 nucleótidos por segundo en las bacterias y 50 por segundo en las células humanas. En *E. coli* participan en la replicación dos DNA polimerasas diferentes: la DNA polimerasa III y la DNA polimerasa I. La situación en los eucariontes es más complicada, habiendo al menos 11 DNA polimerasas diferentes; sin embargo, los principios generales son los mismos.

Cada nucleótido que se añade a una cadena de DNA en crecimiento es, en realidad, un nucleósido trifosfato, esto es, un nucleósido (un azúcar y una base) con tres grupos fosfato. Usted ya conoce una molécula de este tipo, el ATP (adenosina trifosfato; figura 8-8). La única diferencia entre el ATP del metabolismo energético y el nucleósido trifosfato que proporciona adenina al DNA es el azúcar, que es desoxirribosa en los monómeros del DNA y ribosa en el ATP. Como el ATP, los monómeros trifosfato utilizados para la síntesis de DNA son químicamente reactivos, en parte, porque sus restos trifosfato tienen un grupo inestable de cargas negativas. A medida que cada monómero se une al extremo en crecimiento de una cadena de DNA, pierde dos grupos fosfato como una molécula de pirofosfato P—D. La hidró-



▲ Fig. 16-12. Orígenes de replicación en los eucariontes. Las flechas rojas indican el movimiento de las horquillas de replicación y, de esta manera, la dirección general de la replicación del DNA dentro de cada burbuja.

del DNA de una célula cultivada de

hámster chino (TEM).

▶ Fig. 16-13. Incorporación de un nucleótido a una cadena de DNA. La DNA polimerasa cataliza la incorporación de un nucleósido trifosfato al extremo 3′ de una cadena de DNA en crecimiento.

lisis posterior del pirofosfato a dos moléculas de fosfato inorgánico \mathbb{O}_i es la reacción exergónica que impulsa la reacción de polimerización (fig. 16-13).

Elongación antiparalela

Como hicimos notar a lo largo de este capítulo, los dos extremos de una cadena de DNA son diferentes (fig. 16-5). Además, las dos cadenas de DNA en una doble hélice son antiparalelas, lo que significa que se orientan en direcciones opuestas una de otra (fig. 16-13). Es evidente que las dos cadenas nuevas formadas durante la replicación del DNA también deben ser antiparalelas a sus cadenas molde.

¿Cómo afecta la estructura antiparalela de la doble hélice a la replicación? Las DNA polimerasas agregan nucleótidos solo

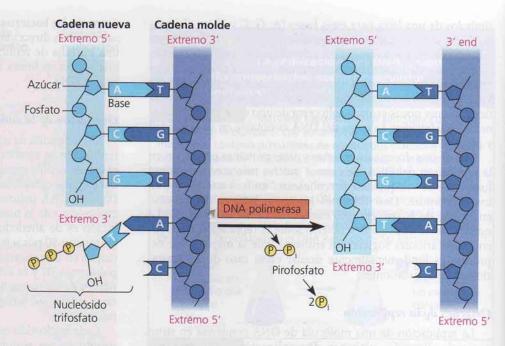
al extremo 3' libre de una cadena de DNA en crecimiento, nunca al extremo 5' (fig. 16-13). De este modo, una cadena de DNA nueva se puede alargar solo en la dirección $5' \rightarrow 3'$. Con esto en mente, examinemos una horquilla de replicación (fig. 16-14). A lo largo de una

cadena molde la DNA polimerasa III (abreviado DNA pol III) puede sintetizar una cadena complementaria de forma continua por medio del alargamiento de la cadena nueva en la dirección obligatoria $5' \rightarrow 3'$. La DNA pol III se acomoda simplemente en la horquilla de replicación sobre la cadena molde y agrega nucleótidos de forma continua a la cadena comple-

mentaria a medida que la horquilla progresa. La cadena de DNA sintetizada por medio de este mecanismo se llama hebra adelantada.

Para elongar la otra cadena nueva de DNA en la dirección obligatoria $5' \rightarrow 3'$, la DNA pol III debe actuar a lo largo de la otra cadena molde en dirección *contraria* a la horquilla de replicación. La cade-

na de DNA sintetizada en esta dirección se denomina hebra retrasada.* En contraste con la hebra adelantada, que se alarga continuamente, la hebra retrasada se sintetiza como una serie de segmentos. Una vez que la burbuja de replicación se abre lo suficiente, una molécula de DNA pol III se adhiere al molde de la hebra retrasada y se aleja de la horquilla de repli-



1 La DNA pol III alarga las cadenas de DNA solo en la dirección 5' → 3'

se puede alargar continuamente DNA parental 5' → 3' a medida que progresa la horquilla de replicación. B La otra cadena Fragmentos nueva, la hebra retrasada, de Okazaki debe crecer en una dirección global 3→ 5 mediante el agregado de segmentos cortos, los DNA pol III fragmentos de Okazaki, que crecen en dirección 5' → 3' (numerados aquí en el Cadena orden en el molde que fueron MALLALLA sintetizados).

Una cadena

nueva, la hebra

adelantada.

Dirección general de la replicación

Cadena

molde

^{*}La síntesis de la hebra adelantada y de la hebra retrasada se producen de forma simultánea y a la misma velocidad. Se la llama hebra retrasada porque su sintesis se retrasa ligeramente en relación con la sintesis de la hebra adelantada; cada fragmento nuevo no puede comenzar hasta que se haya expuesto una cantidad suficiente de molde en la horquilla de replicación.

[▲] Fig. 16-14. Síntesis de las hebras adelantadas y retrasadas durante la replicación del DNA. La DNA polimerasa III (DNA pol III) está estrechamente asociada con una proteína que rodea a la doble hélice recién sintetizada. Nótese que los fragmentos de Okazaki en realidad son más largos que los que se muestran aquí. En esta figura representamos solo cinco bases por fragmento para mayor simplicidad.

cación, para sintetizar un segmento corto de DNA. A medida que crece la burbuja se puede elaborar otro segmento de la hebra retrasada de una manera similar. Estos segmentos de la fibra retrasada se llaman **fragmentos de Okazaki**, en honor al científico japonés que los descubrió. Los fragmentos tienen de 1 000 a 2 000 nucleótidos de longitud en *E. coli* y de 100 a 200 en los eucariontes. Otra enzima, **la DNA ligasa**, finalmente une (liga) el esqueleto de azúcar-fosfato de los fragmentos de Okazaki y forma una cadena de DNA nueva.

Preparación de la sintesis de DNA

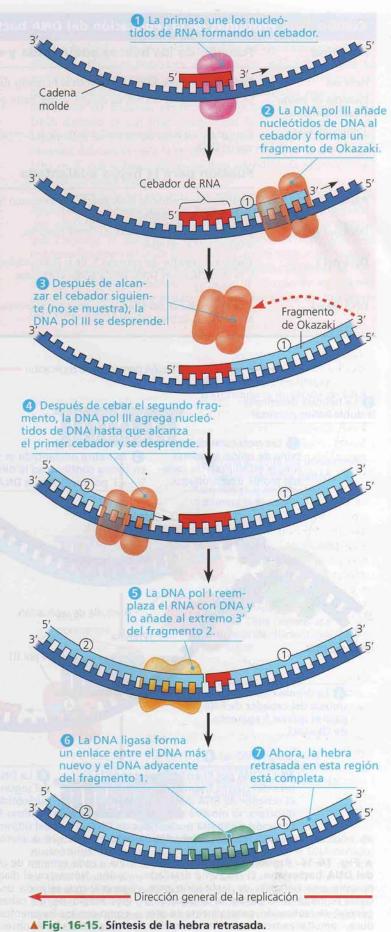
Las DNA polimerasas no pueden iniciar la síntesis de un polinucleótido; solo pueden añadir nucleótidos al extremo 3' de una cadena ya existente que está apareada con las bases de la cadena molde o plantilla (fig. 16-13). La cadena de nucleótidos inicial es un segmento corto llamado cebador. Los cebadores pueden estar compuestos de DNA o RNA (la otra clase de ácido nucleico) y cuando se inicia la replicación del DNA celular, el cebador es un segmento corto de RNA con un extremo 3' disponible. Una enzima denominada primasa puede comenzar una cadena de RNA desde el principio. La primasa une los nucleótidos de RNA de a uno por vez y sintetiza un cebador complementario de la cadena molde en el lugar donde se producirá la iniciación de la nueva cadena de DNA (los cebadores tienen por lo general de 5 a 10 nucleótidos de largo). Luego, la DNA pol III añade un nucleótido de DNA al extremo 3' del cebador RNA y continúa agregando nucleótidos a la cadena de DNA en crecimiento de acuerdo con las reglas del apareamiento de bases.

Solo se requiere un cebador para que la DNA pol III comience a sintetizar la cadena adelantada. Para sintetizar la cadena retrasada, sin embargo, cada fragmento de Okazaki debe cebarse por separado (fig. 16-15). Otra enzima, la DNA polimerasa I (DNA pol I), sustituye los nucleótidos de RNA de los cebadores con versiones de DNA, añadiéndolos uno a uno sobre el extremo 3' del fragmento de Okazaki adyacente (fragmento 2 en la figura 16-15). Pero la DNA pol I no puede unir el nucleótido final de este segmento de DNA de reemplazo al primer nucleótido de DNA del fragmento de Okazaki cuyo cebador acaba de ser reemplazado (fragmento 1 de la figura 16-15). La DNA ligasa realiza esta tarea, uniendo el esqueleto de azúcarfosfato de todos los fragmentos de Okazaki en una cadena continua de DNA.

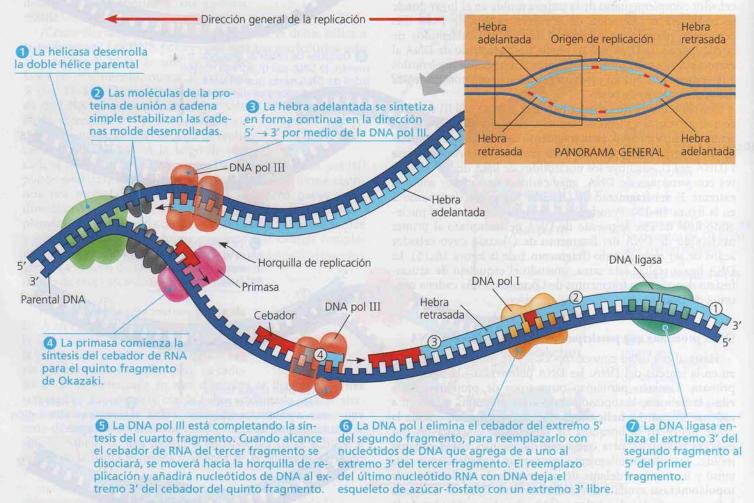
Otras proteínas que participan en la replicación del DNA

Hasta ahora usted conoce tres clases de proteínas que actúan en la síntesis del DNA: las DNA polimerasas, la ligasa y la primasa. También participan otros tipos de proteínas, entre ellas, la helicasa, la topoisomerasa y las proteínas de unión a cadenas únicas. La helicasa es una enzima que desenrolla la doble hélice en la horquilla de replicación y separa las dos cadenas parentales para que estén disponibles como cadenas molde. Este desenrollamiento genera un enrollamiento más tenso y tensión por delante de la horquilla de replicación y la topoisomerasa ayuda a alíviar esta tensión. Después de que la helicasa separa las dos hebras parentales, las moléculas de la proteína de unión cadena simple se unen a las cadenas desapareadas del DNA para estabilizarlas hasta que sirvan como moldes para la síntesis de nuevas cadenas complementarias.

El **cuadro 16-1** y la **figura 16-16** resumen la replicación del DNA. Estúdielas con detenimiento antes de continuar.



Cuauro 16-1. P	roteínas de la replicación del DNA bacteriar	io y sus funciones			
Proteína	Función de las hebras adelantada y retrasada				
Helicasa	Desenrolla la doble hélice parental en la horquilla de replicación				
Proteína de unión a cadena simple	Se une y estabiliza el DNA de cadena simple hasta que pueda emplearse como molde				
Topoisomerasa	Corrige el "sobreenrollamiento" delante de la horquilla de replicación, rompiendo, girando y uniendo de nuevo las cadenas de DNA				
	Función para la hebra adelantada	Función de la hebra retrasada			
Primasa	Sintetiza un cebador de RNA simple en el extremo 5' de la hebra adelantada	Sintetiza un cebador de RNA en el extremo 5' de cada fragmento de Okazaki			
DNA pol III	Sintetiza la hebra adelantada en forma continua, añadiéndola al cebador	Alarga cada fragmento de Okazaki y lo añade a su cebador			
DNA pol I	Elimina el cebador del extremo 5' de la hebra adelantada y lo reemplaza con DNA, añadiéndolo al extremo 3' adyacente	Elimina el cebador del extremo 5' de cada fragmento y lo reemplaza con DNA para añadirlo al extremo 3' del fragmento adyacente			
DNA ligasa	Une el extremo 3' del DNA que reemplaza el cebador al resto de la hebra adelantada	Une los fragmentos de Okazaki			



▲ Fig. 16-16. Resumen de la replicación del DNA bacteriano. El diagrama detallado muestra una horquilla de replicación pero, como se indica en el diagrama de panorama general, la replicación generalmente se produce, simultaneamente en dos horquillas,

una a cada extremo de una burbuja de replicación. Nótese en el diagrama de panorama general que se inicia una hebra adelantada por medio de un cebador de RNA (rojo), como con los fragmentos de Okazaki en una hebra retrasada. Al observar cada cadena hija en su totalidad en el panorama general se puede advertir que la mitad de ella se elabora de forma continua como hebra adelantada y la otra mitad (en el lado opuesto al origen) se sintetiza en fragmentos como hebra retrasada.

La maquinaria de replicación del DNA como un complejo estacionario

Si bien es tradicional -y conveniente- representar las moléculas de DNA polimerasas como locomotoras que se mueven a lo largo de los "railes del ferrocarril" del DNA, dicho modelo es inexacto en dos aspectos importantes. Primero, las diversas proteínas que participan en la replicación del DNA, en realidad, forman un gran complejo único, una "maquinaria" de replicación del DNA. Muchas interacciones proteína-proteína facilitan la eficiencia de esta maquinaria; por ejemplo, la helicasa actúa más rápidamente cuando está en contacto con la primasa. Segundo, la maquinaria de replicación del DNA se encuentra probablemente inmóvil durante el proceso de replicación. En las células eucariontes, copias múltiples de la maquinaria, agrupadas, quizá, en "fábricas", pueden estar ancladas en la matriz nuclear, una trama de fibras que se extiende a través del interior del núcleo. Los estudios recientes sustentan un modelo en el que las moléculas de DNA polimerasa "enrollan" el DNA parental hacia adentro y expulsan moléculas de DNA hijas recientemente sintetizadas. Otras evidencias sugieren que la cadena retrasada se enlaza a través del complejo, de modo que cuando una DNA polimerasa completa la síntesis de un fragmento de Okazaki y se disocia, no debe viajar mucho para alcanzar el cebador para el fragmento siguiente, cerca de la horquilla de replicación. El lazo que forma la hebra retrasada permite que más fragmentos de Okazaki sean sintetizados en menos tiempo.

Corrección de pruebas y reparación del DNA

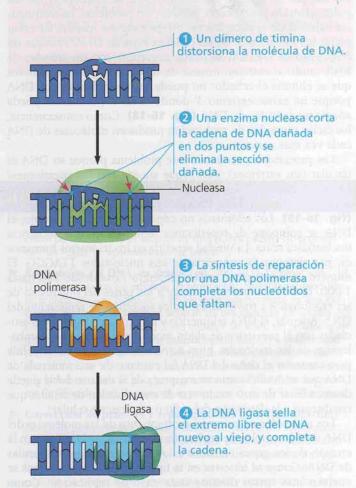
No podemos atribuir la exactitud de la replicación del DNA solamente a la especificidad del apareamiento de bases. Si bien los errores en la molécula de DNA completa son solo uno por cada 10 000 millones de nucleótidos, los errores inciales en el apareamiento entre los nucleótidos que entran y los de la cadena molde son 100 000 veces más comunes: una tasa de error de uno en 100 000 pares de bases. Durante la replicación del DNA, las DNA polimerasas cotejan cada nucleótido con su molde tan pronto como se añaden a la cadena en crecimiento. Al encontrar un nucleótido apareado de forma incorrecta, la polimerasa lo elimina y luego reanuda la síntesis (esta acción es similar a arreglar un error de mecanografía utilizando la tecla "borrar" y luego insertar la letra correcta).

Los nucleótidos mal apareados a veces evaden la corrección de pruebas realizada por la DNA polimerasa o aparecen después de terminar la síntesis, por ejemplo por daño de una base del nucleótido ya existente. En la reparación de errores de apareamiento, las células emplean enzimas especiales para corregir los nucleótidos apareados incorrectamente. Los investigadores destacaron la importancia de estas enzimas cuando encontraron que un defecto hereditario en una de ellas se asociaba con una forma de cáncer de colon. Este defecto permitiría que se acumularan errores en el DNA que causan cáncer a una velocidad más rápida de lo normal.

El mantenimiento de la información genética codificada en el DNA requiere reparaciones frecuentes de diversas clases de daños del DNA existente. Las moléculas de DNA están expuestas de manera constante a agentes químicos y físicos potencialmente nocivos, como comentaremos en el capítulo 17. Los reactivos químicos (en el ambiente y los que se producen de forma natural en las células), las emisiones radioactivas, los rayos X y la luz ultravioleta pueden modificar los nucleótidos

de un modo que puede afectar a la información genética codificada, por lo general, de manera adversa. Además, las bases del DNA a menudo sufren cambios químicos espontáneos en condiciones celulares normales. Por fortuna, es habitual que se corrijan los cambios en el DNA antes de que se conviertan en mutaciones autoperpetuadas. Cada célula vigila y repara continuamente su material genético. Dado que la reparación del DNA dañado es tan importante para la supervivencia de un organismo, no es sorprendente que hayan evolucionado muchas enzimas diferentes para la reparación del DNA. Se conocen casi 100 en *E. coli* y, hasta ahora, se han identificado alrededor de 130 en los seres humanos.

La mayoría de los mecanismos para reparar el daño del DNA aprovechan su estructura de bases apareadas. Por lo general, una enzima –una nucleasa– corta un segmento de la cadena que contiene el daño y la brecha resultante se completa con nucleótidos apareados de forma correcta con los nucleótidos de la cadena no dañada. Las enzimas encargadas de llenar la brecha son la DNA polimerasa y la ligasa. Este tipo de reparación del DNA se denomina reparación por escisión de nucleótidos (fig. 16-17).



▲ Fig. 16-17. Reparación del daño del DNA por escisión de nucleótidos. Un equipo de enzimas detecta y repara el DNA dañado. Esta figura muestra al DNA que contiene un dímero de timina, un tipo de daño causado a menudo por la radiación ultravioleta. Una enzima nucleasa corta la región dañada del DNA y una DNA polimerasa (en las bacterias, la DNA pol I) la reemplaza con un segmento normal. La ligasa completa el proceso cerrando la ruptura remanente en el esqueleto de azúcar-fosfato.

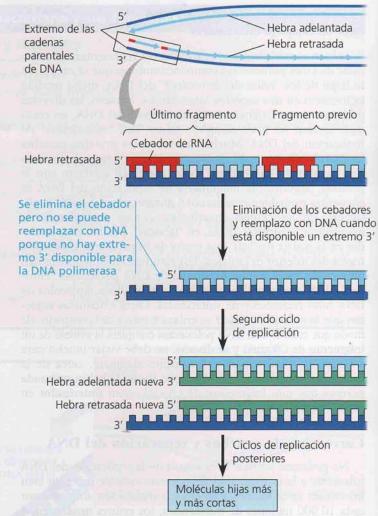
Una función de las enzimas de reparación del DNA de las células de nuestra piel es reparar el daño genético causado por los rayos ultravioleta de la luz del sol. Un tipo de daño, que se muestra en la figura 16-17, es la unión covalente de las bases de timina que están adyacentes en una cadena de DNA. Estos dímeros de timina determinan que el DNA se curve e interfiera con su replicación. El trastorno xerodermia pigmentosa, causado en la mayoría de los casos por un defecto en una enzima de reparación por escisión de nucleótidos, resalta la importancia de reparar este tipo de daño. Los individuos con este trastorno son hipersensibles a la luz del sol; las mutaciones que se producen en las células de la piel de estas personas por efecto de la luz ultravioleta quedan sin corregir y causan cáncer de piel.

Replicación de los extremos de las moléculas de DNA

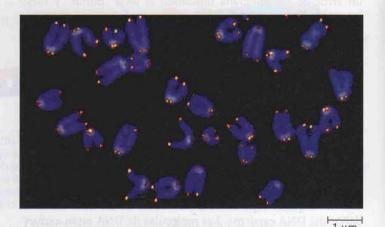
Pese al papel fundamental que desempeñan las DNA polimerasas en la replicación y la reparación del DNA, existe una pequeña porción del DNA de las células que estas enzimas no pueden replicar o reparar. Para el DNA lineal, como el de los cromosomas en los eucariontes, el hecho de que una DNA polimerasa pueda agregar nucleótidos solo al extremo 3' de un polinucleótido preexistente produce un problema. La maquinaria habitual de replicación no ofrece ninguna manera de completar los extremos 5' de las cadenas hijas de DNA. Aunque un fragmento de Okazaki se puede comenzar con un cebador de RNA unido al extremo mismo de una cadena molde, una vez que se elimina el cebador no puede ser reemplazado por DNA porque no existe extremo 3' donde la DNA polimerasa pueda añadir nucleótidos de DNA (fig. 16-18). Como consecuencia, los ciclos repetidos de replicación producen moléculas de DNA cada vez más cortas.

Los procariontes no tienen este problema porque su DNA es circular (sin extremos), pero, ¿qué sucede con los eucariontes? Las moléculas de DNA cromosómico de los eucariontes tienen secuencias nucleotídicas, llamadas telómeros, en sus extremos (fig. 16-19). Los telómeros no contienen genes; en cambio, el DNA se compone de repeticiones múltiples de una secuencia nucleotídica corta. La unidad repetida en los telómeros humanos es, por ejemplo, la secuencia de seis nucleótidos TTAGGG. El número de repeticiones en un telómero varía desde 100 hasta 1 000. El DNA telomérico protege a los genes del organismo de ser erosionados a través de los ciclos sucesivos de replicación del DNA. Además, el DNA telomérico y las proteínas específicas asociadas con él previenen de algún modo que los extremos tambaleantes de las moléculas hijas activen los sistemas de la célula para controlar el daño del DNA (el extremo de una molécula de DNA que es "visto" como una ruptura de la cadena doble puede desencadenar de otro modo vías de transducción de señales que conduzcan a la detención del ciclo o a la muerte celular).

Los telómeros no evitan el acortamiento de las moléculas del DNA debido a ciclos de replicación sucesivos; solo posponen la erosión de los genes cercanos a los extremos de las moléculas de DNA. Como se muestra en la figura 16-18, los telómeros se vuelven más cortos durante cada ciclo de replicación. Como podríamos esperar, el DNA telomérico tiende a ser más corto en las células somáticas en división de los individuos mayores y en las células cultivadas que se han dividido muchas veces. Se ha propuesto que el acortamiento de los telómeros está conectado de alguna manera con el proceso de envejecimiento de ciertos tejidos e incluso con el envejecimiento del organismo en su totalidad.



▲ Fig. 16-18. Acortamiento de los extremos de las moléculas de DNA lineal. Aquí seguimos el extremo de una cadena de la molécula de DNA a través de dos ciclos de replicación. Después del primero, la cadena retrasada nueva es más corta que su molde. Después del segundo ciclo, ambas cadenas adelantadas y retrasadas se han vuelto más cortas que el DNA parental original. Aunque no se muestra aquí, los otros extremos de estas moléculas de DNA también se acortaron.



▲ Fig. 16-19. Telómeros. Los eucariontes tienen secuencias repetitivas, no codificantes, llamadas telómeros en los extremos de su DNA, marcados en estos cromosomas de ratón con una tinción anaranjada brillante (MO).

Pero, ¿qué sucede con las células cuyos genomas persisten sin cambios desde un organismo hasta su descendencia tras muchas generaciones? Si los cromosomas de las células germinales (que dan origen a los gametos) se volvieran más cortos en cada ciclo celular, faltarían genes esenciales en los gametos . que produjeran. Por fortuna, esto no ocurre: una enzima llamada telomerasa cataliza el alargamiento de los telómeros en las células germinales de los eucariontes y restaura, de este modo, la longitud original, compensando el acortamiento que se produce durante la replicación del DNA. El proceso de alargamiento es posible por la presencia, en la telomerasa, de una molécula de RNA corta que sirve como molde para formar nuevos segmentos de telómero. La telomerasa no está activa en la mayoría de las células somáticas, pero su actividad en las células germinales mantiene la longitud máxima de los telómeros en el cigoto.

El acortamiento normal de los telómeros puede proteger a los organismos del cáncer, limitando el número de divisiones que pueden sufrir las células somáticas. Las células de los tumores grandes, a menudo tienen telómeros inusualmente cortos, como se esperaría para las células que han experimentado muchas divisiones. Es de suponer que un acortamiento mayor las llevaría a la autodestrucción del cáncer. Curiosamente, algunos investigadores han detectado la actividad telomerasa en células somáticas cancerosas, lo que sugiere que su capacidad para estabilizar los telómeros les permitiría subsistir. Muchas células cancerosas parecen capaces de sobrellevar divisiones celulares ilimitadas, como lo hacen las cepas inmortales

de las células cultivadas (véase cap. 12). Si la telomerasa es en realidad un factor importante en muchos cánceres, puede representar un objetivo útil tanto para el diagnóstico como para la quimioterapia.

En este capítulo usted ha aprendido la forma en que la replicación del DNA proporciona las copias de los genes que los padres transmiten a sus descendientes. Sin embargo, no es suficiente copiar y transmitir genes; también deben expresarse. En el próximo capítulo examinaremos cómo la célula traduce la información genética codificada en el DNA.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué papel desempeña el apareamiento de bases complementarias en la replicación del DNA?
- 2. Identifique dos funciones principales de la DNA pol III en la replicación del DNA.
- 3. ¿Por qué es necesaria la DNA pol I para completar la síntesis de una hebra adelantada? Señale en el cuadro panorama general de la figura 16-16 dónde actuaria la DNA pol I en la hebra adelantada superior.
- **4.** ¿En qué forma son importantes los telómeros para preservar los genes en los eucariontes?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🥤

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 16-1

El DNA es el material genético

- La búsqueda del material genético: investigación científica (pp. 293-296). Los experimentos con bacterias y con fagos proporcionaron la primera evidencia contundente de que el DNA es el material genético.
- Construcción de un modelo estructural de DNA: investigación científica (pp. 296-298). Watson y Crick dedujeron que el DNA es una doble hélice. Dos cadenas de azúcar-fosfato antiparalelas se enrollan alrededor del exterior de la molécula; las bases nitrogenadas se proyectan hacia en el interior, donde se unen mediante enlaces de hidrógeno en pares específicos, A con T y G con C.

Concepto 16-2

Muchas proteínas actúan al unísono en la replicación y la reparación del DNA

► El principio básico: apareamiento de bases a una cadena molde (pp. 299-300). La replicación del DNA es semiconservadora: la molécula parental se desenrolla y cada cadena sirve luego

como un molde para la síntesis de una nueva cadena de acuerdo con las reglas de apareamiento de bases.

- Replicación del DNA: en detalle (pp. 300-305). La replicación del DNA comienza en los orígenes de replicación. Se forman horquillas de replicación con forma de Y en los extremos opuestos de una burbuja de replicación, donde se separan las dos cadenas. La síntesis del DNA se inicia en el extremo 3' del cebador de RNA, un polinucleótido corto complementario a la cadena molde. Las DNA polimerasas catalizan la síntesis de nuevas cadenas de DNA, trabajando en la dirección 5' → 3'. La hebra adelantada se sintetiza en forma continua y la hebra retrasada lo hace en segmentos cortos, llamados fragmentos de Okazaki. Los fragmentos se unen por efecto de la DNA ligasa.
- Corrección de pruebas y reparación del DNA (pp. 305-306). Las DNA polimerasas corrigen el DNA recientemente sintetizado, sustituyendo los nucleótidos incorrectos. En la reparación de errores de apareamiento del DNA, las enzimas de reparación corrigen los errores en el apareamiento de las bases. En la reparación por escisión de nucleótidos, las enzimas cortan y reemplazan los segmentos dañados del DNA.
- Preplicación de los extremos de las moléculas de DNA (pp. 306-307). Los extremos del DNA cromosómico de los eucariontes se acortan cada vez más con cada ciclo de replicación. La presencia de telómeros, secuencias repetitivas en los extremos de las moléculas del DNA lineal, pospone la erosión de los genes. La telomerasa cataliza el alargamiento de los telómeros en las células germinales.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- En su trabajo con las bacterias que causan neumonía y los ratones, Griffith encontró que:
 - a. La cubierta proteica de las células patógenas era capaz de transformar las células no patógenas.
 - b. Las células patógenas destruidas por el calor causaban neumonía.
 - c. Alguna sustancia de las células patógenas era transferida a las células no patógenas y las transformaba en patógenas.
 - d. La cubierta de polisacárido de las bacterias causaba neumonía.
 - e. Los bacteriófagos inyectaban DNA dentro de las bacterias.
- 2. Las células de E. coli cultivadas en un medio con ¹⁵N se transfieren a un medio con ¹⁴N y se les permite crecer dos generaciones más (dos ciclos de replicación del DNA). El DNA extraído de estas células se centrifuga. ¿Qué densidad de distribución de DNA esperaría en este experimento?
 - a. Una banda de alta densidad y una de baja densidad.
 - b. Una banda de densidad intermedia.
 - c. Una banda de alta densidad y una de densidad intermedia.
 - d. Una banda de baja densidad y una de densidad intermedia.
 - e. Una banda de baja densidad.
- 3. Una bioquímica aísla y purifica moléculas necesarias para la replicación del DNA. Cuando agrega algo de DNA se produce la replicación, pero cada molécula de DNA consta de una cadena normal apareada con numerosos segmentos de DNA de unos pocos cientos de nucleótidos de largo. ¿Qué es lo que probablemente dejó fuera de la mezcla?
 - a. DNA polimerasa.
- d. Fragmentos de Okazaki.
- b. DNA ligasa.
- e. Primasa.
- c. Nucleótidos.
- 4. ¿Cuál es la base para la diferencia en la forma en que se sintetizan las moléculas de-DNA de las hebras adelantadas y retrasadas?
 - a. Los orígenes de replicación se producen solo en el extremo 5'.
 - b. Las helicasas y las proteínas de unión a una cadena única actúan en el extremo 5'.
 - c. La DNA polimerasa solo puede unir nuevos nucleótidos en el extremo 3' de una cadena en crecimiento.
 - d. La DNA ligasa actúa solo en la dirección $3' \rightarrow 5'$.
 - e. La polimerasa solo puede actuar sobre una cadena a la vez.
- 5. Al analizar el número de bases diferentes en una muestra de DNA, ¿qué resultado sería compatible con las reglas de apareamiento de bases?
 - a. A = G
- d.A = C
- b. A + G = C + T
- e. G = T
- c. A + T = G + T
- 6. La síntesis de una nueva cadena de DNA, por lo general, comienza con:
 - a. Un cebador de RNA.
- d. La DNA ligasa.
- b. Un cebador de DNA.
- e. Un dimero de timina.
- c. Un fragmento de Okazaki.
- 7. Una célula eucarionte que carece de telomerasa activa:
 - a. sería incapaz de incorporar DNA a partir de una solución circundante:
 - b. Seria incapaz de identificar y corregir los nucleótidos mal apareados.
 - Experimentaría una reducción gradual de la longitud cromosómica con cada ciclo de replicación.

- d. Tendría un potencial mayor para volverse cancerosa.
- e. Sería incapaz de conectar los fragmentos de Okazaki.
- 8. El alargamiento de la hebra adelantada durante la síntesis de DNA:
 - a. Progresa alejándose de la horquilla de replicación.
 - b. Se produce en la dirección $3' \rightarrow 5'$.
 - c. Produce fragmentos de Okazaki.
 - d. Depende de la acción de la DNA polimerasa.
 - e. No requiere una cadena molde.
- 9. La pérdida espontánea de los grupos amino de la adenina da como resultado hipoxantina, una base no natural, opuesta a la timina. ¿Qué combinación de moléculas podría utilizar la célula para reparar este daño?
 - a. Nucleasa, DNA polimerasa, DNA ligasa.
 - b. Telomerasa, primasa, DNA polimerasa.
 - c. Telomerasa, helicasa, proteína de unión a cadena simple.
 - d. DNA ligasa, proteínas de la horquilla de replicación, adenilciclasa.
 - e. Nucleasa, telomerasa, primasa.
- 10. La conclusión más razonable de la observación de que los defectos en las enzimas de reparación del DNA contribuyen a algunos cánceres es que:
 - a. El cancer, por lo general, es hereditario.
 - b. Los cambios no corregidos del DNA pueden conducir al cáncer.
 - c. El cáncer no se puede producir cuando las enzimas de reparación trabajan correctamente.
 - d. Las mutaciones, por lo general, conducen al cáncer.
 - e. El cáncer es causado por factores ambientales que dañan las enzimas de reparación del DNA.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Muchas bacterias son capaces de responder al estrés ambiental aumentando la velocidad a la cual se producen las mutaciones durante la división celular. ¿Cómo se podría lograr esto y qué ventaja evolutiva tendría esta capacidad?

Problemas científicos

Demuestre su interpretación del experimento del Meselson-Stahl respondiendo las preguntas siguientes.

- a. Describa en sus propias palabras qué representa exactamente cada una de las bandas de centrifugación ilustradas en la figura 16-11.
- b. Imagine que el experimento fuera realizado como sigue: las bacterias primero crecen durante varias generaciones en un medio que contiene el isótopo más ligero del nitrógeno, ¹⁴N, luego se cambian a un medio que contiene ¹⁵N. El resto del experimento es idéntico. Vuelva a dibujar la figura 16-11 para reflejar este experimento y prediga qué posiciones esperaría para las bandas después de una generación y después de dos generaciones si cada uno de los tres modelos que se muestran en la figura 16-10 fuera verdadero.

Ciencia, tecnología y sociedad

La cooperación y la competencia son comunes en la ciencia. ¿Qué papeles desempeñaron estos dos comportamientos sociales en el descubrimiento de Watson y Crick de la doble hélice? ¿Cómo podría acelerar el progreso la competencia entre los científicos? ¿Cómo podría volverlo más lento?

Del gen a la proteína



Fig. 17-1 Un ribosoma, parte de la maquinaria para la síntesis proteica.

Conceptos clave

- 17-1 Los genes especifican las proteínas por medio de la transcripción y la traducción
- **17-2** La transcripción es la síntesis de RNA dirigida por el DNA: *en detalle*
- 17-3 Las células eucariontes modifican el RNA después de la transcripción
- **17-4** La traducción es la síntesis de un polipéptido dirigida por el RNA: *en detalle*
- 17-5 El RNA desempeña múltiples papeles en la célula: resumen
- 17-6 La comparación de la expresión génica en los procariontes y en los eucariontes revela diferencias fundamentales
- 17-7 Las mutaciones puntuales pueden afectar la estructura y la función proteica

Panorama general

El flujo de la información genética

a información contenida en el DNA, el material genético, se encuentra en forma de secuencias específicas de nucleótidos a lo largo de las cadenas del DNA. Pero ¿cómo determina esta información los rasgos del organismo? Dicho de otro modo, ¿qué dice en realidad un gen? ¿Y cómo traducen las células sus mensajes en rasgos específicos, tales como el cabello castaño o el tipo de sangre A?

Considere, una vez más, los guisantes de la investigación de Mendel. Uno de los caracteres que estudió Mendel fue la longitud del tallo (véase el cuadro 14-1). Mendel no conocía la base fisiológica de la diferencia entre las variedades alta y enana de las plantas de guisantes pero, desde entonces, los científicos descubrieron la explicación: los guisantes enanos carecen de las hormonas de crecimiento llamadas giberelinas, que estimulan

el alargamiento normal de los tallos. Una planta enana tratada con giberelinas, obtenidas de una fuente externa, crece hasta su altura normal. ¿Por qué los guisantes enanos no elaboran sus propias giberelinas? Porque les falta una proteína esencial, una enzima necesaria para la síntesis de estas hormonas. Y les falta esta proteína porque no tienen un gen que funcione de forma adecuada.

Este ejemplo ilustra el tema principal de este capítulo: el DNA heredado por un organismo conduce hacia los rasgos específicos a través del dictado de la síntesis de proteínas. En otras palabras, las proteínas constituyen los vínculos entre el genotipo y el fenotipo. El proceso por el cual el DNA dirige la síntesis proteica, la expresión génica, incluye dos etapas, denominadas transcripción y traducción. En la **figura 17-1** puede ver un modelo computarizado de un ribosoma, que es parte de la maquinaria de la traducción y la síntesis proteica. Este capítulo describe con detalle el flujo de información desde el gen hasta la proteína. Al finalizar entenderá cómo las mutaciones genéticas, como la que causa el rasgo del tallo enano en las plantas de guisantes, afectan a los organismos a través de sus proteínas.

Concepto 17-1

Los genes especifican las proteínas por medio de la transcripción y la traducción

Antes de entrar en detalles acerca de cómo los genes dirigen la síntesis proteica, volvamos atrás y examinemos cómo se descubrió la relación fundamental entre los genes y las proteínas.

Evidencias a partir del estudio de defectos metabólicos

En 1909, el médico británico Archibald Garrod fue el primero que sugirió que los genes determinan los fenotipos a través de las enzimas que catalizan reacciones específicas en la célula. Garrod propuso que los síntomas de una enfermedad hereditaria reflejan la incapacidad de una persona para elaborar una determinada enzima. Este autor se refirió a estas enfermedades como "errores congénitos del metabolismo". Presentó como ejemplo el trastorno hereditario denominado alcaptonuria, en la cual la orina es negra porque contiene la sustancia química alcaptona, que se oscurece cuando se expone al aire. Garrod razonó que la mayoría de las personas tienen una enzima que degrada la alcaptona, mientras que los que padecen alcaptonuria tienen una incapacidad hereditaria para fabricar la enzima que metaboliza la alcaptona.

La idea de Garrod fue revolucionaria en su época, pero la investigación llevada a cabo varias décadas más tarde confirmó su hipótesis de que un gen determina la producción de una enzima específica. Los bioquímicos acumularon evidencias de que las células sintetizan y degradan la mayoría de las moléculas orgánicas a través de vías metabólicas, en las que cada reacción química de una secuencia es catalizada por una enzima específica. Estas vías metabólicas conducen, por ejemplo, a la síntesis de los pigmentos que confieren el color de los ojos a las moscas de la fruta (Drosophila) (véase la figura 15-3). En 1930, George Beadle y Boris Ephrussi especularon que, en Drosophila, cada una de las diversas mutaciones que afectan al color de los ojos interrumpe la síntesis del pigmento en un paso específico, al impedir la producción de la enzima que cataliza ese paso. Sin embargo, en ese momento no se conocían las reacciones químicas ni las enzimas que las catalizan.

Mutantes nutricionales en Neurospora: investigación científica

Unos pocos años más tarde, cuando Beadle y Edward Tatum comenzaron a trabajar con el moho del pan, Neurospora crassa, se produjo un avance en la demostración de la relación entre genes y enzimas. Estos autores bombardearon a Neurospora con rayos X y luego buscaron mutantes entre los supervivientes que difirieran en sus necesidades nutricionales respecto del moho de tipo salvaje. Neurospora de tipo salvaje tiene requerimientos alimentarios muy escasos. En el laboratorio puede sobrevivir sobre agar (un medio de cultivo húmedo) mezclado solo con sales inorgánicas, glucosa y la vitamina biotina. A partir de este medio mínimo, el moho utiliza sus vías metabólicas para producir todas las demás moléculas que necesita. Beadle y Tatum identificaron a los mutantes que no podían sobrevivir en el medio mínimo a causa de una aparente incapacidad para sintetizar ciertas moléculas esenciales a partir de ingredientes mínimos. Sin embargo, la mayoría de los mutantes nutricionales puede sobrevivir en un medio de crecimiento completo, es decir, un medio mínimo suplementado con los 20 aminoácidos y algunos otros nutrientes.

Para caracterizar el defecto metabólico de cada mutante nutricional, Beadle y Tatum tomaron muestras del mutante que crecía sobre un medio completo y las distribuyeron en varios frascos. Cada frasco contenía el medio mínimo más un solo nutriente adicional. El suplemento particular que permitía el crecimiento indicaba el defecto metabólico. Por ejemplo, si el único frasco suplementado que permite el desarrollo del mutante era el que estaba reforzado con el aminoácido arginina, los investigadores podían concluir que el mutante era deficiente en la vía metabólica que las células de tipo salvaje utilizan para sintetizar arginina.

Beadle y Tatum avanzaron para determinar el defecto de cada mutante de manera más específica. Su trabajo con los mutantes que requerían arginina fue especialmente instructivo. Empleando cruzamientos genéticos, determinaron que sus mutantes eran de tres clases, cada una con una mutación en un gen diferente. Los investigadores demostraron luego que podían distinguir entre estas clases de mutantes nutricionales por medio de nuevas pruebas en relación con sus requerimientos para el desarrollo (fig. 17-2). Supusieron que en la vía sintética que conduce a la arginina, un nutriente precursor se convertía en ornitina, que se transformaba en citrulina y que, a su vez, se convertía en arginina. Cuando probaron si sus mutantes de arginina crecían en medios con ornitina o citrulina, encontraron que una clase podía desarrollarse con cualquier compuesto (o con arginina), la segunda clase solo con citrulina (o con arginina), y la tercera con ninguno: definitivamente, requerían arginina. Los investigadores razonaron que las tres clases de mutantes deben tener interrumpida la vía que sintetiza arginina en pasos diferentes y que cada clase debe carecer de la enzima que cataliza el paso bloqueado.

Debido a que cada mutante era deficiente en un único gen, los resultados de Beadle y Tatum dieron un refuerzo considerable a la hipótesis de un gen-una enzima, como la llamaron, la cual establece que la función de un gen es dar la orden de producir una enzima específica. Los investigadores demostraron, también, cómo una combinación de genética y bioquímica podía ser útil para descubrir los pasos de una vía metabólica. La hipótesis de un gen-una enzima obtuvo mayor apoyo con los experimentos que identificaron las enzimas específicas que faltaban en los mutantes.

Los productos de la expresión génica: una historia en desarrollo

A medida que los investigadores conocieron con más detalle a las proteínas, hicieron revisiones de menor importancia de la hipótesis de un gen-una enzima. En primer lugar, no todas las proteínas son enzimas. La queratina, la proteína estructural del pelo animal, y la hormona insulina, son dos ejemplos de proteínas no enzimáticas. Como las proteínas que no son enzimas son, de todos modos, productos génicos, los biólogos moleculares comenzaron a pensar en términos de un gen-una proteína. Sin embargo, muchas proteínas se forman a partir de dos o más cadenas polipeptídicas diferentes y cada polipéptido está especificado por su propio gen. Por ejemplo, la hemoglobina, la proteína transportadora de oxígeno en los eritrocitos de los vertebrados, está conformada por dos clases de polipéptidos y, por lo tanto, dos genes codifican esta proteína (véase la figura 5-20). Por este motivo, la idea de Beadle y Tatum debía ser reformulada como la hipótesis de un gen-un polipéptido. De cualquier modo, esta afirmación no es del todo exacta. Como aprenderá más tarde en este capítulo, algunos genes codifican moléculas de RNA que tienen funciones importantes en las células aun cuando nunca se traducen en proteínas. Pero, por ahora nos concentraremos sobre los genes que codifican polipéptidos nótese que es común referirse a proteínas, en vez de a polipéptidos, como los productos de los genes, hábito que encontrará en este libro).

Principios básicos de la transcripción y la traducción

Los genes aportan las instrucciones para elaborar proteínas específicas. Pero un gen no construye una proteína directa-

Figura 17-2

especifican diferentes enzimas en la biosíntesis de arginina?

EXPERIMENTO

Trabajando con el moho Neurospora crassa,
George Beadle y Edward Tatum aislaron mutantes que requerían
arginina en su medio de cultivo y demostraron genéticamente que
estos mutantes se dividían en tres clases, cada una de ellas con deficiencia de un gen diferente. A partir de otros datos, supusieron que
la vía metabólica de la biosíntesis de arginina incluía los precursores
ornitina y citrulina. Su experimento más importante, presentado
aquí, demostraba tanto su hipótesis de un gen-una enzima como su
postulado acerca de la vía de la arginina. En este experimento cultivaron sus tres clases de mutantes en cuatro condiciones diferentes
que se muestran abajo en la sección de resultados.

La cepa de tipo salvaje requería solo el medio mínimo de crecimiento. Las tres clases de mutantes tenían necesidades de cultivo diferentes.

Tipo salvaje	Mutantes de clase I	Mutantes de clase II	Mutantes de clase III
U	U		U
U		0	0
	U		U

A partir de los patrones de crecimiento de los mutantes, Beadle y Tatum dedujeron que cada mutante era incapaz de cumplir con un paso de la vía para la síntesis de arginina, posiblemente, debido a que carecía de la enzima necesaria. Como cada uno de los mutantes tenía solo un gen mutado, concluyeron que cada gen mutado debía dirigir la producción de una enzima. Sus resultados apoyaron la hipótesis de un gen-una enzima y también confirmaron la vía de la arginina (nótese que un mutante solo puede crecer si obtiene un compuesto sintetizado después del paso defectuoso).

	Tipo salvaje	Mutantes de clase I (mutación en el gen A)	Mutantes de clase II (mutación en el gen B)	Mutantes de clase III (mutación en el gen C)
	Precursor	Precursor	Precursor	Precursor
Gen A →	Enzima A	AX	A	A
	Ornitina	Ornitina	Ornitina	Ornitina
Gen B →	Enzima B	В	В	В
	Citrulina	Citrulina	Citrulina	Citrulina
Gen C →	Enzima C			cX
	Arginina	Arginina	Arginina	Arginina

mente. El puente entre el DNA y la síntesis proteica es el ácido nucleico RNA. Como usted aprendió en el capítulo 5, el RNA es similar al DNA desde el punto de vista químico, excepto en que contiene ribosa en lugar de desoxirribosa como azúcar y en que tiene la base nitrogenada uracilo en lugar de timina (véase la figura 5-26). De esta manera, a lo largo de la cadena de DNA, cada nucleótido tiene como bases A, G, C o T y, a lo largo de la cadena de RNA, cada nucleótido tiene como bases A, G, C o U. Por lo general, una molécula de RNA se compone de una cadena simple.

Se suele describir el flujo de la información desde el gen hasta la proteína en términos lingüísticos porque tanto los ácidos nucleicos como las proteínas son polímeros con secuencias específicas de monómeros que transportan información, del mismo modo que las secuencias específicas de letras comunican información en un lenguaje como el castellano. En el DNA o el RNA, los monómeros son los cuatro tipos de nucleótidos, que difieren en sus bases nitrogenadas. Los genes suelen tener cientos o miles de nucleótidos de largo y cada gen tiene una secuencia de bases específica. Cada polipéptido de una proteína también tiene monómeros dispuestos en un orden lineal determinado (la estructura primaria de la proteína), pero sus monómeros son los 20 aminoácidos. Así, los ácidos nucleicos y las proteínas contienen información escrita en dos lenguajes químicos diferentes. Llegar hasta la proteína desde el DNA requiere dos etapas fundamentales, la transcripción y la traducción.

La transcripción es la síntesis del RNA bajo la dirección del DNA. Ambos ácidos nucleicos utilizan el mismo lenguaje y la información simplemente se transcribe o se copia de una molécula a otra. Del mismo modo que el DNA proporciona el molde o plantilla para la síntesis de una nueva cadena complementaria durante la replicación del DNA, también proporciona el molde para ensamblar una secuencia de nucleótidos de RNA. La molécula de RNA resultante es una transcripción fiel de las instrucciones del gen para elaborar una proteína. Al tratar los genes que codifican proteínas, este tipo de molécula de RNA se denomina RNA mensajero (mRNA), porque lleva el mensaje genético desde el DNA hasta la maquinaria sintetizadora de proteínas de la célula (la transcripción es el término general para la síntesis de cualquier tipo de RNA sobre un molde de DNA. Más adelante, en este capítulo, usted conocerá otros tipos de RNA producidos por transcripción).

La traducción es la verdadera síntesis de un polipéptido, que se produce bajo la dirección del mRNA. Durante esta etapa hay un cambio en el lenguaje: la célula debe traducir la secuencia de bases de una molécula de mRNA en la secuencia de aminoácidos de un polipéptido. Los sitios de traducción son los ribosomas, partículas complejas que facilitan la unión ordenada de los aminoácidos en cadenas polipeptídicas.

Usted se preguntará por qué las proteínas simplemente no se pueden traducir de forma directa a partir del DNA. Existen razones evolutivas para utilizar el RNA como intermediario. Primero, proporciona protección para el DNA y su información genética. Como analogía, cuando un arquitecto diseña una casa, no son las especificaciones originales (análogas del DNA) las que emplean los trabajadores de la construcción en el lugar. En cambio, utilizan *copias* de los originales (análogas al mRNA), manteniendo a éstos intactos y sin daños. Segundo, la utilización de un intermediario de RNA permite que se hagan más copias de una proteína de forma simultánea, ya que se pueden hacer muchos transcritos de RNA a partir de un gen. También, cada transcrito de RNA se puede traducir repetidamente.

Si bien los mecanismos básicos de la transcripción y la traducción son similares para los procariontes y los eucariontes, existe una diferencia importante en el flujo de la información genética en las células. Debido a que las bacterias carecen de núcleo, su DNA no está separado de los ribosomas y del resto del equipo sintetizador de proteínas (fig. 17-3a). Como se verá más adelante, esto permite que comience la traducción de un mRNA mientras su transcripción está todavía en marcha (véase la figura 17-22). En una célula eucarionte, por contraste, la envoltura nuclear separa la transcripción de la traducción en espacio y tiempo (fig. 17-3b). La transcripción se produce en el núcleo y el mRNA se transporta al citoplasma, donde se realiza la traducción. Pero antes de que abandonen el núcleo, los transcritos de RNA de los eucariontes son modificados de diversas formas para producir el mRNA funcional y definitivo. La transcripción de un gen eucarionte codificador de proteínas da como resultado un pre-mRNA hasta que el procesamiento del RNA produce el mRNA final. El transcrito inicial de RNA de cualquier gen, incluidos los que codifican el RNA que no se traduce en proteína, se denomina de modo más general transcrito primario.

Resumamos: los genes programan la síntesis proteica por medio de mensajes genéticos en forma de RNA mensajero. Dicho de otro modo, las células están regidas por una cadena de mandos molecular: DNA \rightarrow RNA \rightarrow proteína. En la sección siguiente explicaremos cómo las instrucciones para ensamblar aminoácidos en un orden específico están codificadas dentro de los ácidos nucleicos.

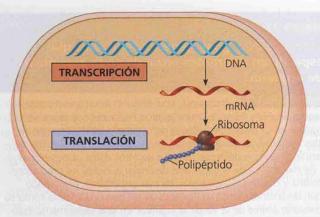
El código genético

Cuando los biólogos empezaron a sospechar que las instrucciones para la síntesis de proteínas estaban codificadas en el DNA, identificaron un problema: solo hay cuatro bases de nucleótidos para determinar 20 aminoácidos. De este modo, el código genético no puede ser un lenguaje como el chino, donde cada símbolo escrito corresponde a una única palabra. ¿Cuántas bases, entonces, corresponden a un aminoácido?

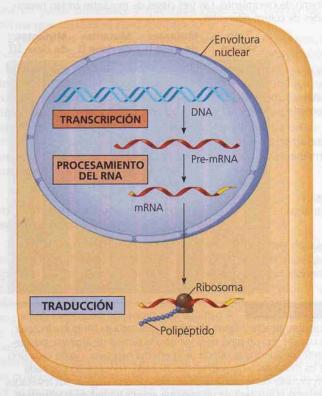
Codones: tripletes de bases

Si cada base de un nucleótido se tradujera en un aminoácido, solo se podrían especificar 4 de los 20 aminoácidos. ¿Sería suficiente un lenguaje de palabras con un código de dos letras? La secuencia de bases AG, por ejemplo, podría ser específica de un aminoácido y GT, otro. Puesto que hay cuatro bases, esto nos daría 16 (es decir, 4²) disposiciones posibles, todavía no suficientes para codificar para los 20 aminoácidos.

Los tripletes de bases de nucleótidos son las unidades más pequeñas de longitud uniforme que pueden codificar todos los aminoácidos. Si cada disposición de tres bases consecutivas da lugar a un aminoácido, puede haber 64 (es decir, 4³) palabras posibles, más que suficientes para especificar todos los aminoácidos. Existen experimentos que verificaron que el flujo de la información desde el gen hasta la proteína está basado en un **código de tripletes**: las instrucciones genéticas de una cadena polipeptídica están escritas en el DNA como una serie de palabras de tres nucleótidos no superpuestas. Por ejemplo, el triplete de bases AGT en una posición concreta a lo largo de una cadena de DNA indica la colocación del aminoácido serina en la posición correspondiente del polipéptido que se está elaborando.



(a) Célula procarionte. En una célula que carece de núcleo, el mRNA producido por transcripción se traduce de inmediato sin ningún procesamiento adicional.



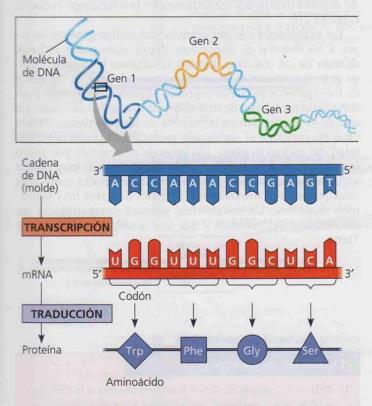
(b) Célula eucarionte. El núcleo porporciona un compartimento separado para la transcripción. El transcrito de RNA original, llamado pre-mRNA, se procesa de manera diferente antes de abandonar el núcleo como mRNA.

▲ Fig. 17-3. Panorama general: función de la transcripción y la traducción en el flujo de la información genética. En una célula, la información hereditaria fluye desde el DNA al RNA y de aquí a la proteína. Las dos etapas principales del flujo de información son la transcripción y la traducción. Más adelante en el capítulo, una versión en miniatura de la parte (a) o la (b) acompaña a varias figuras como diagrama de orientación para que se vea dónde se ubica una figura en particular en el esquema general.

Durante la transcripción, el gen determina la secuencia de bases a lo largo de la molécula de mRNA (fig. 17-4). De cada gen, solo se transcribe una de las dos cadenas de DNA. Esta cadena se llama la cadena molde porque proporciona el molde

para ordenar la secuencia de nucleótidos en un transcrito de RNA. Una cadena determinada de DNA puede ser la cadena molde de algunos genes a lo largo de la molécula de DNA, mientras que para otros genes en otras regiones la cadena molde puede ser la cadena complementaria. Nótese, sin embargo, que cada vez que se transcribe un gen determinado, se utiliza la misma cadena como molde.

Una molécula de mRNA es complementaria, pero no idéntica, a su plantilla de DNA porque las bases del RNA se ensamblan sobre el molde de acuerdo con las reglas del apareamiento de bases. Los pares son similares a aquellos que se forman durante la replicación del DNA, excepto en que el U, el sustituto para la T en el RNA, se aparea con A y que los nucleótidos del mRNA contienen ribosa en lugar de desoxirribosa. Del mismo modo que una cadena nueva de DNA, la molécula de RNA se sintetiza en dirección antiparalela a la cadena molde de DNA (para revisar qué se entiende por "antiparalela" y los extremos 5' y 3' de una cadena de ácido nucleico, véase la figura 16-7). Por ejemplo, el triplete de bases ACC a lo largo del DNA (escrito como 3'-ACC-5') sirve como molde para el 5'-UGG-3' en la molécula de mRNA. Los tripletes de bases en el mRNA se llaman **codones** y se suelen escribir en la dirección $5' \rightarrow 3'$. En nuestro ejemplo, UGG es el codón para el aminoácido triptófano (abreviado Trp). El término codón se utiliza también en ocasiones para los tripletes de bases del DNA a lo largo de la cadena que no se usa como molde. Estos codones



A Fig. 17-4. El código de tripletes. Para cada gen, una cadena de DNA actúa como molde para la transcripción. Las reglas de apareamiento de bases para la síntesis de DNA guían también la transcripción, pero en el RNA, el uracilo (U) sustituye a la timina (T). Durante la traducción se lee el mRNA por medio de secuencias de tripletes de bases, llamadas codones. Cada codón es específico de un aminoácido que será añadido a la cadena polipeptídica en crecimiento. El mRNA se lee en la dirección 5' → 3'.

son complementarios de la cadena molde y, por lo tanto, son idénticos en su secuencia al mRNA excepto que tienen T en lugar de U (por esta razón, a veces se denomina "cadena codificante" a la cadena de DNA que no es molde).

Durante la traducción, la secuencia de codones a lo largo de la molécula de mRNA se decodifica, o se traduce, en una secuencia de aminoácidos que compone una cadena polipeptídica. Los codones se leen por una maquinaria de traducción en la dirección 5' → 3' a lo largo del mRNA. Cada codón especifica cuál de los 20 aminoácidos será incorporado en la posición correspondiente del polipéptido. Como los codones son tripletes de bases, el número de nucleótidos que conforma un mensaje genético debe ser tres veces el número de aminoácidos que integra el producto proteico. Por ejemplo, se requieren 300 nucleótidos de una cadena de mRNA para codificar para un polipéptido que tiene 100 aminoácidos de largo.

Descifrando el código

Los biólogos moleculares descifraron el código de la vida a comienzos de la década de 1960, cuando una serie de experimentos minuciosos reveló las traducciones en aminoácidos de cada uno de los codones del RNA. El primer codón fue descifrado en 1961 por Marshall Nirenberg, del Instituto Nacional de la Salud, y sus colegas. Nirenberg sintetizó un mRNA artificial por medio de la unión de nucleótidos idénticos de ARN que contenían uracilo como base. No importaba dónde comenzaba o terminaba el mensaje, solo podía tener un codón repetido: UUU. Nirenberg añadió este "poli-UUU" a una mezcla en un tubo de ensayo que contenía aminoácidos, ribosomas y otros componentes requeridos para la síntesis proteica. Este sistema artificial tradujo el poli-U en un polipéptido que contenía un único aminoácido, la fenilalanina (Phe), unidos entre sí como una cadena larga de polifenilalanina. Así, Nirenberg determinó que el codón UUU del mRNA especifica el aminoácido fenilalanina. Pronto fueron determinados también los aminoácidos especificados por los codones AAA, GGG y CCC.

Si bien se requerían técnicas más elaboradas para decodificar los tripletes mixtos como AUA y CGA, a mediados de la década de 1960 fueron descifrados los 64 codones. Como muestra la figura 17-5 de la página siguiente, 61 de los 64 tripletes codifican para aminoácidos. Los tres codones que no designan aminoácidos son señales de "detención" o codones de terminación que indican el final de la traducción. Nótese que el codón AUG tiene una función doble: codifica para el aminoácido metionina (Met) y también actúa como señal de "comienzo" o codón de iniciación. Los mensajes genéticos comienzan con el codón AUG del mRNA que indica a la maquinaria sintetizadora de proteínas el inicio de la traducción del mRNA en esa localización. (Como el AUG también significa metionina, las cadenas de polipéptidos empiezan con metionina cuando son sintetizadas. Sin embargo, este aminoácido de inicio puede ser eliminado después de la cadena por una enzima.)

Adviértase en la **figura 17-5** que existe *redundancia* en el código genético, pero no ambigüedad. Por ejemplo, si bien los codones GAA y GAG especifican el ácido glutámico (redundancia), ninguno de ellos especifica algún otro aminoácido (sin ambigüedad). La redundancia en el código no es del todo al azar. En muchos casos, los codones que son sinónimos para un aminoácido en particular difieren solo en la tercera base del triplete. Más adelante en el capítulo consideraremos las posibles ventajas de esta redundancia.

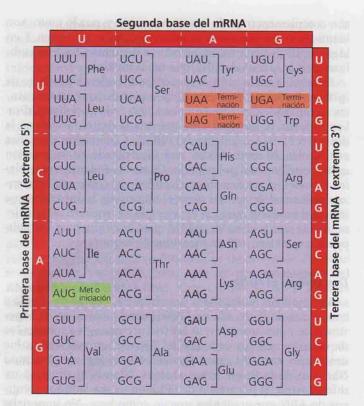


Fig. 17-5. Diccionario del código genético. Las tres bases de un codón de mRNA se designan aquí como primera, segunda y tercera base y se leen en la dirección 5′ → 3′ a lo largo del mRNA (practique utilizando este diccionario buscando los codones de la figura 17-4). El codón AUG no solo representa el aminoácido metionina (Met) sino que actúa también como una señal de "iniciación" para que los ribosomas comiencen a traducir el mRNA en ese punto. Tres de los 64 codones funcionan como señales de "terminación" porque marcan el final de unmensaje genético.

Nuestra capacidad para extraer el mensaje de un lenguaje escrito depende de la lectura de los símbolos en los agrupamientos correctos, esto es, en el marco de lectura correcto. Considere esta oración: "Ana usa más sal que Eva". Agrupe las letras de forma incorrecta comenzando en un punto erróneo y el resultado probablemente sea un galimatías: por ejemplo, "aan aus amá ssa lqu eev". El marco de lectura también es importante en el lenguaje molecular de las células. El segmento corto de polipéptido que se muestra en la figura 17-4, por ejemplo, solo se puede sintetizar correctamente si los nucleótidos del mRNA se leen de izquierda a derecha (5' \rightarrow 3') en los grupos de tres que se presentan en la figura: UGG UUU GGC UCA. Si bien un mensaje genético está escrito sin espacios entre los codones, la maquinaria sintetizadora de proteínas lee el mensaje como una serie de palabras de tres letras no superpuestas. No se lee el mensaje como una serie de palabras superpuestas, UGGUUU, y así sucesivamente, que transmitiría un mensaje muy diferente.

Evolución del código genético

El código genético es casi universal, ya que se comparte por los organismos que van desde las bacterias más simples hasta los animales más complejos. El codón CCG del RNA, por ▶ Fig. 17-6. Una planta de tabaco expresando un gen de la luciérnaga. Como las formas diversas de la vida comparten un código genético común, es posible programar una especie para que produzca proteínas características de otra especie trasplantándole el DNA. En este experimento, los investigadores pudieron incorporar el gen de una luciérnaga en el DNA de una planta de tabaco. El gen de la luciérnaga codifica una enzima que cataliza una reacción química que libera energía luminosa.



ejemplo, se traduce como el aminoácido prolina en todos los organismos cuyo código genético ha sido examinado. En los experimentos de laboratorio se pueden transcribir y traducir los genes después de ser trasplantados de una especie a otra (fig. 17-6). Es posible programar a las bacterias para sintetizar ciertas proteínas humanas de uso médico mediante la inserción de genes humanos. Estas aplicaciones han producido muchos desarrollos estimulantes en biotecnología (véase el capítulo 20).

Las excepciones a la universalidad del código genético incluyen a los sistemas de traducción, donde unos pocos codones difieren de los comunes. Existen variaciones leves en el código genético en ciertos eucariontes unicelulares y en los genes de los orgánulos de ciertas especies. Algunos procariontes pueden traducir codones de detención en uno o dos aminoácidos que no se encuentran en la mayoría de los organismos. Pese a estas excepciones, el significado evolutivo de la casi universalidad del código es claro. Un lenguaje compartido por todos los seres vivos debe haber existido desde una fase muy precoz en la historia de la vida, suficientemente temprano como para estar presente en los ancestros comunes de todos los organismos modernos. Un vocabulario genético compartido es un recordatorio del parentesco que une a toda la vida sobre la Tierra.

Evaluación de conceptos

- Dibuje la cadena de DNA complementaria a la cadena molde que se muestra en la figura 17-4. Compare y contraste su secuencia de bases con la molécula de mRNA
- 2. ¿Qué producto proteico esperaría de un mRNA poli-G que tiene 30 nucleótidos de largo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

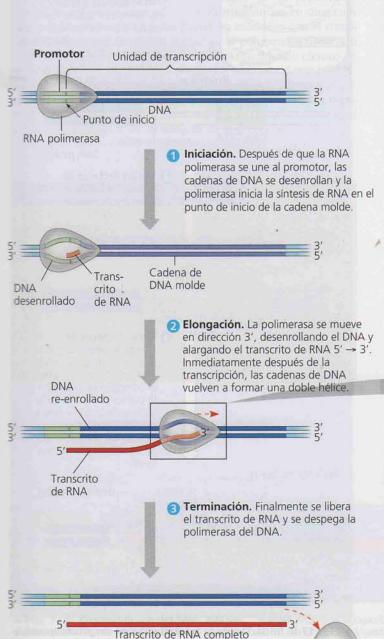
Concepto 17-2

La transcripción es la síntesis de RNA dirigida por el DNA: en detalle

Ahora que hemos considerado la lógica lingüística y el significado evolutivo del código genético, estamos en condiciones de reexaminar la transcripción, la primera etapa de la expresión genética, con más detalle.

Componentes moleculares de la transcripción

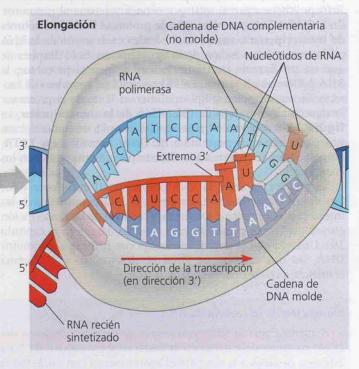
El RNA mensajero, el portador de la información desde el DNA hasta la maquinaria sintetizadora de proteínas de la célu-



la, se transcribe a partir de la cadena molde de un gen. Una enzima denominada RNA polimerasa separa las dos cadenas del DNA y engancha los nucleótidos de RNA entre sí a medida que aparean sus bases a lo largo del molde de DNA (fig. 17-7). Del mismo modo que las DNA polimerasas que actúan en la replicación del DNA, las RNA polimerasas solo pueden ensamblar un polinucleótido en la dirección $5' \rightarrow 3'$. A diferencia de las DNA polimerasas, sin embargo, las RNA polimerasas son capaces de comenzar una cadena desde el principio; no necesitan un cebador.

Las secuencias específicas de los nucleótidos a lo largo del DNA indican dónde comienza y termina la transcripción de un gen. Se denomina **promotor** a la secuencia del DNA donde se fija la RNA polimerasa e inicia la transcripción; en los procariontes, la secuencia que señala el final de la transcripción se denomina **terminador** (el mecanismo de terminación es diferente en los eucariontes, el cual describiremos luego). Los biólogos moleculares se refieren a la dirección de la transcripción como dirección 3' (*downstream*) y a la dirección opuesta como dirección 5' (*upstream*). Estos términos también se utilizan para describir las posiciones de las secuencias nucleotídicas dentro del DNA o el RNA. Así, se dice que la secuencia promotora en el DNA está en el extremo en dirección 5' desde el terminador. Se llama **unidad de transcripción** al segmento de DNA que se transcribe en una molécula de RNA.

Las bacterias tienen un solo tipo de RNA polimerasa que sintetiza no solo el mRNA sino también otros tipos de RNA



◄ Fig. 17-7. Etapas de la transcripción: iniciación, elongación y terminación. Esta representación general de la transcripción se aplica tanto a los procariontes como a los eucariontes, pero los detalles de la terminación varían para unos y otros, como se describe en el texto. También, en un procarionte, el transcrito de RNA se utiliza de inmediato como mRNA, mientras que en un eucarionte, para convertirse en mRNA primero debe sufrir un procesamiento.

que actúan en la síntesis proteica. En contraste, los eucariontes tienen tres tipos de RNA polimerasa en su núcleo, numeradas I, II y III. El que se emplea para la síntesis de mRNA es la RNA polimerasa II. Los otros dos tipos transcriben moléculas de RNA que no se traducen en proteínas. En la explicación que sigue acerca de la transcripción, comenzamos con características de la síntesis de mRNA que son comunes a procariontes y eucariontes y luego describiremos algunas diferencias principales.

Síntesis de un transcrito de RNA

Las tres etapas de la transcripción, como se muestra en la figura 17-7 y que se describen a continuación, son la iniciación, la elongación y la terminación de la cadena de RNA. Estudie la figura 17-7 para familiarizarse con las etapas y los términos empleados para describirlas.

Unión de la RNA polimerasa e iniciación de la transcripción

El promotor de un gen incluye el punto de comienzo de la transcripción (el nucleótido donde en realidad comienza la síntesis de RNA) y se extiende habitualmente varias docenas de nucleótidos en dirección 5' desde el punto de comienzo. Además de servir como sitio de unión para la RNA polimerasa y determinar cuándo empieza la transcripción, el promotor indica cuál de las dos cadenas de la hélice de DNA se usa como molde.

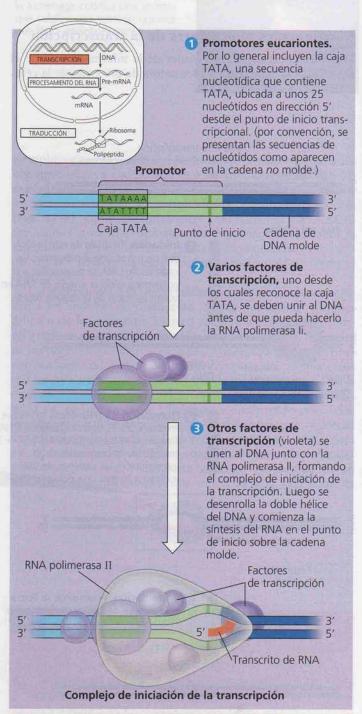
Ciertas secciones de un promotor son de especial importancia para la unión de la RNA polimerasa. En los procariontes, la RNA polimerasa por sí misma reconoce y se une al promotor. En los eucariontes, un conjunto de proteínas llamadas factores de transcripción actúa como mediador en la unión de la RNA polimerasa y la iniciación de la transcripción. Solo después de que ciertos factores de transcripción se fijan al promotor, la RNA polimerasa II se une a él. El ensamblaje completo de factores de transcripción y RNA polimerasa II unida al promotor se denomina complejo de iniciación de la transcripción. La figura 17-8 muestra el papel de los factores de transcripción y de una secuencia promotora de DNA, llamada caja TATA, que es crucial en la formación del complejo de iniciación en los eucariontes.

La interacción entre la RNA polimerasa II eucarionte y los factores de transcripción es un ejemplo de la importancia de las interacciones proteína-proteína en el control de la transcripción eucarionte (como comentaremos con más detalle en el capítulo 19). Una vez que la polimerasa se fija con firmeza al promotor DNA, las dos cadenas de DNA se desenrollan y la enzima comienza a transcribir la cadena molde.

Elongación de la cadena de RNA

A medida que la RNA polimerasa se mueve a lo largo del DNA, continúa desenrollando la doble hélice y expone de 10 a 20 bases de DNA a la vez para el apareamiento con nucleótidos de RNA (véase la figura 17-7). La enzima añade nucleótidos al extremo 3' de la molécula de RNA en crecimiento a medida que continúa a lo largo de la doble hélice. Como resultado de esta onda progresiva de síntesis de RNA, la nueva molécula de RNA se despega de su molde de DNA y la doble hélice se vuelve a formar. En los eucariontes, la transcripción avanza a una velocidad de 60 nucleótidos por segundo.

Varias moléculas de RNA polimerasa seguidas unas a otras como camiones en un convoy, pueden transcribir un único gen de forma simultánea. Una cadena de RNA en crecimiento cuelga de la polimerasa y la longitud de cada cadena nueva refleja la distancia que viajó la enzima a lo largo del molde, desde el punto de comienzo (véase la figura 17-22). La congregación de muchas moléculas de polimerasa que transcriben de forma simultánea un solo gen, aumenta la cantidad del mRNA transcri-



▲ Fig. 17-8. Iniciación de la transcripción en un promotor eucarionte. En las células eucariontes, las proteínas llamadas factores de transcripción median la iniciación de la transcripción por la RNA polimerasa II

to, lo que ayuda a la célula a elaborar la proteína codificada en grandes cantidades.

Terminación de la transcripción

El mecanismo de terminación difiere entre los procariontes y los eucariontes. En los primeros, la transcripción avanza hasta una secuencia de terminación en el DNA. El terminador transcrito (como secuencia de RNA) actúa como señal de terminación, haciendo que la polimerasa se despege del DNA y libere el transcripto, que se halla disponible para su uso inmediato como mRNA. En los eucariontes, sin embargo, el pre-mRNA de la cadena de RNA en crecimiento se escinde mientras la RNA polimerasa II continúa transcribiendo el DNA. Específicamente, la polimerasa transcribe una secuencia sobre el DNA llamada secuencia de señalización de poliadenilación, que codifica para una señal de poliadenilación (AAUAAA) en el pre-mRNA. Luego, en un punto, cerca de 10 a 35 nucleótidos en dirección 3' desde la señal AAUAAA, las proteínas asociadas con el transcrito RNA en crecimiento lo cortan de la polimerasa, liberando el pre-mRNA. La polimerasa continúa transcribiendo cientos de nucleótidos más allá del sitio donde fue liberado el pre-mRNA. La transcripción se termina cuando se desprende definitivamente del DNA (por un mecanismo que no se comprende por completo). Una vez elaborado, el pre-mRNA se modifica durante el procesamiento del RNA, el tema de la siguiente sección.

Evaluación de conceptos

- Compare y contraste el funcionamiento de la DNA polimerasa y la RNA polimerasa.
- 2. El promotor se encuentra: ¿en el extremo en dirección 3' o en dirección 5' de una unidad de transcripción?
- 3. En un procarionte: ¿cómo "sabe" la polimerasa dónde empezar a transcribir un gen? ¿Y en un eucarionte?
- 4. ¿Cuál es la diferencia entre el transcrito primario producido por una célula procarionte y el de una célula eucarionte?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

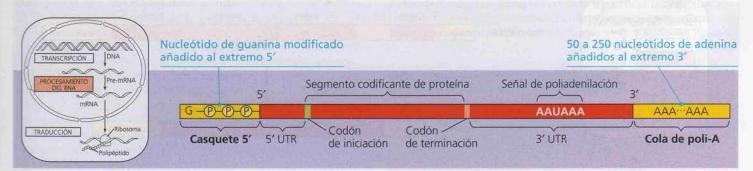
Concepto 17-3

Las células eucariontes modifican el RNA después de la transcripción

Las enzimas en el núcleo eucarionte modifican el premRNA de maneras específicas antes de enviar los mensajes genéticos al citoplasma. Durante este procesamiento del RNA, por lo general se alteran ambos extremos del transcrito primario. También, en la mayoría de los casos, se eliminan ciertas secciones interiores de la molécula y se empalman las partes remanentes. Estas modificaciones ayudan a formar una molécula de mRNA en condiciones de ser traducida.

Alteración de los extremos del mRNA

Cada extremo de una molécula de pre-mRNA se modifica de una manera determinada (fig. 17-9). En el extremo 5', el primero en transcribirse, se agrega un casquete con una forma modificada del nucleótido guanina (G) después de la transcripción de los primeros 20 a 40 nucleótidos, formando el casquete 5'. El extremo 3' del pre-mRNA también se modifica antes de que el mRNA salga del núcleo. Recuerde que el premRNA se libera inmediatamente después de que se transcribe la señal de poliadenilación, AAUAAA. En el extremo 3', una enzima añade 50 a 250 nucleótidos de adenina (A), formando una cola de poliadenilato (cola de poli-A). El casquete 5' y la cola de poli-A comparten varias funciones importantes. Primero, parecen facilitar la exportación del mRNA maduro desde el núcleo. Segundo, ayudan a proteger al mRNA de la degradación por las enzimas hidrolíticas. Y tercero, una vez que el mRNA alcanza el citoplasma, ambas estructuras ayudan a que los ribosomas se fijen al extremo 5' del mRNA. La figura 17-9 muestra un diagrama de una molécula de mRNA eucarionte con casquete y cola. La figura muestra también las regiones no traducidas (UTR, del inglés "untranslated region") en los extremos 5' y 3' del mRNA (denominados 5' UTR y 3' UTR). Las UTR son partes del mRNA que no serán traducidas en proteína, pero tienen otras funciones, como la unión con el



▲ Fig. 17-9. Procesamiento del RNA: adición del casquete 5' y de la cola poli-A. Las enzimas modifican los dos extremos de una molécula de pre-mRNA eucarionte. Los extremos modificados

pueden promover la exportación del mRNA desde el núcleo y ayudan a protegerlo de la degradación. Cuando alcanza el citoplasma, los extremos modificados, junto con ciertas proteínas citoplasmáticas, facilitan la fijación del ribosoma. El casquete 5' y la cola de poli-A no se traducen como proteína, ni constituyen las llamadas regiones 5' o 3' no traducidas (5' UTR, 3' UTR, del inglés).

Genes fraccionados, y corte y empalme del RNA

La etapa más destacable del procesamiento del RNA en el núcleo eucarionte es la eliminación de una gran parte de la molécula de RNA que fue sintetizada inicialmente, un trabajo de cortar y pegar llamado corte y empalme del RNA (fig. 17-10). La longitud media de una unidad de transcripción a lo largo de una molécula de DNA eucarionte es de alrededor de 8 000 nucleótidos, de modo que el transcrito primario de RNA también tiene esa longitud. Pero se requieren solo alrededor de 1 200 nucleótidos para codificar una proteína de tamaño medio de 400 aminoácidos (recuerde, cada aminoácido está codificado por un triplete de nucleótidos). Esto significa que la mayoría de los genes eucariontes y sus transcritos de RNA tienen largos segmentos no codificantes, regiones que no serán traducidas. Aun más sorprendente es que la mayoría de estas secuencias no codificantes se encuentran intercaladas entre segmentos codificantes del gen y, por lo tanto, entre segmentos codificantes del pre-mRNA. En otras palabras, la secuencia de nucleótidos de DNA que codifica para un polipéptido eucarionte, por lo general, no es continua; está fraccionada en segmentos. Los segmentos no codificantes del ácido nucleico que se halla entre las regiones codificantes se llaman secuencias interpuestas o intrones. Las otras regiones se denominan exones, porque finalmente se expresan, en general, siendo traducidas en secuencias de aminoácidos. (Las excepciones incluyen las UTR de los exones en los extremos del RNA, que forman parte del mRNA pero no se traducen en proteína. Debido a estas excepciones, será útil pensar en exones como secuencias de RNA que salen del núcleo.) Los términos intrón y exón se utilizan tanto para las secuencias de RNA como para las de DNA que codifican a éstas.

En la elaboración de un transcrito primario a partir de un gen, la RNA polimerasa II transcribe tanto intrones como exones del DNA, pero la molécula de mRNA que entra en el citoplasma es una versión condensada. Se recortan los intrones de la molécula y se unen los exones, formando una molécula de mRNA con una secuencia codificante continua. Éste es el proceso de corte y empalme del RNA.

¿Cómo se lleva a cabo el corte y empalme del pre-mRNA? Los investigadores encontraron que la señal para el corte y empalme del RNA es una secuencia corta de nucleótidos en cada extremo de un intrón. Las partículas llamadas ribonucleoproteínas nucleares pequeñas (snRNP) reconocen estos sitios. Como su nombre

indica, las snRNP se localizan en el núcleo y están compuestas por RNA y moléculas de proteína. El RNA en una partícula snRNP se denomina RNA nuclear pequeño (snRNA); cada molécula tiene alrededor de 150 nucleótidos de largo. Varias snRNP diferentes se unen con otras proteínas para formar un conjunto aun más grande llamado **espliceosoma**, que es casi del mismo tamaño que un ribosoma. El espliceosoma interactúa con ciertos sitios a lo largo de un intrón, liberándolo y uniendo los dos exones que lo flanquean **(fig. 17-11)**. Existen evidencias sólidas de que los snRNA cumplen un papel fundamental en estos procesos catalíticos, como también en la formación del espliceosoma y en el reconocimiento del sitio de corte y empalme.

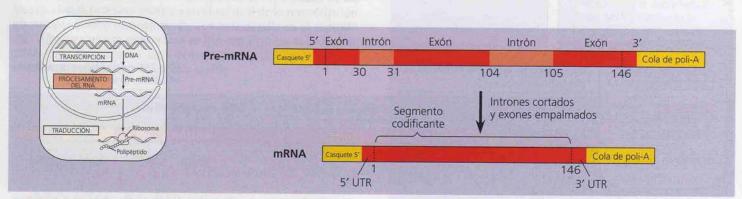
Ribozimas

La idea de una función catalítica para los snRNA se originó a partir del descubrimiento de las **ribozimas**, moléculas de RNA que actúan como enzimas. En algunos organismos, el corte y empalme del RNA se puede producir sin proteínas o moléculas de RNA adicionales: ¡El RNA intrón actúa como una ribozima y cataliza su propia escisión! Por ejemplo, en el protozoo *Tetrahymena*, un autocorte y empalme se lleva a cabo en la producción del RNA ribosómico (rRNA), un componente de los ribosomas del organismo. En realidad, el pre-rRNA elimina sus propios intrones.

El hecho de que el RNA sea una cadena simple desempeña un papel importante, al permitir que ciertas moléculas de RNA actúen como ribozimas. Una región de una molécula de RNA puede aparear sus bases con una región complementaria en cualquier lugar de la misma molécula, otorgándole de este modo una estructura específica a la molécula en su totalidad. También, algunas de las bases contienen grupos funcionales que pueden participar en la catálisis. Así como la forma específica de una proteína enzimática y los grupos funcionales de sus cadenas laterales de aminoácidos les permite actuar como un catalizador, la estructura de algunas moléculas de RNA les permite funcionar de la misma manera. El descubrimiento de las ribozimas volvió obsoleta la creencia de que todos los catalizadores biológicos eran proteínas.

La importancia funcional y evolutiva de los intrones

¿Cuáles son las funciones biológicas de los intrones y del corte y empalme del RNA? Una idea es que los intrones cumplen un papel regulador en la célula; al menos algunos intrones contie-



A Fig. 17-10. Procesamiento del RNA: corte y empalme del RNA. La molécula de RNA presentada aquí codifica la β-globina, uno de los polipéptidos de la hemoglobina. Los números que se hallan por debajo del

RNA se refieren a los codones; la β -globina tiene 146 aminoácidos. El gen de la β -globina y su transcrito pre-mRNA tiene tres exones, correspondientes a las secuencias que dejarán el núcleo como mRNA (el 5' UTR y el

3' UTR son partes de exones porque están incluidos en el mRNA; sin embargo, no codifican una proteína). Durante el procesamiento del RNA, se cortan los intrones y se empalman los exones.

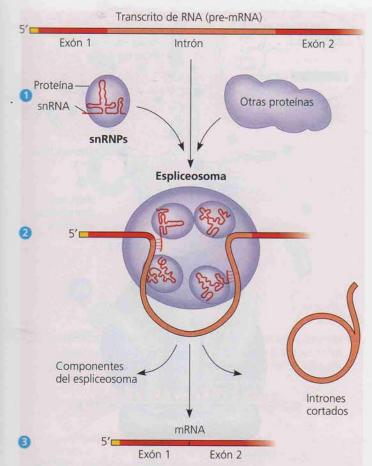
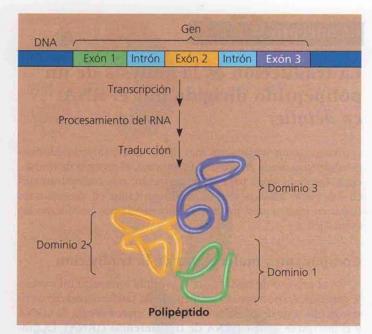


Fig. 17-11. Función de las snRNP y los espliceosomas en el corte y empalme del pre-mRNA. El diagrama muestra solo una porción del transcrito del pre-mRNA; hay otros intrones y exones en dirección 3' aparte de los que se presentan aquí. 1 Las ribonucleoproteínas nucleares pequeñas (snRNP) y otras proteínas forman un complejo molecular llamado espliceosoma sobre un pre-mRNA que contiene exones e intrones. 2 Dentro del espliceosoma, las snRNP aparean sus bases con nucleótidos en sitios específicos a lo largo del intrón. 3 Se corta el transcrito del RNA, liberando el intrón y empalmando los exones al mismo tiempo. Luego se separa el espliceosoma, liberando el mRNA ya empalmado, que ahora solo contiene exones.

nen secuencias que de alguna manera controlan la actividad de los genes. Y el proceso de corte y empalme, en sí mismo, es necesario para el paso del mRNA desde el núcleo hasta el citoplasma.

Un beneficio demostrado de la presencia de exones e intrones en los genes es permitir que un solo gen pueda codificar más de un tipo de polipéptido. Se sabe que numerosos genes dan origen a dos o más polipéptidos diferentes, dependiendo de qué segmentos son tratados como exones durante el procesamiento del RNA; esto se denomina corte y empalme alternativo del RNA (véase la figura 19-8). Por ejemplo, las diferencias sexuales en las moscas de la fruta se deben, en gran medida, a las diferencias en cómo los machos y las hembras cortan y empalman el RNA transcrito de ciertos genes. Los primeros resultados del Proyecto Genoma Humano (explicado en el capítulo 20) sugieren que el corte y empalme alternativo del RNA puede ser una de las razones por las que los seres humanos pueden funcionar, con un número de genes relativamente pequeño, ni siquiera el doble de los de la mosca de la fruta. Como consecuencia del corte y empalme alternativo, la cantidad de productos proteicos diferen-



▲ Fig. 17-12. Correspondencia entre exones y dominios proteicos. En un gran número de genes, los diferentes exones codifican dominios separados del producto proteico.

tes que un organismo puede sintetizar es mucho mayor que su número de genes.

Las proteínas tienen, con frecuencia, una arquitectura modular consistente en regiones estructurales y funcionales discretas denominadas dominios. Un dominio de una proteína enzimática, por ejemplo, puede incluir su sitio activo, mientras que otro podría fijar la proteína a la membrana celular. En muchos casos, exones diferentes codifican para los diferentes dominios de una proteína (fig. 17-12). La presencia de intrones en un gen puede facilitar la evolución de proteínas nuevas y potencialmente útiles como resultado de un proceso conocido como combinación de exones (exon suffling). Los intrones aumentan la probabilidad de entrecruzamientos potencialmente beneficiosos entre los exones de los alelos, por el simple hecho de proporcionar más terreno para los entrecruzamientos sin interrumpir las secuencias codificantes. También podemos imaginar el mezclado y el apareamiento ocasional de los exones entre genes completamente diferentes (no alélicos). La combinación de exones de cualquier clase podría producir nuevas proteínas con combinaciones novedosas de funciones. Aunque con más frecuencia la combinación de exones produciría cambios no beneficiosos, en ocasiones se podrían originar variantes provechosas.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Cómo afecta la alteración de los extremos 5' y 3' del pre-mRNA al mRNA que sale del núcleo?
- Describa el papel de las snRNP en el corte y empalme del RNA.
- 3. ¿Cómo puede generar el corte y empalme alternativo del RNA un mayor número de productos polipéptidos que la cantidad de genes que hay?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 17-4

La traducción es la síntesis de un polipéptido dirigida por el RNA: en detalle

Examinaremos ahora con más detalle cómo fluye la información genética desde el mRNA a la proteína, el proceso de traducción. Como hicimos para la transcripción, nos concentraremos en los pasos básicos que se producen tanto en procariontes como en eucariontes; mientras tanto, señalamos las diferencias esenciales.

Componentes moleculares de la traducción

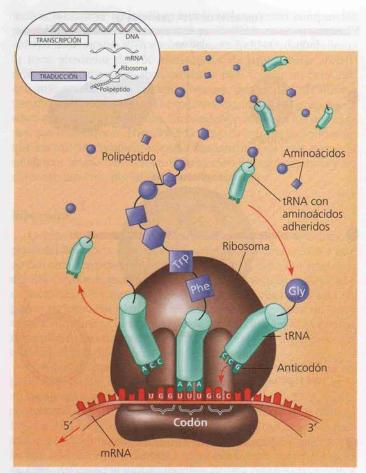
En el proceso de traducción, una célula interpreta un mensaje genético y construye un polipéptido en conformidad. El mensaje es una serie de codones a lo largo de una molécula de mRNA y el intérprete se llama RNA de transferencia (tRNA). La función del tRNA es transferir aminoácidos desde el conjunto de aminoácidos citoplasmático hacia el ribosoma. Una célula mantiene su citoplasma con reservas de los 20 aminoácidos, ya sea sintetizándolos a partir de otros compuestos, o capturándolos de la solución circundante. El ribosoma añade cada aminoácido traído por el tRNA al extremo en crecimiento de una cadena polipeptídica (fig. 17-13).

Las moléculas de tRNA no son idénticas. La clave para traducir un mensaje genético en aminoácidos específicos es que cada tipo de molécula de tRNA traduzca un codón particular en un determinado aminoácido. Cuando una molécula de tRNA llega a un ribosoma, lleva un aminoácido específico en un extremo. En el otro extremo del tRNA existe un triplete nucleotídico llamado anticodón, que aparea sus bases con un codón complementario del mRNA. Por ejemplo, considere el codón UUU del mRNA, que se traduce como el aminoácido fenilalanina. El tRNA que aparea sus bases con este codón mediante enlaces de hidrógeno tiene AAA como su anticodón y lleva fenilalanina en el otro extremo (véase el tRNA medio en la figura 17-13). A medida que la molécula de mRNA se mueve a través de un ribosoma, se añadirá fenilalanina a la cadena polipeptídica cada vez que se presente el codón UUU. Codón a codón, el mensaje genético se traduce en la medida que los tRNA depositan aminoácidos en el orden prescrito y el ribosoma los une en una cadena. La molécula del tRNA actúa como traductora porque puede leer una palabra del ácido nucleico (el codón del mRNA) e interpretarla como una palabra proteica (el aminoácido).

La traducción es simple, en principio, pero compleja en su bioquímica y mecánica, en especial, en la célula eucarionte. Al estudiar la traducción, nos concentraremos en la versión un poco menos complicada del proceso que se produce en los procariontes. Observaremos primero a algunos de los actores principales en esta obra celular, luego veremos cómo actúan juntos para elaborar un polipéptido.

La estructura y la función del RNA de transferencia

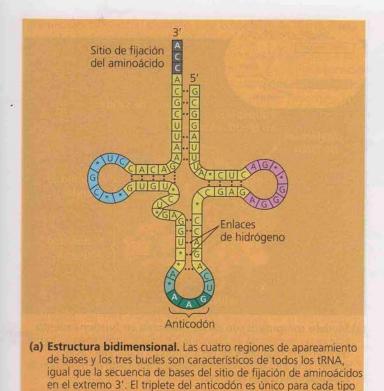
Como el mRNA y otros tipos de RNA celular, las moléculas del RNA de transferencia se transcriben a partir de sus moldes de DNA. En la célula eucarionte, el tRNA, al igual que

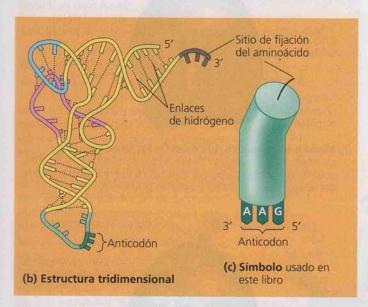


▲ Fig. 17-13. Traducción: el concepto básico. A medida que una molécula de mRNA se mueve a través de un ribosoma, se traducen los codones en aminoácidos, uno a uno. Los intérpretes son moléculas de tRNA, cada tipo con un anticodón específico en un extremo y un aminoácido correspondiente en el otro. Un tRNA añade su carga de aminoácido a una cadena polipeptídica en crecimiento cuando el anticodón se une a un codón complementario sobre el mRNA. Las figuras que siguen muestran algunos detalles de la traducción en una célula procarionte.

el mRNA, se sintetiza en el núcleo y debe viajar a través de éste hasta el citoplasma, donde se produce la traducción. Tanto en células procariontes como eucariontes, cada molécula de tRNA se utiliza de forma repetida. Su función es tomar el aminoácido designado en el citosol, depositar su carga en el ribosoma y luego abandonar el ribosoma para tomar otro aminoácido.

Como se ilustra en la **figura 17-14**, una molécula de tRNA consta de una sola cadena de RNA que tiene solamente unos 80 nucleótidos de largo (comparada con los cientos de nucleótidos para la mayoría de las moléculas de mRNA). Debido a la presencia de segmentos de bases complementarias que pueden unirse entre sí mediante enlaces de hidrógeno, esta cadena única puede plegarse sobre sí misma, formando una molécula con una estructura tridimensional. Extendida sobre un plano para revelar el apareamiento de bases, una molécula de tRNA se parece a una hoja de trébol (**fig. 17-14a**). En realidad, el tRNA se tuerce y se pliega en una estructura tridimensional compacta que tiene una forma aproximada de L (**fig. 17-14b**). El lazo que emerge de un extremo de la L incluye el



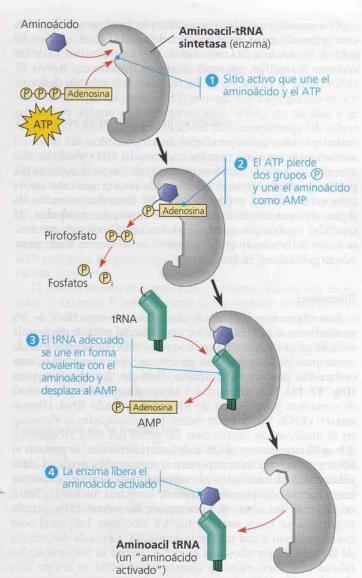


de tRNA (los asteriscos indican las bases que fueron modificadas

químicamente, una característica del tRNA).

▲ Fig. 17-14. Estructura del RNA de transferencia (tRNA). Los anticodones están escritos convencionalmente en la dirección $3' \rightarrow 5'$ para alinearlos en forma adecuada con los codones escritos $5' \rightarrow 3'$ (véase la figura 17-13). Para el apareamiento de sus bases, las cadenas del RNA deben ser antiparalelas, como en el DNA. Por ejemplo, el anticodón 3'-AAG-5' se aparea con el codón 5'-UUC-3'.

anticodón, el triplete de bases especial que lo une a un codón específico del mRNA. Del otro extremo de la L de la molécula de tRNA se asoma el extremo 3' que constituye el sitio de fijación para un aminoácido. De esta manera, la estructura de una molécula de tRNA se ajusta a su función.



▲ Fig. 17-15. Una aminoacil-tRNA sintetasa une un aminoácido específico al tRNA. La unión del tRNA y el aminoácido es un proceso endergónico que se produce a expensas de ATP. El ATP pierde dos grupos fosfato y se convierte en AMP (adenosín monofosfato).

Para la traducción exacta de un mensaje genético se requieren dos pasos de reconocimiento. Primero, debe haber una concordancia correcta entre un tRNA y un aminoácido. Un tRNA que se une a un codón del mRNA que específica un determinado aminoácido debe transportar solo ese aminoácido al ribosoma. Cada aminoácido se une al tRNA adecuado por medio de una enzima específica llamada aminoacil-tRNA sintetasa (fig. 17-15). El sitio activo de cada tipo de aminoacil-tRNA sintetasa encaja solo con una combinación específica de aminoácido y tRNA. Existen 20 sintetasas diferentes, una para cada aminoácido; cada sintetasa es capaz de unir todos los tRNA diferentes que codifican para ese aminoácido específico. La sintetasa cataliza el enlace covalente del aminoácido a su tRNA en un proceso impulsado por la hidrólisis del ATP. El aminoacil tRNA resultante, también llamado aminoácido activado, se libera de la enzima y entrega su aminoácido a una cadena polipeptídica en crecimiento sobre un ribosoma.

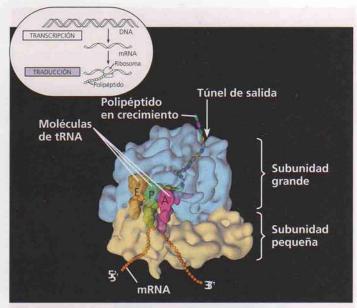
El segundo paso de reconocimiento implica una correcta concordancia entre el anticodón del tRNA y un codón del mRNA. Si existiera una variedad de tRNA para cada uno de los codones del mRNA que especificara un aminoácido, habría 61 tRNA (véase la figura 17-5). En realidad, hay solo alrededor de 45, lo que significa que algunos tRNA deben ser capaces de unirse a más de un codón. Esta versatilidad es posible porque las reglas del apareamiento de las bases entre la tercera base de un codón y la base correspondiente de un anticodón del tRNA no son tan estrictas como para los codones del DNA y mRNA. Por ejemplo, la base U en el extremo 5' de un anticodón tRNA puede aparearse con A o con G en la tercera posición (en el extremo 3') de un codón del mRNA. Esta relajación de las reglas de apareamiento de bases se denomina tambaleo. El tambaleo explica por qué los codones sinónimos para un aminoácido determinado pueden diferir en su tercera base, pero, por lo general, no en las otras.

Ribosomas

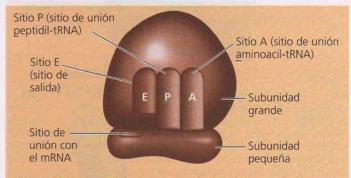
Los ribosomas facilitan el acoplamiento específico de los anticodones del tRNA con los codones del mRNA durante la síntesis proteica. Un ribosoma, que es suficientemente grande como para poder verse con un microscopio electrónico, está compuesto por dos subunidades, llamadas grande y pequeña (fig. 17-16). Las subunidades ribosómicas están compuestas de proteínas y moléculas de RNA denominado RNA ribosómico o rRNA. En los eucariontes, las subunidades se elaboran en el nucléolo. Se transcriben los genes del RNA ribosómico que se encuentran en el DNA de los cromosomas, se procesa el RNA y se ensambla con proteínas importadas desde el citoplasma. Las subunidades ribosómicas resultantes se exportan luego hacia el citoplasma a través de los poros nucleares. Tanto en procariontes como en eucariontes, las subunidades grande y pequeña se unen para formar un ribosoma funcional solo cuando se fijan a una molécula de mRNA. Cerca de dos tercios de la masa de un ribosoma es rRNA. Como la mayoría de las células contienen miles de ribosomas, el rRNA es el tipo más abundante de RNA.

Si bien los ribosomas de los procariontes y de los eucariontes son muy similares en estructura y función, los de estos últimos son ligeramente más grandes y difieren en cierta medida de los primeros en su composición molecular. Las diferencias son significativas desde el punto de vista médico. Algunos antibióticos pueden inactivar los ribosomas de los procariontes sin inhibir la capacidad de los ribosomas de los eucariontes para sintetizar proteínas. Estos fármacos, como la tetraciclina y la estreptomicina, se utilizan para combatir las infecciones bacterianas.

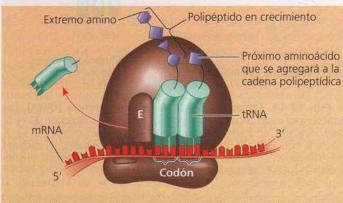
La estructura de un ribosoma refleja su función de reunir el mRNA con los tRNA portadores de aminoácidos. Además de tener un sitio de unión para el mRNA, cada ribosoma tiene otros tres sitios para tRNA (véase la figura 17-16). El sitio P (sitio peptidil-tRNA) contiene el tRNA que lleva la cadena polipeptídica en crecimiento, mientras que el sitio A (sitio aminoacil-tRNA) contiene el tRNA portador del aminoácido que será añadido a continuación. Los tRNA descargados abandonan el ribosoma desde el sitio E (del inglés exit, salida). El ribosoma contiene el tRNA y el mRNA muy próximos entre sí y ubica a los aminoácidos nuevos para ser fijados en el extremo carboxilo del polipéptido en crecimiento. Luego cataliza la formación de un enlace peptídico. A medida que el polipéptido se hace más largo, pasa a través de un túnel de salida de la subunidad



(a) Modelo computarizado de un ribosoma en funcionamiento. Éste es un modelo de un ribosoma bacteriano mostrando su forma general. El ribosoma de los eucariontes es, a grandes rasgos, similar. Una subunidad ribosómica es un agregado de moléculas de RNA ribosómico y de proteínas.



(b) Modelo esquemático que muestra los sitios de unión. Un ribosoma tiene un sitio de unión con el mRNA y tres sitios de unión con el tRNA, conocidos como sitios A, P y E. Este esquema del ribosoma aparecerá en diagramas posteriores.



(c) Modelo esquemático con mRNA y tRNA. Un tRNA encaja en el sitio de unión cuando su anticodón aparea sus bases con un codón del mRNA. El sitio P sostiene el tRNA adherido a la cadena en crecimiento. El sitio A sostiene al tRNA que lleva el próximo aminoácido que se agregará a la cadena. El tRNA descargado sale por el sitio E.

▲ Fig. 17-16. Anatomía de un ribosoma en funcionamiento.

grande del ribosoma. Cuando está completo, se libera hacia el citosol a través del túnel de salida.

Cuatro décadas de investigación genética y bioquímica acerca de la estructura del ribosoma culminaron con la obtención de un modelo detallado del ribosoma bacteriano, que aparece en la figura 17-1 como un modelo de cintas. Investigaciones recientes sustentan fuertemente la hipótesis de que el rRNA, no la proteína, es el responsable primario de la estructura y de la función del ribosoma. Las proteínas, que se encuentran, principalmente en el exterior, soportan los cambios conformacionales de las moléculas de rRNA a medida que llevan a cabo la catálisis durante la traducción. El RNA es el constituyente de la interfase entre las dos subunidades y de los sitios A y P y es el catalizador de la formación principal del enlace peptídico. De esta manera, ¡un ribosoma puede ser considerado como un gran ribozima!

Construcción de un polipéptido

Podemos dividir la traducción, la síntesis de la cadena polipeptídica, en tres etapas (análogas a las de la transcripción): iniciación, elongación y terminación. Las tres etapas requieren "factores" proteicos que colaboran con el mRNA, los tRNA y los ribosomas en el proceso de traducción. Para ciertos aspectos de la iniciación y elongación de la cadena también se requiere energía que se obtiene de la hidrólisis del GTP (guanosina trifosfato), una molécula relacionada estrechamente con el ATP.

Asociación de ribosomas e iniciación de la traducción

La etapa de iniciación de la traducción reúne al mRNA, un tRNA portador del primer aminoácido del polipéptido, y las dos subunidades de un ribosoma (fig. 17-17). Primero, una

subunidad ribosómica pequeña se une con el mRNA y con un tRNA iniciador específico, que lleva el aminoácido metionina. La subunidad pequeña luego se mueve, o barre, en dirección 3º a lo largo del mRNA hasta que alcanza el codón de iniciación, AUG, que señala el comienzo de la traducción; esto es importante porque establece el codón para el marco de lectura del mRNA. El tRNA iniciador, ya asociado con el complejo, forma un enlace de hidrógeno con el codón de inicio.

A la unión del mRNA, el tRNA iniciador y una subunidad ribosómica pequeña le sigue la fijación de una subunidad ribosómica grande, completando un complejo de iniciación de la traducción. Se requieren proteínas llamadas factores de iniciación para reunir todos estos componentes. La célula también gasta energía en forma de una molécula de GTP para formar el complejo de iniciación. Al completar el proceso de iniciación, el tRNA se ubica en el sitio P del ribosoma y el sitio A vacante queda disponible para el próximo aminoacil tRNA.

Adviértase que un polipéptido se sintetiza siempre en una dirección, desde la metionina inicial en el extremo amino, también llamado extremo N-terminal, hacia el aminoácido final en el extremo carboxilo, también llamado extremo C-terminal (véase la figura 5-18).

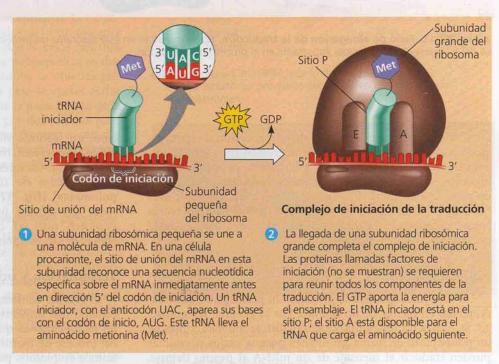
Elongación de la cadena polipeptídica

En la etapa de alargamiento de la traducción, los aminoácidos se añaden uno a uno al precedente. Cada vez que se añade un aminoácido participan varias proteínas llamadas factores de elongación. Este proceso se produce en un ciclo de tres pasos descritos en la **figura 17-18** de la página siguiente. Hay gasto de energía en el primero y el tercero. El reconocimiento de codones requiere la hidrólisis de dos moléculas de GTP, que aumenta la precisión y eficiencia de este paso. Se hidroliza un GTP más para proporcionar energía para el paso de la translocación.

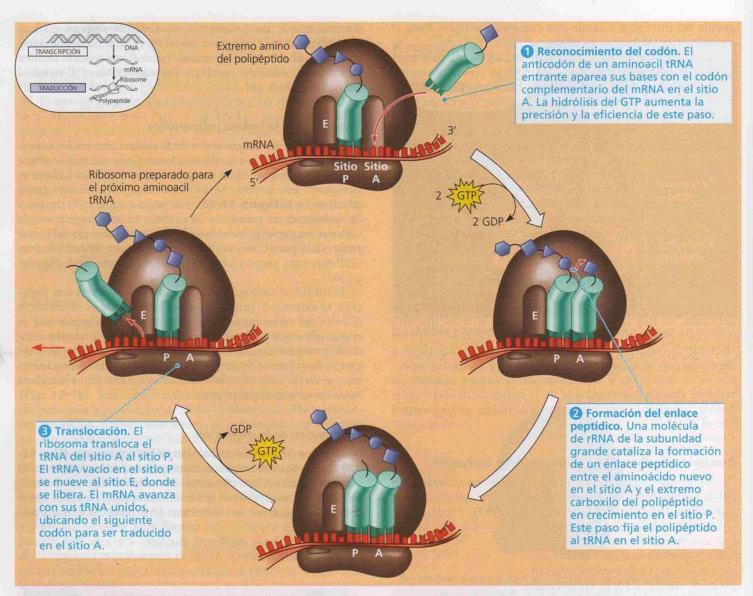
El mRNA se mueve a través del ribosoma solo en una dirección, el extremo 5' primero; esto es equivalente al movimiento $5' \rightarrow 3'$ del ribosoma sobre el mRNA. El punto importante es que el ribosoma y el mRNA se mueven de forma relativa entre sí, de forma unidireccional, codón por codón. El ciclo de elongación dura menos de un décimo de segundo en los procariontes y se repite cada vez que se añade un aminoácido a la cadena hasta completar el polipéptido.

Terminación de la traducción

La etapa final de la traducción es la terminación (fig. 17-19). La elongación continúa hasta que un codón de detención alcanza el sitio A del ribosoma. Los tripletes de bases UAG, UAA y UGA no codifican aminoácidos sino que actúan como señales para detener la traducción. Una proteína llamada fac-



▲ Fig. 17-17. Iniciación de la traducción.



▲ Fig. 17-18. Ciclo de elongación de la traducción. No se muestran en este diagrama las proteínas llamadas factores de elongación. La hidrólisis del GTP desempeña un papel importante en el proceso de elongación.

tor de liberación se une de forma directa al codón de terminación en el sitio A. Los factores de liberación provocan la adición de una molécula de agua a la cadena polipeptídica en lugar de un aminoácido. Esta reacción hidroliza el polipéptido completo desde el tRNA en el sitio P, liberándolo a través del túnel de salida de la subunidad grande del ribosoma (véase la figura 17-16a). Posteriormente, se disocia el resto del complejo de la traducción.

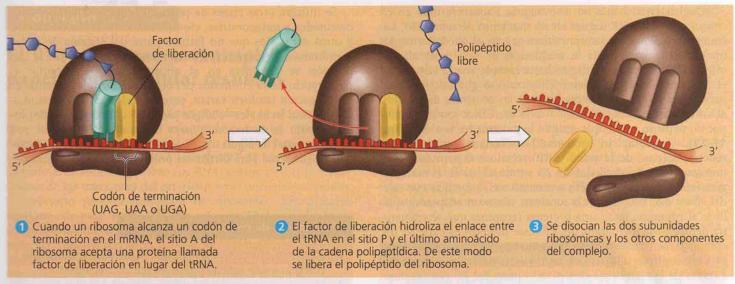
Polirribosomas

Un solo ribosoma puede producir un polipéptido de tamaño medio en menos de un minuto. Por lo general, sin embargo, se utiliza un único mRNA para fabricar muchas copias de un polipéptido de forma simultánea porque varios ribosomas pueden traducir el mensaje de un mRNA al mismo tiempo. Una vez que un ribosoma ha sobrepasado el codón de inicia-

ción, un segundo ribosoma puede unirse al mRNA; de este modo, numerosos ribosomas pueden colgar a lo largo de un mRNA. Con un microscopio electrónico se pueden observar estos rosarios de ribosomas, llamados polirribosomas (o polisomas) (fig. 17-20). Los polirribosomas se encuentran tanto en células procariontes como en las eucariontes. Permiten que las células fabriquen rápidamente muchas copias de un polipéptido.

Terminación y orientación de la proteína funcional

El proceso de traducción con frecuencia no es suficiente para elaborar una proteína funcional. En esta sección podrá conocer las modificaciones que sufre una cadena polipeptídica después del proceso de traducción, como también algunos de los mecanismos empleados para dirigir las proteínas completas a sitios específicos en la célula.



▲ Fig. 17-19. Terminación de la traducción.

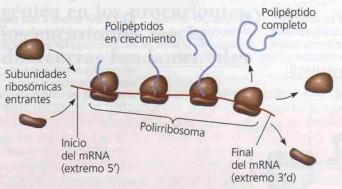
Plegamiento y modificaciones postraduccionales de la proteína

Durante su síntesis, una cadena polipeptídica comienza a enrollarse y plegarse de manera espontánea, formando una proteína funcional con una conformación específica: una molécula tridimensional con estructura secundaria y terciaria (véase la figura 5-20). Un gen determina la estructura primaria y ésta, a su vez, determina la conformación. En muchos casos, una proteína chaperona (chaperonina) ayuda al polipéptido a plegarse correctamente (véase la figura 5-23).

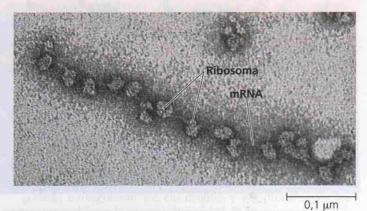
Pueden ser necesarios algunos pasos adicionales -modificaciones postraduccionales- antes de que la proteína comience a realizar su trabajo específico en la célula. Ciertos aminoácidos pueden modificarse químicamente por medio del agregado de azúcares, lípidos, grupos fosfato u otros compuestos. Las enzimas suelen eliminar uno o más aminoácidos del extremo guía (amino) de la cadena polipeptídica. En ciertos casos, algunas enzimas pueden escindir una única cadena polipeptídica en dos o más partes. Por ejemplo, la proteína insulina se sintetiza primero como una sola cadena polipeptídica pero se vuelve activa solamente después de que una enzima corta la parte central de la cadena, dejando una proteína constituida por dos cadenas polipeptídicas conectadas por puentes disulfuro. En otros casos, dos o más polipéptidos que se sintetizan por separado pueden reunirse y convertirse en subunidades de una proteína que tiene estructura cuaternaria.

Orientación de los polipéptidos hacia localizaciones específicas

En las microfotografías electrónicas de las células eucariontes activas en la síntesis proteica son evidentes dos poblaciones de ribosomas (y polirribosomas): libres y unidos (véase la figura 6-11). Los ribosomas libres se hallan suspendidos en el citosol y, por lo general, sintetizan proteínas que se disuelven en el citosol y actúan allí. En contraste, los ribosomas unidos están adheridos al lado citosólico del retículo endoplasmático (RE) o a la envoltura nuclear. Los ribosomas unidos sintetizan proteínas del sistema de endomembranas (la envoltura nuclear, el RE, el aparato de Golgi, los lisosomas, las vacuolas y la membrana plasmática) así como proteínas secretadas desde la célula, como la insulina. Los ribosomas en sí mismos son idénticos y pueden cambiar su estado de libres a unidos.



(a) Una molécula de mRNA, por lo general, se traduce de forma simultánea por varios ribosomas en grupos llamados polirribosomas.



- (b) Esta microfotografía muestra un polirribosoma grande en una célula procarionte (MET).
- ▲ Fig. 17-20. Polirribosomas.

¿Qué determina que un ribosoma se encuentre libre en el citosol o unido al RE rugoso en un momento determinado? La síntesis polipeptídica siempre comienza en el citosol, cuando un ribosoma libre inicia la traducción de una molécula de mRNA. Allí continúa el proceso hasta completarse, a menos que el polipéptido en crecimiento en sí mismo guíe al ribosoma para fijarlo al RE. Los polipéptidos de las proteínas destinadas al sistema de endomembranas o a la secreción son marcados por un péptido señal, que dirige a la proteína hacia el RE (fig. 17-21). Un complejo proteína-RNA llamado partícula de reconocimiento de la señal (SRP) reconoce al péptido señal, una secuencia de alrededor de 20 aminoácidos en el extremo guía (amino) del polipéptido o cercano a él, a medida que sale del ribosoma. Esta partícula funciona como un adaptador que lleva al ribosoma hacia una proteína receptora que se encuentra dentro de la membrana del RE. Este receptor es parte de un complejo de translocación multiproteico. La síntesis del polipéptido continúa allí y el polipéptido en crecimiento serpentea a través de la membrana dentro del lumen del RE por un poro proteico. Por lo general, una enzima elimina al péptido señal. El resto del polipéptido completo, si ha de ser una proteína secretora, se libera en la solución dentro del lumen del RE (como en la figura 17-21). De modo alternativo, si el polipéptido va a ser una proteína de membrana, permanece parcialmente embebido en la membrana del RE.

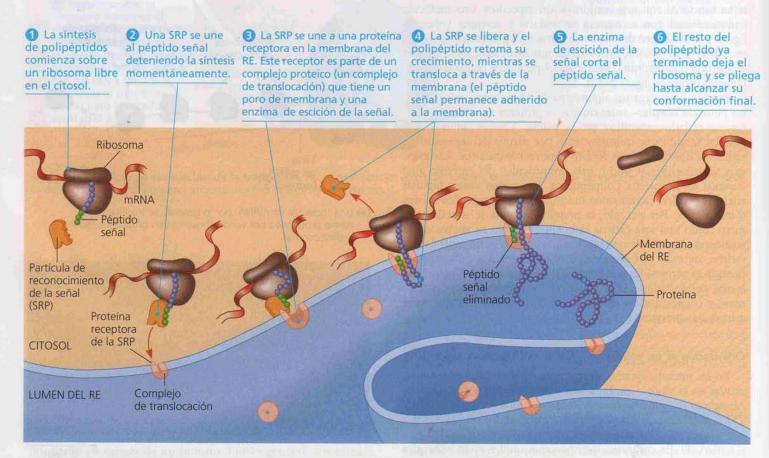
Se utilizan otras clases de péptidos señal para polipéptidos destinados a mitocondrias, cloroplastos, el interior del núcleo y otros orgánulos que no forman parte del sistema de endomembranas. La diferencia crítica en estos casos es que la traducción se completa en el citosol antes de importar el polipéptido hacia el interior del orgánulo. Los mecanismos de translocación también varían, pero en todos los casos estudiados hasta la fecha, los "códigos postales" que dirigen a las proteínas para la secreción o para la localización celular son péptidos señal de algún tipo. Los procariontes también emplean códigos señal para dirigir las proteínas para la secreción.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué dos procesos aseguran que se añada el aminoácido correcto a una cadena polipeptídica en crecimiento?
- 2. Describa cómo puede beneficiar a la célula la formación de polirribosomas.
- **3.** Describa cómo se transporta un polipéptido que va a ser secretado hacia el sistema de endomembranas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



▲ Fig. 17-21. Mecanismo de señalización para dirigir las proteínas al RE. Un polipéptido destinado al sistema de endomembranas o a la secreción comienza con un péptido señal, una

serie de aminoácidos que le dirige hacia el RE. Esta figura muestra la síntesis de una proteína secretora y la importación simultánea hacia dentro del RE. La proteína es procesada de manera adicional en este sistema y luego en el aparato de Golgi. Finalmente, una vesícula de transporte la lleva hacia la membrana plasmática para liberarla desde la célula (véase la figura 7-9).

Concepto 1/-2

El RNA desempeña múltiples papeles en la célula: resumen

Como hemos visto, la maquinaria celular de la síntesis proteica (y su destino hacia el RE) está regido por varios tipos RNA. Además del mRNA, éstos son el tRNA, el rRNA y, en los eucariontes, el snRNA y el SRP RNA (cuadro 17-1). Un tipo de RNA llamado RNA nucleolar pequeño (snoRNA) colabora en el procesamiento de los transcritos del pre-rRNA en el nucleolo, un proceso necesario para la formación de ribosomas. Las diversas funciones de estas moléculas pequeñas de RNA van desde lo estructural a lo informacional y hasta lo catalítico. Investigaciones recientes también revelaron la presencia de moléculas pequeñas de RNA de cadena doble y simple que desempeñan papeles de importancia inesperada para regular qué genes deben ser expresados. Estos tipos de RNA se denominan RNA de interferencia pequeños (siRNA) y microRNA (miRNA) (véase el capítulo 19).

La capacidad del RNA para realizar funciones tan diferentes se basa en tres propiedades. Primero, el RNA puede formar enlaces de hidrógeno con otras moléculas de ácidos nucleicos (DNA o

Cuadro 17-1. Tipos de RNA en una célula eucarionte			
Tipo de RNA	Funciones		
RNA mensajero (mRNA)	Lleva información que especifica las secuencias de aminoácidos de las proteínas desde el DNA hasta los ribosomas.		
RNA de transferencia (tRNA)	Sirve como molécula adaptadora en la síntesis de proteínas; traduce los codo- nes del mRNA en aminoácidos.		
RNA ribosómico (rRNA)	Desempeña papeles catalíticos (ribozima) y estructurales en los ribosomas.		
Transcrito primario	Sirve como precursor del mRNA, el rRNA o el tRNA antes de ser procesado por corte y empalme o clivaje. Algúnas intrónes del RNA actúan como una ribozima, catalizando su propio corte y empalme.		
RNA nuclear pequeño (snRNA)	Desempeña papeles estructurales y catalíticos en los espliceosomas, los complejos de proteína y RNA que cortan y empalman el pre-mRNA.		
SRP RNA	Es un componente de la partícula de reconocimiento de señal (SRP), del complejo de proteína-RNA que reconoce a los péptidos señal de los polipéptidos destinados al RE.		
RNA nucleolar pequeño (snoRNA)	Colabora en el procesamiento de los transcritos pre-rRNA para la forma- ción de la subunidad del ribosoma en el nucléolo.		
RNA corto de interferencia (siRNA) y microRNA (miRNA)	Participan en la regulación de la expresión genética.		

RNA). Segundo, puede adoptar una forma tridimensional específica por medio de los enlaces de hidrógeno entre las bases en partes diferentes de su propia cadena de polinucleótidos (como se observa en el tRNA; véase la figura 17-14). Tercero, tiene grupos funcionales que le permiten actuar como catalizador (ribozima). Estas tres propiedades hacen al RNA bastante multifuncional.

El DNA puede ser el material genético de todas las células vivientes, pero el RNA es mucho más versátil. En el capítulo 18 aprenderá que muchos virus utilizan el RNA en lugar del DNA como su material genético. En los últimos años, los científicos comenzaron a apreciar las funciones diversas llevadas a cabo por las moléculas de RNA. En efecto, en 2002, la revista Science otorgó su reconocimiento de "Descubrimiento del año" a los hallazgos acerca de las pequeñas moléculas reguladoras de RNA, siRNA y miRNA.

Evaluación de conceptos

1. Describa tres propiedades del RNA que le permiten realizar papeles distintos en la célula.

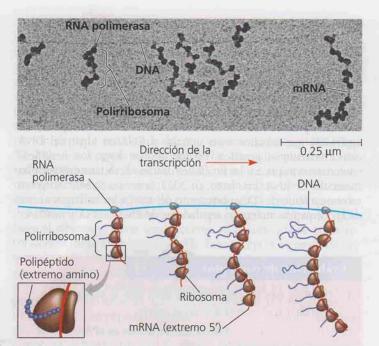
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 17-6

La comparación de la expresión génica en los procariontes y en los eucariontes revela diferencias fundamentales

Si bien los procariontes y los eucariontes llevan a cabo la transcripción y la traducción de manera muy similar, hemos notado ciertas diferencias en la maquinaria celular y en detalles de los procesos. Las RNA polimerasas de los procariontes y los eucariontes son diferentes, y las de estos últimos dependen de un conjunto complejo de factores de transcripción. La transcripción termina de manera diferente en las dos clases de células. También son algo distintos los ribosomas de los procariontes y los de los eucariontes. Las diferencias más importantes, sin embargo, se originan en la organización compartimental de las células eucariontes. Como un taller de un solo cuarto, una célula procarionte se asegura una operación que sigue la trayectoria del flujo. En ausencia de un núcleo, se puede transcribir y traducir el mismo gen de forma simultánea (fig. 17-22) y la proteína recién sintetizada puede difundirse rápidamente a su sitio de función. En contraste, la envoltura nuclear de la célula eucarionte separa la transcripción de la traducción y destina un compartimento al procesamiento extensivo del RNA. Esta etapa de procesamiento origina pasos adicionales cuya regulación ayuda a coordinar las actividades de elaboración de la célula (véase el capítulo 19). Finalmente, las células eucariontes tienen mecanismos complicados para dirigir las proteínas a los compartimentos celulares adecuados (orgánulos).

¿Dónde consiguieron los eucariontes y los procariontes los genes que codifican la enorme diversidad de proteínas que sintetizan? Durante los miles de millones de años pasados, el origen fundamental de los nuevos genes ha sido la mutación de genes preexistentes, el tópico de la sección siguiente.



▲ Fig. 17-22. Acoplamiento de la transcripción y la traducción en las bacterias. En las células procariontes, la traducción del mRNA comienza tan pronto como el extremo guía (5′) de la molécula de mRNA se despega del molde de DNA. La microfotografía (MET) muestra a las moléculas de RNA polimerasa transcribiendo una cadena de DNA de *E. coli*. Hay una cadena de mRNA en crecimiento adherida a cada RNA polimerasa, que ya están traduciendo los ribosomas. No se ven en la microfotografía los polipéptidos recién sintetizados, pero se muestran en el diagrama.

Evaluación de conceptos

- En la figura 17-22, enumere las RNA polimerasas en el orden de su iniciación de la transcripción. Luego enumere los ribosomas de cada mRNA en el orden de su iniciación de la traducción.
- 2. ¿Se encontraría en una célula eucarionte la disposición mostrada en la figura 17.22? Explique.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 17-7

Las mutaciones puntuales pueden afectar a la estructura y la función proteica

Las mutaciones son cambios en el material genético de una célula (o virus). En la figura 15-14 consideramos mutaciones en gran escala, reacondicionamientos cromosómicos que afectan a segmentos largos del DNA. Ahora podemos examinar las mutaciones puntuales, cambios químicos en solo un par de bases de un gen.

Si se produce una mutación puntual en un gameto o en una célula que da origen a gametos, esta mutación puede ser transmitida a la descendencia y a una sucesión de generaciones futuras. Si la mutación tiene un efecto adverso sobre el fenotipo de un organismo, se conoce a la condición mutante como trastorno genético o enfermedad hereditaria. Por ejemplo, podemos rastrear las bases genéticas de la anemia drepanocítica hasta una mutación de un solo par de bases en el gen que codifica uno de los polipéptidos de la hemoglobina. La modificación de un solo nucleótido en la cadena molde del DNA lleva a la producción de una proteína anormal (fig. 17-23 y véase la figura 5-21). En los individuos que son homocigotos para el alelo mutante, el defecto falciforme de los eritrocitos causado por la hemoglobina alterada, produce síntomas múltiples asociados con la anemia drepanocítica (véase el capítulo 14). Veamos cómo los tipos diferentes de mutaciones puntuales se traducen en proteínas alteradas.

Tipos de mutaciones puntuales

Las mutaciones puntuales dentro de un gen se pueden dividir en dos categorías generales: sustituciones de pares de bases e inserciones o deleciones de pares de bases. Para ver cómo afectan estas mutaciones a las proteínas, examine las **figuras** 17-24 y 17-25.

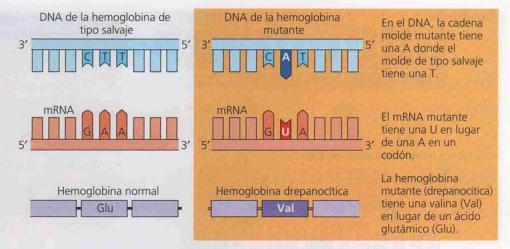
Sustituciones

Una sustitución de un par de bases es el reemplazo de un nucleótido y su acompañante por otro par de nucleótidos. Algunas sustituciones se denominan *mutaciones silenciosas* porque, a causa de la redundancia del código genético, no tienen efecto sobre la proteína codificada. En otras palabras, un cambio en un par de bases puede transformar un codón en otro que se traduce en el mismo aminoácido. Por ejemplo, si sobre la cadena molde 3'-CCG-5' mutase a 3'-CCA-5', el codón mRNA, que suele ser GGC, sería GGU y aun así se insertaría la glicina en la localización correcta de la proteína (véase la figura 17-5). Otras sustituciones pueden cambiar un aminoácido pero tienen poco efecto sobre la proteína. El nuevo aminoácido puede tener propiedades similares al que reemplaza o puede estar en una región de la proteína donde no es esencial la secuencia exacta de aminoácidos para mantener su función.

Sin embargo, las sustituciones de los pares de bases de mayor interés son aquellas que causan cambios en una proteína que se detectan de inmediato. La alteración de un solo aminoácido en un área crucial de la proteína, en el sitio activo de una enzima, por ejemplo, afectará a su actividad de forma significativa. En ocasiones, una mutación semejante da origen a una proteína mejorada o una con nuevas capacidades, pero con más frecuencia resulta perjudicial y produce una proteína menos activa o inútil con deterioro de la función celular.

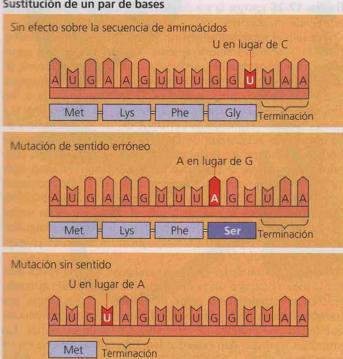
Las mutaciones por sustitución son, por lo general, mutaciones de aminoácido, también llamadas mutaciones de sentido erróneo (missense); es decir, el codón alterado todavía codifica para un aminoácido y por eso tiene sentido, aunque no necesariamente el sentido correcto. Pero una mutación puntual también puede cambiar un codón para un aminoácido por un codón de terminación. Esto se denomina mutación sin sentido (nonsense) o terminadora, que provoca que la traducción termine prematuramente; el polipéptido resultante será más corto que el codificado por el gen normal (véase la figura 17-24). Casi todas las mutaciones sin sentido dan origen a proteínas no funcionales.

Fig. 17-23. Bases moleculares de la anemia drepanocítica: una mutación puntual. El alelo que causa la anemia drepanocítica difiere del alelo de tipo salvaje (normal) por un único par de bases del DNA.



Tipo salvaje mRNA 5 Proteína Met erminación Extremó amino Extremo carboxilo

Sustitución de un par de bases



▲ Fig. 17-24. Sustitución de pares de bases. Las mutaciones son cambios en el DNA, pero están representadas aquí tal como se reflean en el mRNA y su producto proteico. Las sustituciones de pares de bases pueden producir mutaciones silenciosas, de sentido erróneo o sin sentido.

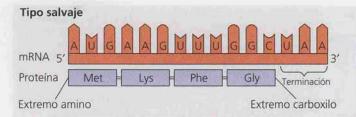
Inserciones y deleciones

Las inserciones y las deleciones son adiciones o pérdidas de pares de nucleótidos en un gen. Estas mutaciones tienen un efecto desastroso sobre la proteína resultante más a menudo de lo que lo hacen las sustituciones. Como el mRNA se lee como una serie de tripletes de nucleótidos durante la traducción, la inserción o la deleción de nucleótidos puede alterar el marco de lectura (el agrupamiento de tripletes) del mensaje genético. Una mutación semejante, denominada mutación del marco de lectura, se producirá siempre que el número de nucleótidos insertado o delecionado no sea múltiplo de tres (véase la figura 17-25). Todos los nucleótidos que se encuentran en dirección 3' de la deleción o de la inserción se agruparán de forma incorrecta en codones y el resultado será un sentido erróneo extenso que probablemente finalizará más tarde o más temprano en una terminación prematura y sin sentido. A menos que la mutación del marco de lectura se encuentre muy cerca del final del gen, producirá una proteína que casi con certeza no será funcional.

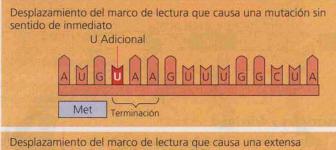
Mutágenos

Las mutaciones pueden originarse de numerosas maneras. Los errores durante la replicación, reparación o recombinación del DNA pueden dar lugar a sustituciones, inserciones o deleciones de pares de bases y también a mutaciones que afectan a segmentos más largos del DNA. Las mutaciones que nacen de estos errores se llaman mutaciones espontáneas. Es difícil calcular la frecuencia con que se presentan estas mutaciones. Se han realizado estimaciones groseras de la tasa de mutación durante la replicación del DNA para E. coli y los eucariontes, y los números son similares: alrededor de 1 nucleótido de cada 1010 es alterado y pasa a la siguiente generación de células.

Numerosos factores físicos y químicos, llamados mutágenos, interactúan con el DNA causando mutaciones. En la década de 1920, Hermann Muller descubrió que los rayos X causaban cambios genéticos en las moscas de la fruta. Mediante rayos X, pudo crear mutantes de Drosophila que podía utilizar en sus estudios genéticos. Pero también reconoció una implicación alarmante en su descubrimiento: los rayos X y otras formas de radiación de alta energía plantean riesgos para el material genético de las personas así como para los organismos del laboratorio. La radiación mutagénica, un mutágeno físico, incluye la luz ultravioleta (UV), que puede causar la ruptura de los dímeros de timina del DNA (véase la figura 16-17).



Inserción o deleción de pares de bases







▲ Fig. 17-25. Inserción o deleción de pares de bases. En sentido estricto, el ejemplo de la parte inferior no es una mutación puntual porque conlleva la inserción o la deleción de más de un nucleótido.

Los mutágenos químicos comprenden varias categorías. Los análogos de las bases son compuestos químicos similares a las bases normales del DNA pero que se aparean de forma incorrecta durante la replicación del DNA. Algunos otros mutágenos químicos interfieren con la replicación al insertarse ellos mismos en el DNA y distorsionar la doble hélice. Otros mutágenos causan cambios químicos en las bases que afectan a sus propiedades y al apareamiento.

Los investigadores desarrollaron métodos diversos para probar la actividad mutagénica de diferentes compuestos químicos. Una aplicación fundamental de estas pruebas es la detección preliminar de los productos químicos para identificar a aquellos que pueden causar cáncer. Este enfoque tiene sentido porque la mayoría de los carcinógenos (productos químicos que causan cáncer) son mutagénicos y, a la inversa, la mayoría de los mutágenos son carcinógenos.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué pasa cuando se pierde un par de nucleótidos de la mitad de la secuencia de codificación de un gen?
- 2. La cadena molde de un gen contiene la secuencia 3'TACTTGTCCGATATC-5'. Dibuje la doble cadena de
 DNA y el mRNA resultante, marcando los extremos 5' y
 3', Determine la secuencia de aminoácidos. Luego
 muestre lo mismo después de que una mutación
 cambia la secuencia de la plantilla de DNA a 3'TACTTGTCCAATATC-5'. ¿Cuál es el efecto sobre la
 secuencia de aminoácidos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

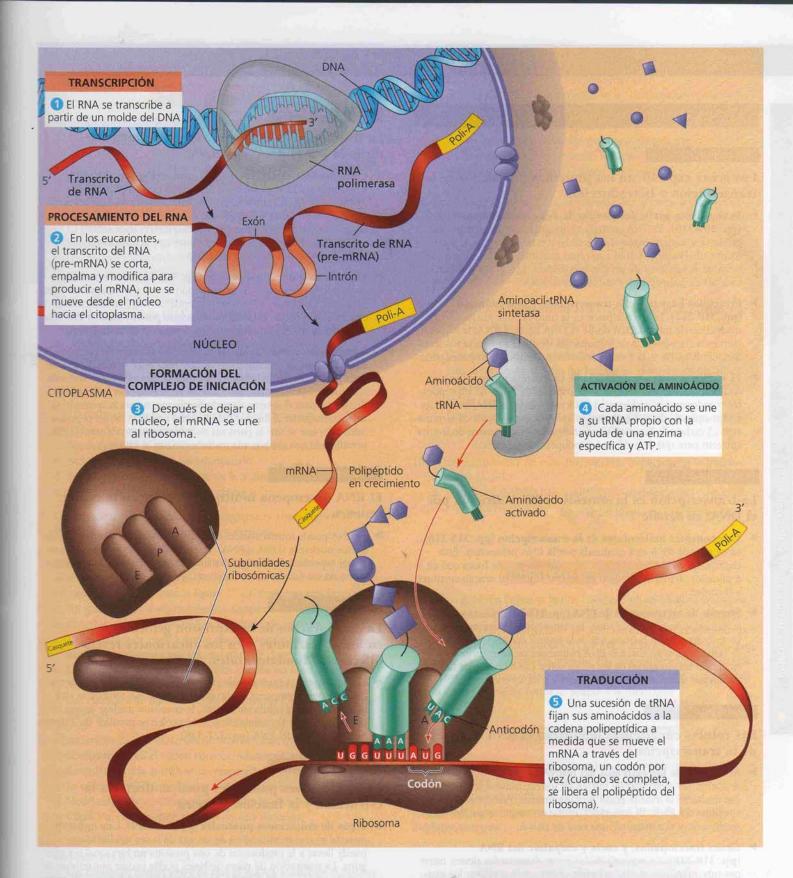
¿Qué es un gen? Revisión de la pregunta

Nuestra definición de gen evolucionó a lo largo de los últimos capítulos, como sucedió a lo largo de la historia de la genética. Comenzamos con el concepto mendeliano de gen como una unidad discreta de herencia que afecta a un carácter fenotípico (capítulo 14). Luego vimos que Morgan y sus colaboradores asignaron estos genes a loci específicos sobre los cromosomas (capítulo 15). Avanzamos al ver al gen como una región de una secuencia nucleotídica específica a lo largo de una molécula de DNA (capítulo 16). Finalmente, en este capítulo consideramos una definición funcional de gen como una secuencia que codifica para una cadena polipeptídica específica. Todas estas definiciones son útiles, dependiendo del contexto en el que se estudian los genes (la figura 17-26 resume la vía desde el gen hasta el polipéptido en una célula eucarionte).

Todavía el modelo un gen-un polipéptido debe ser perfeccionado y aplicado selectivamente. La mayoría de los genes eucariontes contienen segmentos no codificantes (intrones), de manera que porciones grandes de estos genes tienen segmentos que no se corresponden en polipéptidos. Con frecuencia, los biólogos moleculares incluyen también a los promotores y a ciertas regiones reguladoras del DNA dentro de los límites de un gen. Estas secuencias de DNA no se transcriben, pero se pueden considerar parte del gen funcional porque deben estar presentes para que se produzca la transcripción. Nuestra definición molecular de gen también debe ser suficientemente amplia como para incluir el DNA que se transcribe en rRNA, tRNA y otros RNA que no se traducen. Estos genes no tienen productos polipeptídicos. Así, llegamos a la definición siguiente: un gen es una región del DNA cuyo producto final es un polipéptido o una molécula de RNA.

Para la mayoría de los genes, sin embargo, todavía es útil retener la idea de un gen-un polipéptido. En este capítulo aprendió en términos moleculares cómo se expresa un gen típico, por transcripción en RNA y luego por traducción en un polipéptido que forma una proteína de estructura y función específica. Las proteínas, a su vez, dan origen al fenotipo que se observa en un organismo.

Los genes están regulados. Exploraremos la regulación de la expresión del gen en los eucariontes en los capítulos 19 y 21. En el próximo capítulo comenzamos nuestra exposición sobre la regulación del gen concentrándonos en la biología molecular más simple de las bacterias y los virus.



▲ Fig. 17-26. Resumen de la transcripción y la traducción en una célula eucarionte. Este diagrama muestra la vía que va desde un gen a una proteína. Recuerde que cada gen en el DNA se puede transcribir repetidas veces en muchas moléculas de RNA y que cada mRNA también se puede traducir reiteradamente para

producir muchas moléculas polipeptídicas (también, recuerde que los productos finales de algunos genes no son polipéptidos sino moléculas de mRNA, incluyendo el tRNA y el rRNA). En general, los pasos de la transcripción y la traducción son similares en las células procariontes y eucariontes. La diferencia principal es la exis-

tencia del procesamiento del RNA en el núcleo eucarionte. Se encuentran otras diferencias significativas en las etapas iniciales de la transcripción y la traducción y en la terminación de la transcripción.

Revisión del capítulo

Concepto



Los genes especifican las proteínas por medio de la transcripción y la traducción

- Evidencias a partir del estudio de defectos metabólicos (pp. 309-310). El DNA controla el metabolismo dirigiendo a las células a sintetizar enzimas específicas y otras proteínas. Los experimentos de Beadle y Tatum con cepas mutantes de Neurospora sustentaron la hipótesis de un gen-una enzima. Los genes codifican cadenas de polipéptidos o moléculas de RNA.
- Principios básicos de la transcripción y la traducción (pp. 310-312). La transcripción es la transferencia nucleótido a nucleótido de información desde el DNA hacia el RNA; la traducción es la transferencia de información desde la secuencia nucleotídica del RNA hacia la secuencia de aminoácidos en un polipéptido.
- El código genético (pp. 312-314). La información genética está codificada como una secuencia de tripletes de bases no superpuestos o codones. Un codón en el RNA mensajero (mRNA) se traduce en un aminoácido (61 codones) o sirve como una señal de terminación (3 codones). Los codones se deben leer en el marco de lectura correcto para que se produzca el polipéptido específico.

Concepto



La transcripción es la síntesis de RNA dirigida por el DNA: en detalle

- Componentes moleculares de la transcripción (pp. 315-316). La síntesis de RNA está catalizada por la RNA polimerasa. Esta enzima sigue las mismas reglas del apareamiento de bases que en la replicación del DNA, excepto en que en el RNA el uracilo sustituye a la timina.
- Sintesis de un transcrito de RNA (pp. 316-317). Las tres etapas de la transcripción son la iniciación, la elongación y la terminación. Los promotores señalan la iniciación de la síntesis del RNA. Los factores de transcripción ayudan a la RNA polimerasa de los eucariontes a reconocer las secuencias de los promotores. Los mecanismos de terminación son diferentes en los procariontes y en los eucariontes.

Concepto

Las células eucariontes modifican el RNA después de la transcripción

- Alteración de los extremos del mRNA (p. 317). Antes de dejar el núcleo, las moléculas de mRNA en los eucariontes son procesadas mediante la modificación de sus extremos, por el corte y empalme del RNA. El extremo 5' recibe un casquete nucleotídico modificado y el extremo 3' una cola de poli-A.
- Genes fraccionados, y corte y empalme del RNA (pp. 318-319). La mayoría de los genes eucariontes tienen intrones intercalados entre las regiones codificantes, es decir los exones. En el corte y empalme del RNA se eliminan los intrones y se unen los exones. El corte y empalme del RNA se lleva a cabo por los espliceosomas pero, en algunos casos, el RNA sólo cataliza el proceso. Se denominan ribozimas a las moléculas de RNA catalítico. La presencia de intrones permite el corte y empalme alternativo del RNA.

Concepto

La traducción es la síntesis de un polipéptido dirigida por el RNA: en detalle

- Componentes moleculares de la traducción (pp. 320-323). Una célula traduce un mensaje del mRNA en una proteína con la ayuda del RNA de transferencia (tRNA). Después de unir los aminoácidos específicos, las moléculas de tRNA se alinean por medio de sus anticodones en los codones complementarios sobre el mRNA. Los ribosomas ayudan a facilitar este acoplamiento con los sitios de unión del mRNA y del tRNA.
- Construcción de un polipéptido (pp. 323-324). Los ribosomas coordinan las tres etapas de la traducción: iniciación, elongación y terminación. La formación de uniones peptídicas entre aminoácidos se cataliza por el rRNA. Numerosos ribosomas pueden traducir una sola molécula de mRNA simultáneamente, formando un polirribosoma.
- Terminación y orientación de la proteína funcional (pp. 324-326). Después de la traducción, las proteínas pueden modificarse de manera que afectan su forma tridimensional. Los ribosomas libres en el citosol inician la síntesis de todas las proteínas, pero las proteínas destinadas para el sistema de endomembranas o para la secreción se deben transportar al interior del RE. Estas proteínas tienen péptidos señal a los que se une la partícula de reconocimiento de señal (SRP), permitiendo que el ribosoma traductor se una al RE.

Concepto

El RNA desempeña múltiples papeles en la célula: resumen

El RNA puede formar enlaces de hidrógeno con otras moléculas de ácidos nucleicos (DNA o RNA). Puede asumir una forma tridimensional específica. Y tiene grupos funcionales que le permiten actuar como un catalizador, una ribozima (p. 327).

Concepto

La comparación de la expresión génica en los procariontes y en los eucariontes revela diferencias fundamentales.

Como las células procariontes carecen de envoltura nuclear, la traducción puede empezar mientras la transcripción todavía se está realizando. En la célula eucarionte, la envoltura nuclear separa la transcripción de la traducción y en el núcleo se produce un extenso procesamiento del RNA (pp. 327-328).

Concepto 🚺

Las mutaciones puntuales pueden afectar a la estructura y la función proteica

- Tipos de mutaciones puntuales (pp. 328-329). Una mutación puntual es una modificación de un par de bases del DNA, que puede llevar a la producción de una proteína no funcional o a ninguna. La sustitución de pares de bases puede causar mutaciones de sentido erróneo o sin sentido. Las inserciones o deleciones de pares de bases pueden producir mutaciones en el marco de lectura.
- Mutágenos (pp. 329-330). Las mutaciones espontáneas se pueden producir durante la replicación, la recombinación o la reparación del DNA. Los mutágenos químicos y físicos también pueden alterar los genes.

Autoevaluación

- 1. Las sustituciones de pares de bases que implican a la tercera base de un codón rara vez dan como resultado un error en el polipépti
 - a. Las sustituciones se corrigen antes de que comience la transcripción.
 - b. Las sustituciones están restringidas a los intrones.
 - c. Las reglas del apareamiento de bases son menos estrictas para la tercera base de los codones y anticodones.
 - d. La partícula de reconocimiento de señal corrige los errores de codificación.
 - e. Los errores transcritos atraen a las snRNP, que luego estimulan el corte y empalme y la corrección.
- 2. En las células eucariontes, la transcripción no puede empezar hasta que:
 - a. Las dos cadenas de DNA se separan completamente y se exponen al promotor.
 - b. Varios factores de transcripción se unen al promotor.
 - c. Se remueven los casquetes 5' del mRNA.
 - d. Se eliminan los intrones del DNA de la cadena molde.
 - e. Las DNA nucleasas aislaron la unidad de transcripción.
- 3. ¿Cuál de las oraciones siguientes no es verdadera para un codón?
 - a. Consta de tres nucleótidos.
 - b. Puede codificar el mismo aminoácido que otro codón.
 - c. Nunca codifica más de un aminoácido.
 - d. Se extiende desde un extremo de la molécula de tRNA.
 - e. Es la unidad básica del código genético.
- 4. La via metabólica de la síntesis de arginina es como sigue: Precursor → ornitina → citrulina → arginina

A B C

Beadle y Tatum descubrieron varias clases de mutantes de Neurospora que eran capaces de crecer en un medio mínimo con adición de arginina (véase la figura 17-2). Pudieron concluir que:

- a. Un gen codifica la vía metabólica completa.
- b. El código genético del DNA es un código de tripletes.
- c. Los mutantes de clase I tienen sus mutaciones en la cadena de nucleótidos después que los mutantes de clase II.
- d. Los mutantes de clase I tienen una enzima no funcionante en el paso A y los mutantes de clase II tienen una en el paso B.
- e. Los mutantes de clase III tienen enzimas no funcionales en todos los pasos.
- 5. El anticodón de una molécula de tRNA en particular es:
 - a. Complementaria al codón correspondiente en el mRNA.
 - b. Complementaria al triplete correspondiente en el rRNA.
 - c. La parte del tRNA que se une a un aminoácido específico.
 - d. Modificable, dependiendo del aminoácido que se una al tRNA.
 - e. Catalítica, convirtiendo al tRNA en una ribozima.
- 6. ¿Cuál de las afirmaciones siguientes no es verdadera para el procesamiento del RNA?
 - a. Los exones se cortan antes de que el mRNA abandone el núcleo.
 - b. Los nucleótidos se pueden añadir en ambos extremos del RNA.
 - c. Las ribozimas pueden actuar en el corte y empalme del RNA.
 - d. El corte y empalme del RNA puede ser catalizado por los esplice-
- e. Un transcrito primario a menudo es más largo que la molécula final de RNA que deja el núcleo.

- 7. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es verdadera para la traducción en procariontes y eucariontes?
 - a. La traducción se acopla a la transcripción.
 - b. El producto de la transcripción se lee de inmediato para su traducción.
 - c. El codón UUU codifica fenilalanina.
 - d. Los ribosomas son afectados por la estreptomicina.
 - e. La partícula de reconocimiento de señal (SRP) se une a los primeros 20 aminoácidos de ciertos polipéptidos.
- 8. Empleando la figura 17-5, identifique una secuencia de nucleótidos 5' → 3' en la cadena molde de DNA para un mRNA que codifica la secuencia polipeptídica Phe-Pro-Lys.
 - a. UUU-GGG-AAA
- d. CTT-CGG-GAA
- b. GAA-CCC-CTT
- e. AAA-CCC-UUU
- c. AAA-ACC-TTT
- 9. ¿Cuál de las siguientes mutaciones tendría más probabilidades de ejercer un efecto nocivo sobre un organismo?
 - a. Una sustitución de un par de bases.
 - b. Una deleción de tres nucleótidos cerca de la mitad de un gen.
 - c. Una deleción de un solo nucleótido en el medio de un intrón.
 - d. Una deleción de un solo nucleótido cerca del final de la secuencia de codificación.
 - e. Una inserción de un solo nucleótido en dirección 3' y cerca del comienzo de la secuencia de codificación.
- 10. ¿Qué componente no está directamente implicado en la traduc-

- a. mRNA b. DNA c. tRNA d. ribosomas e. GTP

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

El código genético (véase la figura 17-5) es rico en implicaciones evolutivas. Por ejemplo, adviértase que los 20 aminoácidos no están esparcidos al azar; la mayoría de los aminoácidos están codificados por un conjunto similar de codones. ¿Qué explicaciones evolutivas se pueden dar para este patrón? (Sugerencia: hay una explicación relacionada con el linaje histórico y otras explicaciones menos obvias relacionadas con la expresión de "la forma se adapta a la función".)

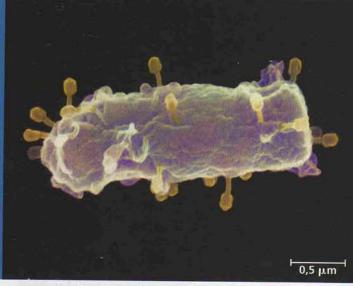
Problemas científicos

Un biólogo inserta un gen de una célula hepática humana en el cromosoma de una bacteria. La bacteria lo transcribe y traduce. La proteína producida es inútil y se descubre que contiene más aminoácidos que la proteína sintetizada por la célula eucarionte. Explique por qué.

Ciencia, tecnología y sociedad

Nuestra civilización genera muchos mutágenos químicos (por ejemplo, pesticidas) que modifican el medio ambiente de manera que aumentan la exposición a otros mutágenos, en especial a la radiación UV. ¿Qué deberían hacer los gobiernos para identificar mutágenos y regular su liberación al medio ambiente?

Genética de los virus y de las bacterias



▲ Figura 18-1. Bacteriófago T4 infectando a una célula de E. coli.

Conceptos clave

- **18-1** Los virus tienen un genoma pero solo pueden reproducirse dentro de una célula huésped
- **18-2** Los virus, los viroides y los priones son patógenos muy importantes de animales y plantas
- 18-3 La rapidez de la reproducción, la mutación y la recombinación genética contribuyen a la diversidad genética de las bacterias
- 18-4 Las bacterias individuales responden a los cambios ambientales por medio de la regulación de su expresión génica

Panorama general

Sistemas modelo microbianos

n la foto de la figura 18-1 se observa un hecho notable: el ataque de una célula bacteriana por numerosas estructuras que parecen "piruletas" en miniatura. En esta microfotografía electrónica de barrido en color se observan éstas estructuras, un tipo de virus llamado bacteriófago T4, infectando a la bacteria Escherichia coli. El virus pone en movimiento el control genético de la bacteria por medio de la inyección de su DNA dentro de la célula. La biología molecular nació en los laboratorios de los microbiólogos que estudian virus y bacterias. Agunos microorganismos como E. coli y sus virus se denominan sistemas modelo, debido a que los investigadores los utilizan con frecuencia en estudios que revelan principios biológicos amplios. Los experimentos con virus y bacterias proporcionaron gran parte de la evidencia de que los genes están compuestos por DNA y fueron esenciales en la resolución de los mecanismos moleculares de los procesos fundamentales de la replicación del DNA, la transcripción y la traducción.

Aparte de su valor como sistemas modelo, los virus y las bacterias tienen mecanismos genéticos únicos que son interesantes por sí mismos. Estos mecanismos especializados tienen aplicaciones importantes para comprender cómo causan enfermedades los virus y las bacterias. Además, las técnicas que permiten a los científicos manipular genes y transferirlos de un organismo a otro, emergieron del estudio de los microorganismos. Estas técnicas están teniendo un impacto importante, tanto en la investigación básica como en la biotecnología (véase el cap. 20).

En este capítulo estudiaremos la genética de los virus y de las bacterias. Recuerde que las bacterias son procariontes, con células mucho más pequeñas y con una organización más simple que las de los eucariontes, como las plantas y los animales. Los virus son aún más pequeños y más sencillos (fig. 18-2). Puesto que carecen de las estructuras y de la maquinaria metabólica presentes en las células, la mayoría de los virus son poco más que genes empaquetados en cubiertas proteicas. Comenzaremos con la estructura de los sistemas genéticos más sencillos que existen, y su papel como agentes causantes de enfermedad o patógenos. Luego examinaremos la genética de las bacterias y la regulación de su expresión genética.

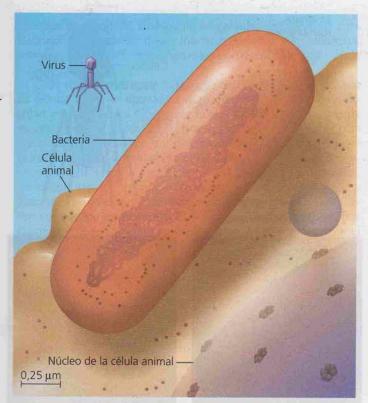
Concepto 18-1

Los virus tienen un genoma pero solo pueden reproducirse dentro de una célula huésped

Los científicos detectaron los virus de forma indirecta mucho antes de que pudieran verlos. La historia del descubrimiento de los virus comienza cerca de finales del siglo XIX.

El descubrimiento de los virus: investigación científica

La enfermedad del mosaico del tabaco impide el crecimiento de las plantas de tabaco y da a sus hojas una coloración moteada o en mosaico (fig. 18-3). En 1883, Adolf Mayer, un



▲ Figura 18-2. Comparación del tamaño de un virus, una bacteria y una célula animal. Solo se muestra una porción de una típica célula animal. Su diámetro es alrededor de diez veces mayor que la longitud de *E. coli*.

científico alemán, descubrió que podía transmitir la enfermedad de una planta a otra frotando las plantas sanas con la savia extraida de las hojas enfermas. Después de la búsqueda infructuosa de un germen infeccioso en la savia, Mayer concluyó que la enfermedad estaba causada por una bacteria extraordinariamente pequeña que no podía verse con el microscopio. Esta hipótesis fue probada una década más tarde por Dimitri Ivanowsky, un investigador ruso, que pasó la savia infectada de las hojas de tabaco a través de un filtro diseñado para eliminar bacterias. Después de filtrada, la savia todavía producía la enfermedad del mosaico.

Ivanowsky formuló la hipótesis de que eran bacterias las que causaban la enfermedad del mosaico del tabaco. Quizás, pensó, las bacterias eran tan pequeñas que pasaban a través del filtro o elaboraban una toxina filtrable que causaba la enfermedad. Esta última posibilidad fue descartada cuando el botánico holandés Martinus Beijerinck descubrió que el agente infeccioso de la savia filtrada podía reproducirse. Frotó las plantas con la savia filtrada y, después de que estas plantas desarrollaran la enfermedad, utilizó su savia para infectar más plantas, continuando el proceso a través de una serie de infecciones. Concluyó que el patógeno se había reproducido, porque su capacidad para causar la enfermedad no se atenuaba después de varias transferencias de una planta a otra.

En realidad, el patógeno solo se reproducía dentro del huésped que infectaba. A diferencia de las bacterias, el agente misterioso de la enfermedad del mosaico no podía cultivarse en medios nutritivos en tubos de ensayo ni en placas de Petri. Beijerinck imaginó que era una partícula reproductora más pequeña y sim-

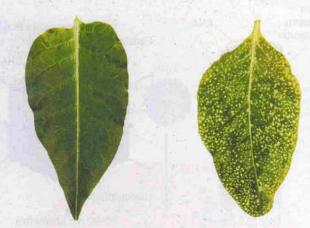


Figura 18-3. Infección por el virus del mosaico del tabaco (VMT). Una hoja de tabaco sana, no infectada (izquierda) comparada con una hoja infectada de forma experimental con el VMT (derecha).

ple que las bacterias. Sus sospechas se confirmaron en 1935 cuando el científico estadounidense Wendell Stanley cristalizó la partícula infecciosa, conocida ahora como el virus del mosaico del tabaco (VMT). A continuación, el VMT y muchos otros virus fueron visualizados con la ayuda del microscopio electrónico.

Estructura de los virus

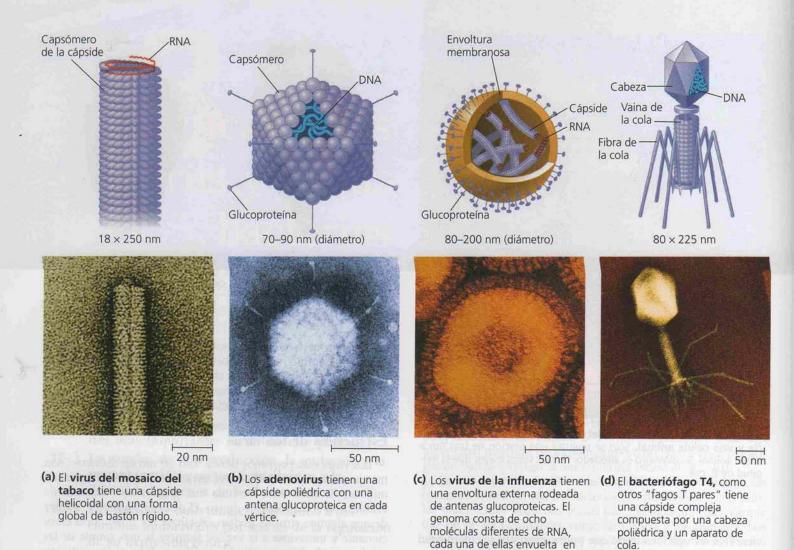
Los virus más pequeños tienen solo 20 nm de diámetro; son más pequeños que un ribosoma. En una cabeza de alfiler caben millones de ellos. Aun los virus más grandes son escasamente visibles con el microscopio óptico. El descubrimiento de Stanley de que algunos virus se podían cristalizar fue una noticia emocionante y misteriosa a la vez. Ni siquiera la más simple de las células puede formar cristales regulares. Pero si los virus no son células, entonces ¿qué son? Son partículas infecciosas que se componen de ácido nucleico encerrado dentro de una cubierta proteica y, en algunos casos, una envoltura membranosa. Examinemos más de cerca la estructura de los virus y cómo se reproducen.

Genomas virales

En general, los genes están formados por DNA de cadena doble –la doble hélice convencional– pero muchos virus desafían esta convención. Sus genomas pueden estar formados por DNA de cadena doble, DNA de cadena simple, RNA de cadena doble o RNA de cadena simple, dependiendo del tipo de virus. Se los conoce como DNA virus o RNA virus, de acuerdo con el tipo de ácido nucleico que contenga su genoma. En cualquier caso, el genoma está organizado, por lo general, como una molécula lineal simple o circular de ácido nucleico. Los virus más pequeños tienen solo cuatro genes, en tanto que el mayor tiene varios cientos.

Cápsides y envolturas

La cubierta proteica que encierra el genoma viral se denomina **cápside**. De acuerdo con el tipo de virus, la cápside puede tener forma de bastón, ser poliédrica o ser aún más compleja (como el T4). Las cápsides están construidas por un gran número de subunidades proteicas llamadas *capsómeros*, pero el



▲ Figura 18-4. Estructura viral. Los virus están constituidos por ácidos nucleicos (DNA o RNA) rodeados por una cubierta proteica (la cápside), y a veces, recubiertos por una envoltura membranosa. Las subunidades proteicas individuales que forman la cápside se denominan capsómeros. Si bien son diversos en tamaño y forma, los virus tienen características estructurales comunes, la mayoría de las cuales aparecen en los cuatro ejemplos que se muestran aquí (todas las micrografías son MET coloreadas).

una cápside helicoidal.

número de tipos diferentes de proteínas es pequeño. El virus del mosaico del tabaco tiene una cápside rígida con forma de bastón compuesta por más de mil moléculas de un solo tipo de proteína, ordenadas en forma de hélice (fig. 18-4a). Los adenovirus, que infectan el tracto respiratorio de los animales, tienen 252 moléculas proteícas idénticas dispuestas en una cápside poliédrica con 20 facetas triangulares, un icosaedro (fig. 18-4b).

Algunos virus tienen estructuras accesorias que ayudan a infectar a sus huéspedes. Por ejemplo, una envoltura membranosa rodea a las cápsides de los virus influenza y a muchos otros virus encontrados en animales (fig. 18-4c). Estas envolturas virales, que derivan de la membrana de la célula huésped, contienen fosfolípidos y proteínas de membrana de la célula huésped. También contienen proteínas y glucoproteínas de origen viral (las glucoproteínas son proteínas e hidratos de carbono unidos en forma covalente). Algunos virus llevan unas pocas moléculas enzimáticas virales dentro de sus cápsides.

Las cápsides más complejas se encuentran en los virus que infectan a las bacterias, llamados bacteriófagos o, simplemente, fagos. Los primeros fagos estudiados fueron siete que infectan a *E. coli*. Estos siete fagos se denominaron tipo 1 (T1), tipo 2 (T2), y así sucesivamente siguiendo el orden de su descubrimiento. Los tres fagos pares (T2, T4 y T6) resultaron ser muy similares en su estructura. Sus cápsides poseen cabezas icosaédricas que encierran el DNA. Adherido a la cabeza se encuentra una cola proteica con fibras que los fagos utilizan para fijarse a una bacteria (fig. 18-4d).

Características generales de los ciclos reproductivos virales

Los virus son parásitos intracelulares obligados: se pueden reproducir solo dentro de una célula huésped. Un virus aislado es incapaz de reproducirse ni de hacer algo más que infectar a una célula huésped adecuada. Los virus carecen de enzimas metabólicas, ribosomas o cualquier otro sistema para elaborar proteínas. Es decir, los virus aislados son solamente conjuntos de genes empaquetados en tránsito de una célula

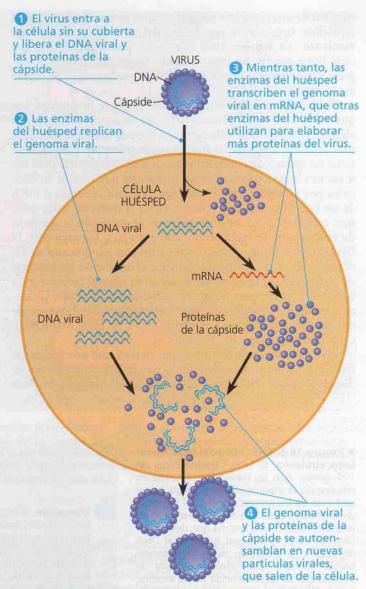
huésped a otra.

Cada tipo de virus puede infectar solo un espectro limitado de células huésped, llamado rango de huésped. Esta especificidad por el huésped procede de la evolución de los sistemas de reconocimiento de los virus. Los virus identifican sus células huésped por medio de un sistema de encaje del tipo "llavecerradura" entre proteínas externas del virus y moléculas receptoras específicas en la superficie de las células (probablemente, los receptores evolucionaron primero porque llevaban a cabo funciones beneficiosas para el organismo). Algunos virus ampliaron sus rangos de huésped. El virus del Nilo Occidental, por ejemplo, puede infectar mosquitos, aves y seres humanos y el de la encefalitis equina puede infectar mosquitos, aves, caballos y seres humanos. Otros virus tienen rangos de huésped tan estrechos que pueden infectar una sola especie. El virus del sarampión y los poliovirus, por ejemplo, solo infectan a los seres humanos. Además, la infección por virus de los eucariontes multicelulares generalmente está limitada a tejidos determinados. Los virus del resfriado o catarro humano infectan solo a las células que revisten el tracto respiratorio superior y el virus del SIDA se une a receptores específicos de ciertos tipos de leu-

Una infección viral comienza cuando el genoma de un virus se introduce en una célula huésped (fig. 18-5). El mecanismo por el cual este ácido nucleico entra en la célula varía en relación con el tipo de virus y con el tipo de célula huésped. Por ejemplo, los fagos T pares utilizan su elaborado aparato de la cola para inyectar el DNA dentro de una bacteria (véase la figura 18-4d). Una vez adentro, el genoma viral puede invadir a su huésped, reprogramando la célula para copiar el ácido nucleico viral y fabricar proteínas virales. El huésped aporta nucleótidos para producir ácidos nucleicos virales, y también enzimas, ribosomas, tRNA, aminoácidos, ATP y otros componentes que se necesitan para elaborar las proteínas codificadas por los genes del virus. La mayoría de los DNA virus emplean las DNA polimerasas de la célula huésped para sintetizar nuevos genomas a lo largo de los moldes (o plantillas) del DNA viral. En contraste, para replicar sus genomas, los RNA virus utilizan polimerasas especiales codificados por los virus que usan el RNA como molde (las células no infectadas, por lo general no fabrican enzimas para llevar a cabo este último proceso).

Después de producidas las moléculas de ácidos nucleicos y los capsómeros, la formación de nuevos virus a menudo es un proceso espontáneo de autoensamblaje. En efecto, el RNA y los capsómeros del VMT se pueden separar en el laboratorio y luego reensamblar para formar virus completos simplemente mezclando los componentes en condiciones adecuadas. El tipo de ciclo reproductivo viral más simple termina con la salida de cientos a miles de virus de la célula huésped infectada, un proceso que, con frecuencia, daña o destruye a la célula. Este daño y la muerte celular, como también las respuestas del cuerpo a esta destrucción, causan algunos de los síntomas asociados con las infecciones virales. La progenie viral que sale de una célula tiene el potencial para infectar a otras células, diseminando la infección viral.

Existen muchas variantes del ciclo reproductivo viral simplificado que analizamos en este panorama general. Ahora veremos en detalle algunas de estas variantes en virus bacterianos (fagos) y virus de animales; más adelante, en este capítulo trataremos los virus de plantas.



▲ Figura 18-5. Ciclo reproductivo viral simplificado. Un virus es un parásito intracelular obligado que utiliza el equipamiento y los precursores de su célula huésped para reproducirse. En esta forma más simple de ciclo viral, el parásito es un virus de DNA con una cápside que contiene un solo tipo de proteína.

Ciclos reproductivos de los fagos

Los fagos son los virus más conocidos de todos, aunque algunos de ellos son muy complejos. La investigación de los fagos condujo al descubrimiento de que algunos de los DNA virus de cadena doble se pueden reproducir mediante dos mecanismos alternativos: el ciclo lítico y el ciclo lisogénico.

El ciclo lítico

El ciclo reproductivo de un fago que culmina con la muerte de la célula huésped, se conoce como ciclo lítico. El término se refiere a la última etapa de la infección, durante la cual, la bacteria se lisa (estalla) y libera los fagos producidos en su interior. Cada uno de estos fagos puede infectar una célula sana y unos pocos ciclos líticos sucesivos pueden destruir a la población bacteriana completa en apenas unas horas. Un fago que se reproduce únicamente por medio del ciclo lítico es un fago virulento. La figura 18-6 ilustra los pasos principales del ciclo lítico del T4, un fago virulento típico. La figura y el epigrafe describen el proceso, que deberá estudiar antes de seguir avanzando.

Después de estudiar el ciclo lítico, usted se preguntará por qué los fagos no exterminan a todas las bacterias. En efecto, en algunos países se han utilizado tratamientos médicos con fagos para ayudar a controlar las infecciones bacterianas. Pero las bacterias no están indefensas. Primero, la selección natural produce mutantes bacterianos con sitios receptores que no son reconocidos por un tipo particular de fago. Segundo, cuando el DNA de un fago se introduce en una bacteria, a menudo, unas enzimas celulares llamadas endonucleasas de restricción o enzimas de restricción, lo reconocen como extraño y lo seccionan. El DNA propio de las células bacterianas está modificado desde el punto de vista químico para evitar el ataque de las enzimas de restricción. Pero así como la selección natural favorece a las bacterias con enzimas de restricción eficaces, también favorece a los fagos mutantes que son resistentes a estas enzimas. De esta manera, la relación parásito-huésped se halla en un flujo evolutivo constante.

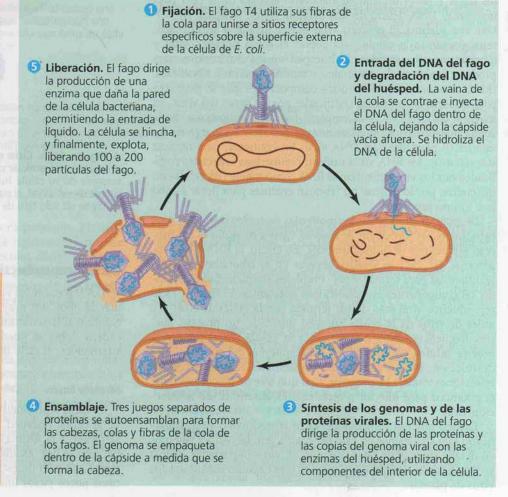
Existe todavía una tercera razón importante por la que las bacterias evitaron su extinción como resultado de la actividad de los fagos. En lugar de lisar sus células huésped, muchos fagos coexisten con ellas de una forma denominada ciclo lisogénico.

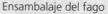
El ciclo lisogénico

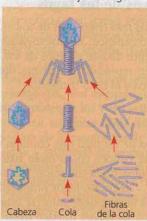
En contraste con el ciclo lítico, que mata a la célula huésped, el **ciclo lisogénico** replica el genoma del fago sin destruir al huésped. Los fagos capaces de utilizar ambos modos de reproducción dentro de una bacteria se llaman **fagos templados**. Un fago templado denominado lambda (λ), se emplea ampliamente en la investigación biológica. El fago λ se parece al T4, pero su cola tiene solo una fibra corta.

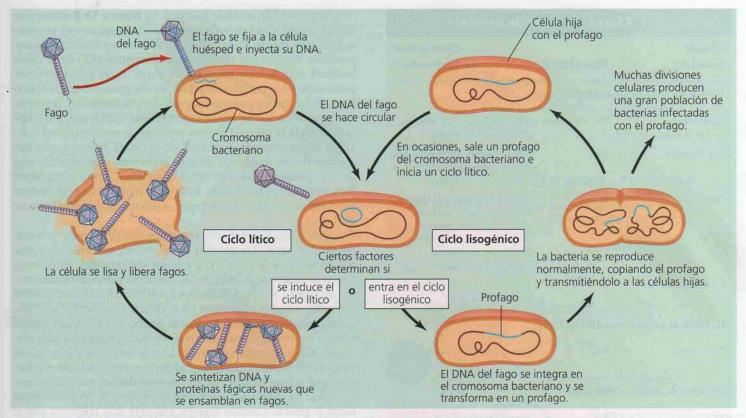
La infección de una célula de E. coli por un fago λ comienza cuando este último se une a la superficie de la célula e inyecta su DNA (fig. 18-7). Dentro del huésped, la molécula de DNA λ forma un círculo. Lo que sucede a continuación depende del modo reproductivo: el ciclo lítico o el ciclo lisogénico. Durante el ciclo lítico, los genes virales convierten de inmediato a la célula huésped en una fábrica productora de λ , y pronto, la célula se lisa y libera sus productos virales. Durante un ciclo lisogénico, sin embargo, la molécula de DNA λ se incorpora por recombinación genética (entrecruzamiento) en un sitio específico del cromosoma de la célula huésped. Al integrarse de este modo en el cromosoma bacteriano, el DNA viral se conoce como profago. Un gen del profago codifica una proteína que evita la transcripción de la mayoría de los otros genes del profago. Así, el genoma del profago es, en

Figura 18-6. Ciclo lítico del fago T4, un fago virulento. El fago T4 tiene cerca de 100 genes, que se transcriben y traducen empleando la maquinaria de la célula huésped. Uno de los primeros genes del fago traducidos después de que el DNA viral entre en la célula, codifica una enzima que degrada el DNA de la célula huésped (paso 2); el DNA del fago está protegido de la degradación porque contiene una forma modificada de citosina que no es reconocida por la enzima. El ciclo lítico entero, desde el primer contacto del fago con la superficie celular hasta la lisis de la célula, dura solo 20-30 minutos a 37 °C.









A Figura 18-7. Ciclos lítico y lisogénico del fago λ, un fago templado. Después de entrar en la célula bacteriana y adoptar una forma circular, el DNA λ puede iniciar de inmediato la producción de un gran número de progenies de

fago (ciclo lítico) o integrarse en el cromosoma bacteriano (ciclo lisogénico). En la mayoría de los casos, el fago λ sigue la vía lítica, que es similar a la detallada en la figura 18-6. Sin embargo, una vez que comienza el cíclo lisogénico, el

profago puede ser transportado en el cromosoma de la célula huésped durante muchas generaciones. El fago λ tiene una fibra principal en la cola, que es corta.

su mayor parte, silencioso dentro de la bacteria. Cada vez que la célula de *E. coli* se prepara para dividirse, replica el DNA del fago junto con el propio y traslada las copias a las células hijas. Una única célula infectada puede dar origen rápidamente a una gran población de bacterias portadoras del virus en forma de profagos. Este mecanismo permite que los virus se propaguen sin destruir a las células huésped de las que dependen.

El término *lisogénico* implica que los profagos son capaces de dar origen a fagos activos que lisan a sus células huésped. Esto se produce cuando el genoma λ sale del cromosoma bacteriano e inicia el ciclo lítico. Por lo general, es una señal del ambiente, como la radiación o la presencia de ciertas sustancias químicas, la que desencadena el cambio del modo lisogénico al modo lítico.

Además del gen para la proteína que evita la transcripción, durante los ciclos lisogénicos se pueden expresar también otros pocos genes del profago. La expresión de estos genes puede alterar el fenotipo del huésped, un fenómeno que puede tener una significación médica importante. Por ejemplo, las bacterias que causan enfermedades como la difteria, el botulismo y la escarlatina serían inocuas para los seres humanos si no fuera por ciertos genes del profago que hacen que las bacterias huésped elaboren toxinas.

Ciclos reproductivos de los virus de animales

Todo el mundo ha sufrido infecciones virales, como el herpes labial, la gripe o el resfriado común. Como todos los virus, aquellos que causan enfermedades en los seres humanos y en los animales se pueden reproducir solo en el interior de las células huésped. En los virus de animales están representadas muchas variaciones del esquema básico de la infección y la reproducción viral. Una variable esencial es la naturaleza del genoma viral: ¿está compuesto por DNA o RNA? ¿Es de cadena doble o simple? La naturaleza del genoma es la base para la clasificación de los virus que se muestra en el **cuadro 18-1**. Los virus de RNA de cadena simple se dividen, además, en tres clases (IV-VI), de acuerdo a cómo funciona el RNA del genoma en una célula huésped.

Otra característica importante de los virus es la presencia o la ausencia de una envoltura membranosa derivada de la membrana de la célula huésped. En vez de considerar todos los mecanismos de la infección y la reproducción viral, nos concentraremos en el papel de la envoltura viral y en el funcionamiento del RNA como material genético de muchos virus de animales. Aunque pocos bacteriófagos tienen envoltura o genoma de RNA, casi todos los virus de animales con genomas de RNA tienen una envoltura, como también algunos con genoma de DNA (véase el cuadro 18-1).

Envolturas virales

Un virus de animales utiliza su membrana externa, o envoltura viral (si la tiene) para introducirse en la célula huésped. En la superficie externa de esta envoltura se encuentran las glucoproteínas virales que se unen a las moléculas receptoras específicas

	Cuadro 18-1, Cla	ases de viru	ıs de animales	
	Clase/ Familia	Envoltura	Ejemplos/ Enfermedad	
	I. DNA de cadena doble (dsDNA)			
	Adenovirus (véase la figura 18-4b)	No	Enfermedades respiratorias; tumores en animales	
	Papovavirus	No	Papilomavirus (verrugas, cáncer cervical); poliomavirus (tumores en animales)	
	Herpesvirus	Si	Herpes simplex I y II (herpes facial y genital); varicella zóster (varicela, herpes zóster); virus de Epstein- Barr (mononucleosis, linfoma de Burkitt)	
	Poxvirus	Si	Virus de la viruela; virus de la viruela vacuna	
	II. DNA de cadena sencilla (ssDNA)			
	Parvovirus	No	Parvovirus B19 (exantema leve)	
III. RNA de cadena doble (dsRNA)				
	Reovirus	No	Rotavirus (diarrea); Virus de la fiebre por garrapatas de Colorado	
IV. RNA de cadena sencilla (dsRNA); sirve como mRNA				
	Picornavirus	No	Rinovirus (resfriado común); poliovirus, virus de la hepatitis A y otros virus entéricos (intestinales)	
	Coronavirus (véase la figura 18-11b)	Sf	Sindrome respiratorio agudo grave (SARS)	
	Flavivirus	Sí	Virus de la fiebre amarilla; virus del Nilo Occidental; virus de la hepatitis C	
	Togavirus	St gapting	Virus de la rubéola; virus de la encefalitis equina	
	V. ssRNA; molde para la síntesis de mRNA			
	Filovirus	Sí	Virus Ébola (fiebre hemorrágica)	
	Orthomixovirus (véase la figura 18-4c)	St	Virus influenza	
	Paramixovirus	Sí	Virus del sarampión; virus de la parotiditis	
	Rabdovirus	Sí	Virus de la rabia	
	VI. ssRNA; molde para la síntesis de DNA			
	Retrovirus (véase la figura 18-9)	Sf.	HIV, virus de la inmunodeficiencia humana (SIDA); virus tumorales RNA (leucemia)	

de la superficie de la célula huésped. La **figura 18-8** destaca los acontecimientos del ciclo reproductivo de un virus con envoltura y un genoma de RNA. Las enzimas celulares sintetizan glucoproteínas virales en el retículo endoplasmático (RE) de la célula huésped para formar nuevas envolturas. Estas glucoproteínas, incrustadas en la membrana del RE, se transportan hasta la superficie celular. En un proceso muy similar a la exocitosis, las cápsides virales nuevas se envuelven con una membrana a medida que salen de la célula. En otras palabras, la envoltura viral deriva de la membrana plasmática de la célula huésped, aunque algunas de las moléculas de esta membrana son especificadas por los genes virales. Los virus recubiertos ahora están libres para infectar a otras células. Este ciclo reproductivo no necesariamente mata a la célula huésped, a diferencia del ciclo lítico de los fagos.

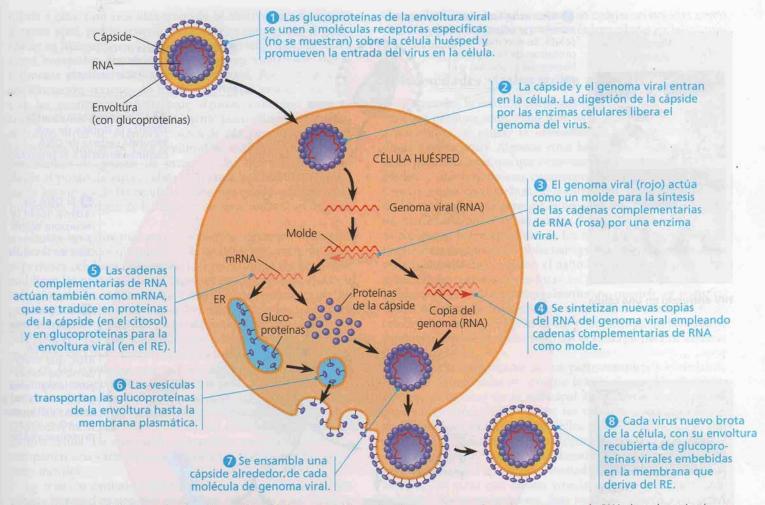
Algunos virus tienen envolturas que no derivan de la membrana plasmática. Las envolturas de los herpes virus, por ejemplo, derivan de la membrana nuclear del huésped. Estos virus tienen un genoma de DNA de cadena doble y se reproducen dentro del núcleo de la célula huésped, utilizando una combinación de enzimas virales y celulares para replicar y transcribir su DNA. En algunos casos, quedan algunas copias del DNA del herpes virus como minicromosomas en el núcleo de algunas células nerviosas. Allí permanecen en estado latente hasta que algún tipo de estrés físico o emocional desencadena un nuevo ciclo de producción viral activa. La infección de otras células por estos virus nuevos causa las vesículas características del herpes, como el herpes labial o genital. Cuando alguien adquiere una infección por el virus herpes, los brotes pueden recurrir a lo largo de toda la vida de la persona.

RNA como material genético viral

Aunque algunos fagos y la mayoría de los virus de plantas son RNA virus, la variedad más amplia de genomas de RNA se encuentra entre los virus que infectan a animales. Entre los tres tipos de genomas RNA de cadena simple encontrados en virus de animales, los genomas de los virus de la clase IV, pueden servir directamente como mRNA y, por eso, se pueden traducir en proteína viral inmediatamente después de la infección. En la figura 18-8 se muestra un virus de clase V, en el que el genoma de RNA sirve como molde para la síntesis del mRNA. El genoma de RNA se transcribe en cadenas de RNA complementarias, que funcionan tanto como mRNA y como moldes para la síntesis de copias adicionales del genoma de RNA. Al igual que todos los virus que requieren la síntesis de RNA → RNA para producir mRNA, este virus emplea una enzima viral que se encuentra empaquetada con el genoma dentro de la cápside.

Los RNA virus de animales que tienen los ciclos reproductivos más complicados son los **retrovirus** (clase VI). Estos virus están equipados con una enzima llamada **transcriptasa inversa**, que transcribe un molde de RNA en DNA, dando lugar a un flujo de información RNA \rightarrow DNA, opuesto a la dirección habitual. Este fenómeno inusual dio origen al nombre de retrovirus (*retro* significa "hacia atrás"). De particular importancia médica es el **HIV** (**virus de la inmunodeficiencia humana**), el retrovirus que causa el **SIDA** (**síndrome de inmunodeficiencia adquirida**). El HIV y otros retrovirus son virus con envoltura que contienen dos moléculas idénticas de RNA de cadena simple y dos moléculas de transcriptasa inversa (**fig. 18-9**).

Después de que el HIV ingresa en la célula huésped, se liberan sus moléculas de transcriptasa inversa en el citoplasma y

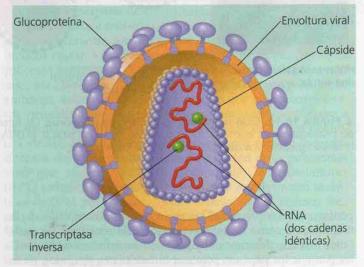


▲ Figura 18-8. Ciclo reproductivo de un virus RNA con envoltura. Aquí se muestra un virus con un genoma de RNA de cadena simple que actúa como molde para la síntesis de mRNA. Algunos virus con envoltura entran en la célula huésped por fusión de la envoltura con la membrana plasmática de la célula; otros entran por endocitosis. Para todos los virus de RNA con envoltura, la formación de envolturas nuevas para la progenie viral se produce por el mecanismo que se representa en esta figura.

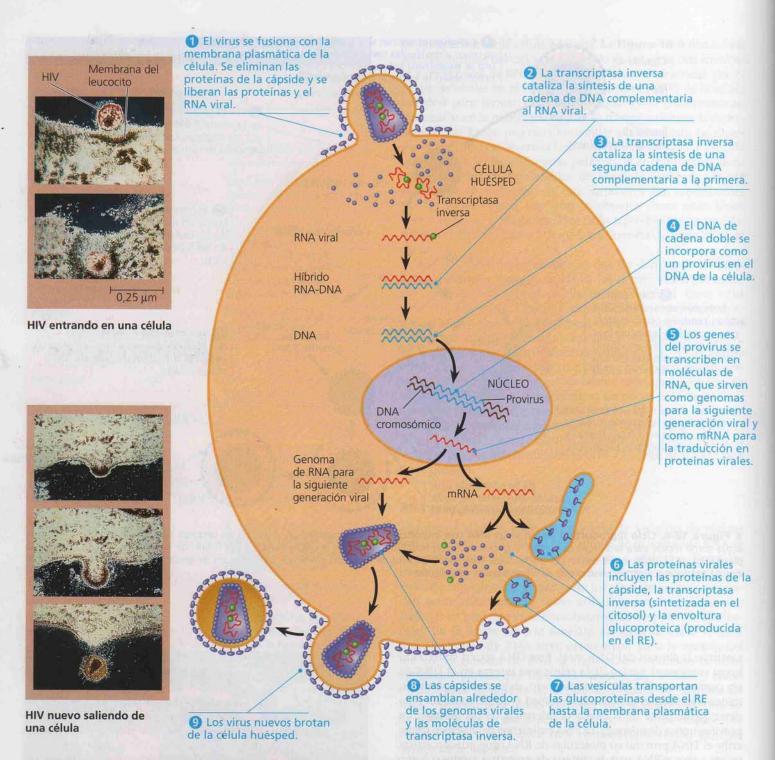
catalizan la síntesis del DNA viral. Este DNA recién sintetizado luego entra en el núcleo de la célula y se integra en el DNA de un cromosoma. El DNA viral integrado, denominado provirus, nunca abandona el genoma del huésped y queda como un residente permanente de la célula (a diferencia de un profago, un provirus nunca desaparece). La RNA polimerasa del huésped transcribe el DNA proviral en moléculas de RNA, que pueden actuar ya sea como mRNA para la síntesis de proteínas virales o como genomas para nuevas partículas virales liberadas de la célula. La figura 18-10 esquematiza el ciclo reproductivo del HIV, que es típico de un retrovirus. En el capítulo 43 describiremos cómo el HIV deteriora el sistema inmunitario en los enfermos de SIDA.

Evolución de los virus

En realidad, los virus no se ajustan a nuestra definición de organismos vivos. Un virus aislado es inerte desde el punto de vista biológico, incapaz de replicar sus genes o regenerar su propio abastecimiento de ATP. Sin embargo, tiene un programa genético escrito en el lenguaje universal de la vida. ¿Debemos



▲ Figura 18-9. Estructura del HIV, el retrovirus que causa el SIDA. Las glucoproteínas de la envoltura permiten que el virus se una a receptores específicos sobre ciertos leucocitos.



▲ Figura 18-10. Ciclo reproductivo del HIV, un retrovirus. Las fotos de la izquierda (MET) coloreadas artificialmente, muestran al virus entrando y saliendo de un leucocito humano. Nótese que en el paso 4, el DNA sintetizado a partir del genoma viral se integra en el DNA cromosómico de la célula huésped, una característica única de los retrovirus.

pensar en los virus como las moléculas más complejas de la naturaleza o como las formas de vida más sencillas? De cualquier manera, debemos doblegar nuestras definiciones habituales. Aunque los virus son parásitos intracelulares obligados, no se pueden reproducir de forma independiente, su utilización del código genético hace difícil negar su conexión evolutiva con el mundo vivo.

¿Cómo se originaron los virus? Debido a que dependen de las células para su propia propagación, probablemente, los virus no son descendientes de formas de vida precelular, sino que evolucionaron después de que aparecieran las primeras células. La mayoría de los biólogos moleculares se inclinan hacia la hipótesis de que los virus se originaron a partir de fragmentos de ácidos nucleicos celulares que podían moverse de una

célula a otra. Con esta idea coincide la observación de que un genoma viral, por lo general, tiene más en común con el genoma de su huésped que con los genomas de virus que infectan a otros huéspedes. En efecto, algunos genes virales son escencialmente idénticos a los genes del huésped. Por otra parte, la secuenciación reciente de muchos genomas virales demostró que las secuencias genéticas de algunos virus son bastante similares a las de virus aparentemente poco relacionados entre sí (como virus de animales y virus de plantas que comparten secuencias similares). Esta similitud genética puede reflejar la persistencia de grupos de genes virales que tuvieron éxito desde el punto de vista evolutivo durante la evolución temprana de los virus y de las células eucariontes que les servían como huéspedes. El origen de los virus constituye todavía un tema de debate

Quizás los virus más precoces fueron segmentos desnudos de ácidos nucleicos que pasaban de una célula a otra a través de superficies celulares lesionadas. La evolución de los genes que codifican las proteínas de las cápsides puede haber facilitado la infección de las células sanas. Como fuentes originales de los genomas virales son candidatos los plásmidos y los transposones, elementos genéticos que trataremos con más detalle en otra sección de este capítulo. Los plásmidos son pequeñas moléculas de DNA circular, encontrados en las bacterias y también en las levaduras, que son eucariontes unicelulares. Los plásmidos existen aparte del genoma celular, se pueden replicar con independencia de éste y, en ocasiones, son transferidos entre las células. Los transposones son segmentos de DNA que se pueden mover de una localización a otra dentro del genoma de una célula. De este modo, plásmidos, transposones y virus comparten una característica importante: son elementos genéticos móviles.

La relación evolutiva entre los virus y los genomas de sus células huésped es una asociación que convierte a los virus en sistemas modelo muy útiles en la biología molecular. El conocimiento de los virus tiene también aplicaciones prácticas, ya que éstos ejercen un impacto enorme sobre todos los organismos vivos por su capacidad de causar enfermedades.

Evaluación de conceptos

- 1. Compare el efecto de un fago lítico (virulento) y de uno lisogénico (templado) sobre una célula huésped.
- 2. ¿Cómo se reproducen algunos virus si no poseen ni sintetizan DNA?
- 3. ¿Por qué se dice que el HIV es un retrovirus?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 18-2

Los virus, los viroides y los priones son patógenos muy importantes de animales y plantas

Las enfermedades causadas por las infecciones virales afectan a los seres humanos, a las cosechas agrícolas y al ganado de todo el mundo. Otras entidades menos complejas, conocidas como viroides y priones, también originan enfermedades en las plantas y los animales.

Enfermedades virales en los animales

A menudo, la relación entre una infección viral y los síntomas que produce no es clara. Los virus pueden dañar o matar a las células, al causar la liberación de enzimas hidrolíticas desde los lisosomas. Algunos virus hacen que las células infectadas produzcan toxinas que ocasionan los síntomas de la enfermedad y algunos poseen componentes moleculares que son tóxicos, como las proteínas de la envoltura. El daño que causa un virus depende en parte de la capacidad del tejido infectado de regenerarse por división celular. Por lo general, las personas se recuperan completamente de los resfriados porque el epitelio del tracto respiratorio, infectado por el virus, se puede reparar a sí mismo. En contraste, el daño infligido por el poliovirus a las células nerviosas maduras es permanente, porque esas células no se dividen y, habitualmente, no pueden ser reemplazadas. Muchos de los síntomas temporales asociados con las infecciones virales, como la fiebre y los dolores, en realidad se producen por los propios esfuerzos del cuerpo para defenderse de la infección.

El sistema inmunitario es una parte compleja y esencial de las defensas naturales del cuerpo (véase el cap. 43). También constituye la base de la principal herramienta médica para prevenir las infecciones virales: las vacunas. Las vacunas son variantes o derivados inocuos de los microbios patógenos que estimulan al sistema inmunitario para desarrollar las defensas contra el patógeno real. La vacunación erradicó la viruela, que en una época fue una plaga devastadora en muchas partes del mundo. Los virus que causan viruela, polio y sarampión, solo infectan a los seres humanos. Este rango de huésped tan estrecho fue crítico para que la Organización Mundial de la Salud lograra erradicar con éxito la viruela; campañas de vacunación similares se están llevando a cabo en todo el mundo para erradicar a los otros dos virus también. Se dispone de vacunas eficaces contra la rubéola, la parotiditis, la hepatitis B y otras numerosas enfermedades virales.

Si bien las vacunas pueden prevenir ciertas afecciones virales, la tecnología médica realmente puede hacer muy poco para curar la mayoría de las infecciones virales una vez que se producen. Los antibióticos que nos ayudan a eliminar las infecciones bacterianas son ineficaces contra los virus. Los antibióticos matan a las bacterias por medio de la inhibición de procesos específicos de los patógenos, catalizados por enzimas, pero los virus tienen pocas o ninguna enzima propia. Sin embargo, existen unos pocos fármacos que combaten a ciertos virus. La mayoría de los fármacos antivirales se parecen a los nucleósidos e interfieren con la síntesis de ácidos nucleicos virales. Uno de ellos es el aciclovir, que impide la reproducción del virus del herpes por inhibición de la polimerasa viral que sintetiza su DNA. Igualmente, la azidotimidina (AZT) reduce la reproducción del HIV al interferir con la síntesis de DNA por la transcriptasa inversa. En los últimos diez años se ha llevado a cabo un gran esfuerzo para desarrollar fármacos contra el HIV. En la actualidad se sabe que son más eficaces los tratamientos combinados, a veces, llamados "cócteles", que incluyen varios fármacos, como por ejemplo, dos homólogos de nucleósidos y un inhibidor de las proteasas que interfiere con una enzima necesaria para el ensamblaje de las partículas virales.

Virus emergentes

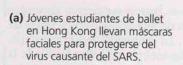
A menudo se denominan virus emergentes a los virus que aparecen de repente o que de pronto llaman la atención de los científicos médicos. El HIV, el virus del SIDA, es un ejemplo clásico: este virus apareció en San Francisco (Estados Unidos) a principios de la década de 1980, aparentemente, en forma espontánea. El virus mortal Ébola, reconocido inicialmente en África Central, es uno de varios virus emergentes que causan la fiebre hemorrágica, un síndrome a menudo mortal, caracterizado por fiebre, vómitos, hemorragia masiva y colapso del aparato circulatorio. Otros numerosos virus nuevos causan encefalitis, inflamación del cerebro. Un ejemplo es el virus del Nilo Occidental, que apareció por primera vez en Nueva York en 1999 y se diseminó a los 48 estados contiguos de los Estados Unidos.

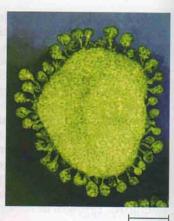
Una enfermedad viral de aparición aun más reciente es el síndrome respiratorio agudo grave (SARS), que se presentó por primera vez en el sur de China en noviembre de 2002 (fig. 18-11a). Durante un brote mundial desde noviembre de 2002 hasta julio de 2003, alrededor de 8 000 personas fueron infectadas, de las que fallecieron más de 700. Los investigadores identificaron de inmediato al agente causante del SARS como un coronavirus, un virus con genoma de RNA de cadena simple (clase IV) del cual no se sabía que provocara enfermedad en los seres humanos (fig. 18-11b).

¿De dónde proceden y cómo irrumpen en la escena humana estos virus, dando origen a enfermedades raras o desconocidas? Tres procesos contribuyen a la emergencia de las enfermedades virales. Primero, la mutación de virus existentes es una de las fuentes principales de estas enfermedades nuevas. Los RNA virus tienden a tener una tasa extraordinariamente alta de mutación porque los errores en la replicación de sus genomas RNA no son corregidos por la actividad correctora de pruebas. Algunas mutaciones permiten evolucionar a los virus existentes y transformarse en nuevas variedades genéticas (cepas) que pueden causar enfermedad en individuos que habían desarrollado inmunidad contra los virus antiguos. La epidemia de la gripe, por ejemplo, se debe a cepas nuevas del virus influenza que son suficientemente diferentes en su composición genética de las cepas anteriores por lo que las personas ofrecen una inmunidad leve frente a ellas.

Otra fuente de enfermedades virales nuevas es la diseminación de virus ya existentes de una especie huésped a otra. Los científicos estiman que alrededor de tres cuartas partes de las nuevas enfermedades humanas se originan en los animales. Por ejemplo, el hantavirus es común en los roedores, en especial en el ratón ciervo. La población de ratones ciervo en el sudoeste de los Estados Unidos se incrementó considerablemente en 1993 después de una estación inusualmente húmeda que aumentó el alimento de los roedores. Muchas personas, que inhalaron polvo que contenía restos de orina y heces de ratones infectados, contrajeron el hantavirus y docenas de ellas murieron. El origen del virus que causa el SARS aún no había sido determinado en la primavera de 2004, aunque algunos candidatos son ciertos animales exóticos encontrados en los mercados de China. Y, a principios de 2004, en el sudeste de Asia hubo informes de los primeros casos de personas infectadas con un virus de la gripe que previamente solo se ha visto en las aves. Si este virus evoluciona de modo que pueda diseminarse fácilmente de persona a persona, el potencial para causar una epidemia humana grave es significativo. En efecto, existe una evidencia sólida de que la pandemia de la gripe de 1918-1919,







30 nm

(b) El agente causante del SARS es un coronavirus como éste (TEM coloreada), llamado así por la "corona" glucoproteínas que salen de la envoltura.

▲ Figura 18-11. SARS (síndrome respiratorio agudo grave), una enfermedad viral de aparición reciente.

que mató a alrededor de 40 millones de personas, se originó en las aves.

Por último, la diseminación de una enfermedad viral desde una población pequeña y aislada puede conducir a una epidemia extensa. Por ejemplo, el SIDA transcurrió sin nombre y fue virtualmente desconocido durante décadas antes de que empezara a diseminarse alrededor del mundo. En este caso, factores tecnológicos y sociales, incluyendo la posibilidad de realizar viajes internacionales, las transfusiones de sangre, la promiscuídad sexual y el abuso de drogas intravenosas, permitieron que una enfermedad rara se convirtiera en una epidemia mundial.

De este modo, los virus emergentes no suelen ser nuevos; en cambio, son virus preexistentes que mutan, se diseminan a nuevas especies huésped o se difunden más ampliamente en las especies huésped habituales. Los cambios en el comportamiento del huésped o los cambios ambientales pueden aumentar el tráfico viral responsable de las enfermedades emergentes. Por ejemplo, nuevas vías a través de áreas remotas pueden permitir que los virus se diseminen entre poblaciones humanas antes aisladas. Otro problema es la tala forestal para conseguir terreno para cultivos, un desastre ambiental que pone a los seres humanos en contacto con otros animales que pueden albergar virus capaces de infectarlos.

Enfermedades virales en las plantas

Se conocen más de 2000 tipos de enfermedades virales en las plantas y, en total, representan una pérdida estimada en 15 000 millones de dólares anuales en todo el mundo debido a la destrucción de las cosechas. Los síntomas comunes de la infección viral son manchas decoloradas o marrones sobre las hojas y los frutos, crecimiento interrumpido y daño a las flores o a las raíces, todos tendientes a disminuir el rendimiento y la calidad de las cosechas (fig. 18-12).

Los virus de plantas tienen la misma estructura básica y modo de replicación que los virus de los animales. La mayoría de los virus de las plantas descubiertos hasta ahora, incluyendo el virus del mosaico del tabaco (VMT), tiene un genoma de RNA. Pueden tener una cápside con forma de bastón, como el VMT (véase la figura 18-4a); otros tienen una cápside poliédrica.

Las enfermedades virales de las plantas se esparcen a través de dos vías principales. En la primera, llamada transmisión horizontal, una planta es infectada por una fuente externa del virus. Como el virus invasor debe traspasar la capa protectora externa de células de la planta (la epidermis), ésta se vuelve más susceptible a las infecciones virales si ha sido dañada por el viento, o los insectos. Los insectos plantean una amenaza doble, porque pueden actuar también como portadores del virus, transmitiendo la enfermedad de una planta a otra. Los granjeros y los jardineros pueden transmitir los virus de las plantas de manera inadvertida en las tijeras de podar u otras herramientas. Otra vía de infección viral es la transmisión vertical, en la que una planta hereda una infección viral de un progenitor. Se puede producir una trans-

misión vertical en la propagación asexual (por ejemplo, por los vástagos) o en la reproducción sexual, por medio de semillas

infectadas.

Una vez que un virus entra en una célula vegetal y comienza a reproducirse, los componentes virales pueden diseminarse a lo largo de la planta pasando a través de los plasmodesmas, las conexiones citoplasmáticas que penetran las paredes de las células vegetales adyacentes (véase la figura 6-28). Las proteínas codificadas por los genes virales pueden alterar el diámetro de los plasmodesmas

para permitir el paso de las proteínas o los genomas virales. Los científicos aun no han encontrado cura para la mayoría de las enfermedades virales de las plantas. De modo que sus esfuerzos están concentrados, principalmente, en reducir la incidencia y la transmisión de estas enfermedades y en cultivar variedades de plantas para cosecha que sean relativamente resistentes a ciertos virus.

Viroides y priones: los agentes infecciosos más simples

Son tan pequeños y simples como los virus y forman parte de otra clase de patógenos: los viroides. Son moléculas circulares de RNA, de solo varios cientos de nucleótidos de largo, que infectan a las plantas. Una enfermedad por viroides ha matado a más de 10 millones de palmeras de cocos en Filipinas. Los viroides no codifican proteínas pero se pueden replicar en las células vegetales huésped, aparentemente, utilizando enzimas celulares. Estas moléculas pequeñas de RNA parecen causar errores en los sistemas reguladores que controlan el crecimiento de las plantas, por lo que los síntomas que se asocian de manera típica con las enfermedades por viroides son el desarrollo anormal y la restricción del crecimiento.

Una lección importante aprendida de los viroides es que una única molécula puede constituir un agente infeccioso que disemina una enfermedad. Pero los

viroides son ácidos nucleicos, cuya capacidad para replicarse es bien conocida. Aun más sorprendente es la evidencia relacionada con las proteínas infecciosas, llamadas priones, que parecen causar numerosas enfermedades degenerativas del cerebro en varias especies animales. Estas enfermedades son la "tembladera" o scrapie en las ovejas, la enfermedad de las vacas locas, que ha afectado a la industria de la carne en Europa en los últimos años y la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob en los seres humanos, que causó la muerte de 125 británicos en la década pasada. Es muy probable que los priones se transmitan en la comida, como en el caso del consumo de carne cargada de priones del ganado con la enfermedad de las vacas locas. Dos características de los priones son especialmente alarmantes. Primero, los priones son agentes de acción muy lenta; el período de incubación

hasta que los síntomas aparecen es de alrededor de diez años. Segundo, los priones son virtualmente indestructibles; no se destruyen ni se desactivan por el calor a temperaturas de cocción normal. Hasta la fecha, no existe cura conocida para las enfermedades por priones y la única esperanza para desarrollar tratamientos eficaces radica en la comprensión del mecanismo de infección.

¿Cómo puede una proteína, que no se puede replicar a sí misma, ser un patógeno transmisible? De acuerdo con la hipótesis dominante, un prión es una forma mal plegada de una proteína que normalmente está presente en las células cerebrales. Cuando el prión penetra en una célula que contiene la forma normal de la proteína, el prión la convierte en su versión (fig. 18-13). De esta manera, los priones pueden desencadenar repetidas veces reacciones en cadena que incrementan su número. Este modelo, propuesto por primera

vez a comienzos de la década de 1980, ahora es ampliamente aceptado.

▲ Figura 18-12. Infección viral de las plantas. La infección con determinados virus causa la ruptura" o veteado del color de la flor del tulipán (arriba), parches marrones irregulares sobre los tomates (izquierda, centro), y manchas negras sobre la calabaza (abajo).

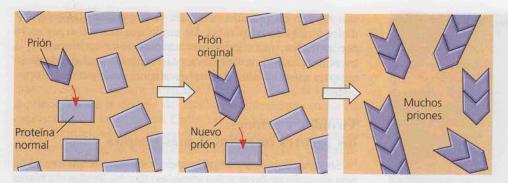


Figura 18-13. Modelo de propagación de los priones. Los priones son versiones mal plegadas de las proteínas cerebrales normales. Cuando un prión entra en contacto con un "gemelo" normal, puede inducirle a asumir la forma anormal. La reacción en cadena resultante puede continuar hasta que los priones se acumulan en agregados a niveles peligrosos, causando un mal funcionamiento celular y una eventual degeneración del cerebro.

Evaluación de conceptos

18-2

- Describa dos maneras por las que un virus preexistente se convierte en un virus emergente.
- 2. Compare la transmisión horizontal con la vertical de los virus en las plantas.
- 3. ¿Por qué el período de incubación largo de los priones aumenta su peligro como causa de enfermedad humana?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 16-3

La rapidez de la reproducción, la mutación y la recombinación genética contribuyen a la diversidad genética de las bacterias

Al estudiar los mecanismos de replicación viral, los investigadores también aprenden los mecanismos que regulan la replicación del DNA y la expresión genética en las células. Las bacterias son igualmente valiosas como modelos microbianos en la investigación genética, pero por razones diferentes. Como células procariontes, las bacterias permiten a los investigadores estudiar la genética molecular en los organismos reales más simples. Con el advenimiento de la secuenciación del genoma a gran escala, en poco tiempo se ha acumulado información acerca de numerosas especies procariontes. Sin embargo, excepto que digamos lo contrario, nos concentraremos en lo que se aprendió sobre la bien estudiada bacteria intestinal Escherichia coli, también llamada "la rata de laboratorio de la biología molecular".

El genoma bacteriano y su replicación

El componente principal del genoma en la mayoría de las bacterias es una molécula de DNA circular, de cadena doble, que se asocia con una pequeña cantidad de proteína. Si bien nos referiremos a esta estructura como el *cromosoma bacteriano*, es muy diferente de los cromosomas eucariontes, que tienen moléculas de DNA lineal asociadas con una gran cantidad de proteínas. En *E. coli*, el DNA cromosómico se compone de alrededor de 4,6 millones de pares de nucleótidos, que repre-

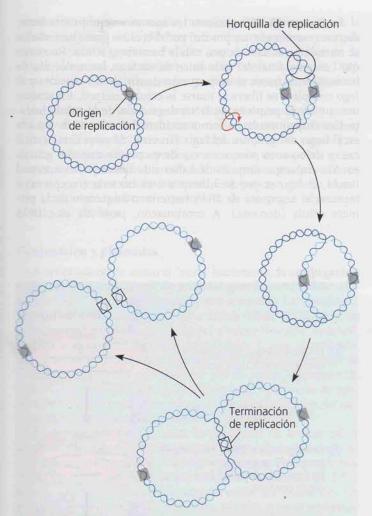
sentan cerca de 4 400 genes. Esto representa 100 veces más DNA del que se encuentra en un virus típico, pero solo alrededor de una milésima parte del DNA de una célula humana promedio. Aun así, es una cantidad muy grande de DNA para ser empaquetado en un contenedor tan pequeño.

Si se extendiera, el DNA de *E. coli* mediría cerca de un milímetro de longitud, 500 veces más que la célula. Dentro de una bacteria, sin embargo, ciertas proteínas hacen que el cromosoma se enrolle apretadamente y se "superenrolle", formando un paquete denso que ocupa solo parte de la célula. Esta región densa del DNA, llamada **nucleoide**, no está limitada por membranas como el núcleo de una célula eucarionte. Además del cromosoma, muchas bacterias también tienen plásmidos, círculos de DNA mucho más pequeños. Cada plásmido tiene solo un número pequeño de genes, desde unos pocos hasta varias docenas. Usted aprenderá más sobre los plásmidos en esta sección.

Las células bacterianas se dividen por fisión binaria, que está precedida por la replicación del cromosoma bacteriano (véase la figura 12-11). A partir de un único origen de replicación, la síntesis del DNA progresa en ambas direcciones alrededor del cromosoma circular (fig. 18-14). Las bacterias pueden proliferar muy rápidamente en un ambiente favorable, ya sea en un hábitat natural o en un cultivo de laboratorio. Por ejemplo, cultivada bajo condiciones óptimas E. coli se puede dividir cada 20 minutos. Un cultivo de laboratorio que comienza con una única célula sobre una placa de agar que contiene nutrientes puede producir una colonia de 107 a 108 bacterias en 12 horas. La velocidad de reproducción en el hábitat natural del organismo, el intestino grueso (colon) de los mamíferos, pueden ser más lenta. Una duplicación en el colon humano dura alrededor de 12 horas, por ejemplo, pero esto es suficiente para reemplazar las 2×10^{10} bacterias eliminadas cada día en las heces.

Mutación y recombinación genética como fuentes de la variación genética

La fisión binaria es un proceso asexual, es decir, la producción de descendencia a partir de un solo progenitor. Así, la mayoría de las bacterias de una colonia son idénticas, desde el punto de vista genético, a la célula progenitora. La mutación, sin embargo, puede hacer que algunos de los descendientes difiera levemente en su constitución genética. La probabilidad de que se produzca una mutación espontánea en un gen determinado de E. coli es de 1×10^{-7} por división celular, solo una en cada 10 millones. Pero entre los 2×10^{10} células nuevas de E. coli que se originan cada día en un solo colon humano, habrá aproximadamente (2×10^{10}) $(1 \times 10^{-7}) = 2$ 000 bacterias con una mutación en ese gen. El número total de mutaciones



A Figura 18-14. Replicación de un cromosoma bacteriano. Desde un origen, la replicación del DNA progresa en ambas direcciones alrededor del cromosoma circular hasta que se reproduce el cromosoma por completo. Las enzimas que cortan, rotan (flecha roja) y sellan la doble hélice evitan el enmarañamiento del DNA. Recuerde que aunque la dirección general de la replicación del DNA es hacia afuera desde el origen en ambas direcciones, en cada horquilla de replicación se sintetiza una cadena nueva de forma discontinua en dirección hacia el origen (véase la figura 16-16).

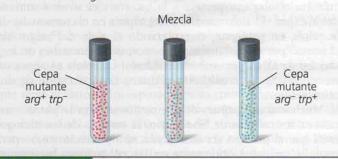
cuando se consideran los 4 300 genes de *E. coli* es de 4 300 × 2 000 = 9 millones por día por huésped humano. Lo importante es que las nuevas mutaciones, aunque raras individualmente, pueden incrementar la diversidad genética de manera significativa cuando las velocidades reproductivas son muy altas debido a la duración breve de la generación. Esta diversidad, a su vez, afecta la evolución de las poblaciones bacterianas: las poblaciones que están compuestas por individuos que están bien equipados desde el punto de vista genético para el ambiente local se reproducirán más que las poblaciones con individuos menos adaptados.

Por el contrario, las mutaciones nuevas aportan una contribución relativamente pequeña a la variación genética en una población de organismos que se reproducen lentamente, como los seres humanos. La mayoría de las variaciones hereditarias que observamos en una población humana no se debe a la creación de alelos originales por mutaciones nuevas, sino a la recombinación de los alelos existentes durante la reproducción sexual (véase el cap. 15). Aún en las bacterias, donde las mutaciones nuevas son la fuente principal de la variación individual, la recombinación genética, definida como la combinación del DNA a partir de dos orígenes, produce una diversidad adicional. En la mayoría de los casos que trataremos aquí, las dos fuentes de DNA son los genomas de dos células bacterianas separadas, en las que el DNA genómico de una célula termina en el genoma de la otra.

La **figura 18-15** muestra un tipo de experimento que aporta evidencias de que se produce recombinación genética en las bacterias. Este experimento utilizó dos cepas mutantes de *E. coli*, cada una incapaz de sintetizar un aminoácido necesario, bien triptófano o arginina. Como resultado, las cepas mutantes no pudieron crecer en un medio mínimo que contenía solo glucosa (como fuente de carbono orgánico) y sales. Sin embargo, cuando

Figura 18-15 Thyestigación ¿Una célula bacteriana puede adquirir genes de otra célula bacteriana?

EXPERIMENTO Los investigadores tenían dos cepas mutantes, una que podía sintetizar arginina pero no triptófano (arg+ trp-) y una que podía fabricar triptófano pero no arginina (arg- trp+). Se cultivó a cada cepa mutante y a una mezcla de ambas cepas en un medio líquido que contenía todos los aminoácidos necesarios. Se distribuyeron muestras de cada cultivo líquido en placas que contenían una solución de glucosa y sales inorgánicas (medio mínimo), solidificado con agar.



Solo las muestras del cultivo mezclado contenían células que dieron origen a colonias en un medio mínimo que carecía de aminoácidos.



Puesto que solo las células que pueden sintetizar arginina y triptófano (células arg+trp+) pueden desarrollar colonias en un medio mínimo, la falta de colonias en las dos placas de control demostró que no se produjeron más mutaciones que restablecieran esta capacidad a las células de las cepas mutantes. Así, cada célula de la muestra que formó una colonia en un medio mínimo debe haber adquirido uno o más genes de una célula de la otra por recombinación genética.

las bacterias de las dos cepas se incubaban juntas, aparecían células que podían crecer en ese medio mínimo, lo que indicaba que fabricaban tanto triptófano como arginina. El número de estas células excedía bastante lo que podía atribuirse a la mutación. La mayoría de las células que podían sintetizar ambos aminoácidos debe haber adquirido uno o más genes de la otra cepa, presumiblemente por recombinación genética.

Mecanismos de transferencia de genes y recombinación genética en las bacterias

Las bacterias se diferencian de los eucariontes en los mecanismos utilizados para unir el DNA de dos individuos en una célula. En los eucariontes, los procesos sexuales de la meiosis y de la fertilización combinan el DNA de dos individuos en un solo cigoto (véase el cap. 13). Pero la meiosis y la fertilización no se producen en los procariontes. En cambio, otros tres procesos—transformación, transducción y conjugación— reúnen el DNA bacteriano de individuos diferentes.

Transformación

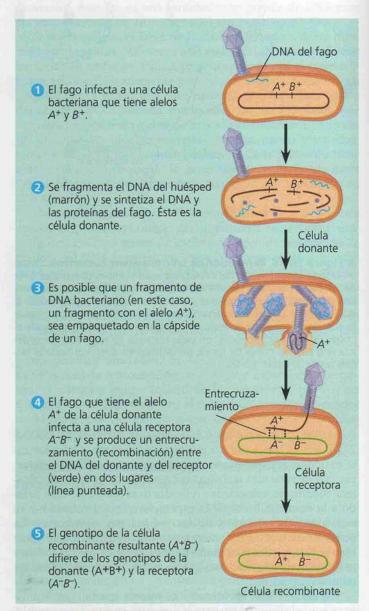
En el contexto de la genética bacteriana, el proceso de transformación es la alteración del genotipo y el fenotipo de una célula bacteriana por la captación de DNA extraño y desnudo del ambiente circundante. Por ejemplo, las bacterias de una cepa inocua de Streptococcus pneumoniae pueden transformarse en células causantes de neumonía por la captación de DNA de un medio que contiene células muertas y trituradas de la cepa patógena (véase la figura 16-2). Esta transformación se produce cuando una célula viva no patógena toma un trozo de DNA portador del alelo de la patogenicidad, que codifica para una cubierta celular que protege a la bacteria del sistema inmune del huésped. El alelo extraño se incorpora en el cromosoma de la célula no patógena, reemplazando el alelo del rasgo "sin cubierta" por recombinación genética, un intercambio de segmentos de DNA por entrecruzamiento. La célula es ahora un recombinante: su cromosoma contiene DNA derivado de dos células diferentes.

Muchos años después de que se descubriera la transformación en los cultivos de laboratorio, la mayoría de los biólogos creía que el proceso era demasiado raro y fortuito como para cumplir un papel importante en las poblaciones bacterianas naturales. Pero, desde entonces, los investigadores han comprobado que muchas bacterias poseen proteínas de superficie que reconocen y transportan el DNA de especies relacionadas cercanamente hacia el interior de la célula, la cual puede incorporar luego el DNA extraño en el genoma. E. coli y algunas otras bacterias parecen carecer de este mecanismo de transformación. Sin embargo, al poner E. coli en un medio de cultivo que contiene una concentración relativamente elevada de iones de calcio, se estimula artificialmente a las células a incorporar pequeños fragmentos de DNA. En biotecnología, esta técnica se aplica para introducir genes extraños en el genoma de E. coli, genes que codifican proteínas útiles como la insulina y la hormona de crecimiento humana.

Transducción

En el proceso conocido como **transducción**, los fagos (virus que infectan bacterias) llevan genes bacterianos de una célula huésped a otra como resultado de aberraciones en el ciclo reproductivo del fago.

La **figura 18-16** representa los acontecimientos de la *transducción generalizada*, un proceso por el cual los genes bacterianos se transfieren al azar de una célula bacteriana a otra. Recuerde que cerca del final del ciclo lítico de un fago, las moléculas de los ácidos nucleicos se empaquetan dentro de las cápsides y el fago completo se libera al lisarse la célula huésped. En ocasiones, un trozo pequeño de DNA degradado de la célula huésped es empaquetado en forma accidental dentro de la cápside en el lugar del genoma del fago. Un virus de estas características es defectuoso porque carece de su propio material genético. Sin embargo, después de haber sido liberado del huésped lisado, el fago se puede adherir a otra bacteria (receptora) e inyectar el segmento de DNA bacteriano adquirido de la primera célula (donante). A continuacón, parte de este DNA



▲ Figura 18-16. Transducción generalizada. A veces, los fagos pueden llevar fragmentos al azar del cromosoma del huésped que contienen genes bacterianos de una célula (donante) a otra (receptora). El DNA transferido se puede recombinar con el genoma del receptor, dando lugar a una célula recombinante.

puede reemplazar a la región homóloga del cromosoma de la célula receptora si se produce un entrecruzamiento en cada extremo del fragmento. En este caso, el cromosoma de la célula receptora se transforma en una combinación de DNA derivado de dos células; se ha producido una recombinación genética.

Los fagos templados, es decir, capaces de integrar su genoma en el cromosoma bacteriano como un profago (véase la figura 18-7), pueden llevar a cabo una transducción especializada. En este proceso, un profago toma solo unos pocos genes bacterianos adyacentes cuando sale del cromosoma y los transfiere a una nueva célula huésped. Este proceso puede lograr una transferencia eficiente, pero solo de los genes adyacentes al sitio del profago.

Conjugación y plásmidos

A veces conocida como el "sexo" bacteriano, la conjugación es la transferencia directa de material genético entre dos células bacterianas que se unen en forma temporal. La transferencia de DNA es de una vía: una célula dona su DNA y su "compañera" lo recibe. El donante, a veces llamado "macho", emplea apéndices denominados pili para fijarse al receptor, que a veces se denomina "hembra" (fig. 18-17). Después de contactar una célula receptora, el pili se retrae, juntando las dos células, como un arpón. Se forma luego un puente de apareamiento citoplasmático temporal entre las dos células, lo que constituye la vía para la transferencia del DNA.

En la mayoría de los casos, la capacidad de formar pili y donar DNA durante la conjugación proviene de la presencia de un fragmento especial de DNA llamado factor F (F por fertilidad). El factor F puede existir como un segmento de DNA dentro del cromosoma bacteriano o como un plásmido. Un plásmido es una molécula pequeña, circular y autorreplicante de DNA separada del cromosoma bacteriano. Ciertos plásmi-

Pili 1 um

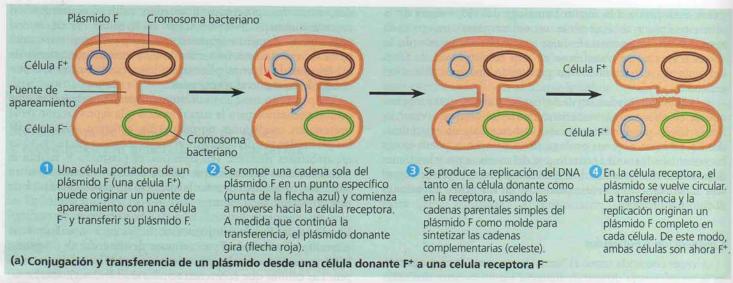
▲ Figura 18-17. Conjugación bacteriana. La célula donante *E. coli* (izquierda) extiende sus pili, uno de los cuales se adhiere a la célula receptora. Ambas células se unirán, permitiendo que se forme un puente citoplasmático de apareamiento entre ellas. A través de este puente, el donante transferirá DNA al receptor (MET en color).

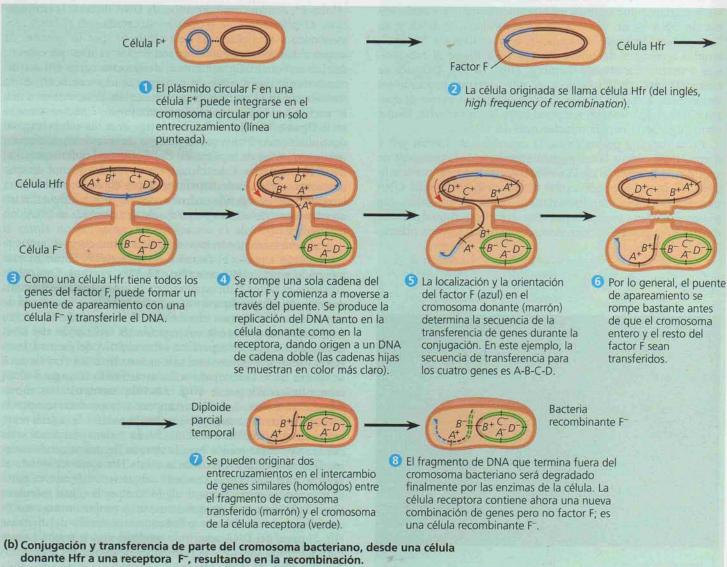
dos, como los plásmidos F, pueden sufrir una integración reversible dentro del cromosoma de la célula. Se denomina **episoma** al elemento genético que se puede replicar como parte del cromosoma bacteriano o de forma independiente de él. Además de algunos plásmidos, los virus templados, como el fago λ , actúan como episomas.

Un plásmido tiene solo un número pequeño de genes, que no son necesarios para la supervivencia y la reproducción de la bacteria en condiciones normales. Sin embargo, los genes de los plásmidos pueden conferir ventajas sobre las bacterias vivas en ambientes difíciles. Por ejemplo, el plásmido F facilita la recombinación genética, que puede resultar ventajosa en un ambiente cambiante que no favorece a las cepas existentes de una población bacteriana.

El plásmido F y la conjugación. El factor F y su forma de plásmido, el plásmido F, se compone de alrededor de 25 genes, la mayoría de los cuales son necesarios para la producción de pili. Las células que contienen el plásmido F, designadas como células F+, actúan como donantes de DNA durante la conjugación. El plásmido F se replica en sincronía con el DNA cromosómico y la división de una célula F+, por lo general, da origen a dos descendientes que son F+. Las células que carecen del factor F en cualquier forma, designadas como F-, actúan como receptoras durante la conjugación. La condición F+ es transferible en el sentido de que una célula F+ convierte a una F- en F+ cuando las dos células se conjugan, como se muestra en la figura 18-18a, en la página siguiente. La célula original continúa siendo F+ porque el proceso de transferencia afecta a un tipo especial de replicación del DNA: una cadena parental de DNA con factor F se transfiere a través del puente de apareamiento y cada cadena parental actúa como un molde para la síntesis de la segunda cadena en su respectiva célula. En un acoplamiento de células F+ y F-, solo se transfiere el DNA con

Los genes cromosómicos se pueden transferir durante la conjugación cuando el factor F de las células donantes está integrado en el cromosoma (fig. 18-18b, arriba). Una célula que tiene el factor F incorporado en su cromosoma se denomina célula Hfr (high frequency of recombination, alta frecuencia de recombinación). Como una célula F+, una célula Hfr actúa como donante durante la conjugación: la replicación del DNA se inicia en un punto específico sobre el DNA del factor F integrado; desde ese punto, una sola cadena de DNA con factor F se mueve hacia la compañera F-, arrastrando consigo el DNA cromosómico adyacente (fig. 18-18b, centro). Los movimientos aleatorios de las bacterias casi siempre interrumpen la conjugación mucho antes de que pueda pasarse la cadena entera del cromosoma Hfr a la célula F-. La cadena simple de cada célula sirve como molde para la síntesis de una segunda cadena. De este modo, el DNA de la célula Hfr continúa siendo el mismo, mientras que la célula F- adquiere DNA nuevo, parte de él, cromosómico. Durante algún tiempo, la célula receptora es un diploide parcial porque contiene su propio cromosoma Fcompleto más el DNA cromosómico transferido del donante Hfr. Si parte del DNA adquirido se alinea con la región homóloga del cromosoma F-, se pueden intercambiar los segmentos de DNA (fig. 18-18b, abajo). La reproducción de esta célula da origen a una población de bacterias recombinantes con genes derivados de dos células diferentes. Este proceso de conjugación y recombinación explica los resultados del experimento de la figura 18-15, en el que una de las cepas bacterianas era Hfr y la otra F-.





▲ Figura 18-18. Conjugación y recombinación en E. coli. La replicación del DNA que acompaña la transferencia de un plásmido F o parte de un cromosoma bacteriano Hfr se denomina replicación por circulos rodantes. A veces se denomina modelo "papel higiénico", debido al modo en el que se desenrolla la cadena simple del DNA de la célula donante y se mueve hacia el interior de la célula receptora.

Plásmidos R y resistencia antibiótica. En la década de 1950, algunos médicos japoneses comenzaron a observar que algunos pacientes de hospital sufrían disentería bacteriana, que produce diarrea grave; no respondían a los antibióticos que, en general, habían sido eficaces hasta ese momento. Aparentemente, se había desarrollado resistencia a estos antibióticos en ciertas cepas de Shigella, el patógeno. Finalmente, los investigadores identificaron los genes específicos que confieren la resistencia antibiótica a Shigella y a otras bacterias patógenas. A veces, la mutación de un gen cromosómico de un patógeno puede causar resistencia. Por ejemplo, una mutación en un gen puede reducir la capacidad del patógeno de transportar un antibiótico determinado hacia el interior de la célula. La mutación en un gen diferente puede alterar la proteína diana intracelular para una molécula de antibiótico, reduciendo su efecto inhibitorio. Algunas bacterias tienen genes de resistencia que codifican enzimas que destruyen en forma específica ciertos antibióticos, como la tetraciclina o la ampicilina. Los genes que confieren este tipo de resistencia, en general, son transportados por plásmidos conocidos como plásmidos R (R de resistencia).

La exposición de una población bacteriana a un antibiótico específico, ya sea en un cultivo de laboratorio o dentro del organismo del huésped, eliminará a las bacterias sensibles al antibiótico pero no a aquellas que por casualidad tienen plásmidos R con genes que se oponen al antibiótico. La teoría de la selección natural predice que en estas circunstancias, la fracción de la población bacteriana portadora de genes para la resistencia antibiótica se incrementará y esto es exactamente lo que sucede. Las consecuencias médicas también son predecibles: las cepas resistentes de los patógenos se están volviendo más comunes y hacen más difícil el tratamiento de ciertas infecciones bacterianas. El problema se agrava por el hecho de que muchos plásmidos R, como los plásmidos F, tienen genes que codifican pili sexuales que les permiten la transferencia de plásmidos de una célula a otra por conjugación. Para empeorar las cosas todavía más, algunos plásmidos R llevan hasta diez genes de resistencia a muchos antibióticos. ¿Cómo es que tantos genes de resistencia a antibióticos forman parte de un solo plásmido? La respuesta afecta a otro tipo de elemento genético móvil, que investigamos a continuación.

Transposición de elementos genéticos

En la sección previa, usted aprendió cómo el DNA de una célula bacteriana puede ser transferido a otra célula y recombinado en el genoma del receptor. El DNA de una sola célula también puede sufrir recombinación debido al movimiento de los así llamados elementos genéticos transponibles o, simplemente, elementos transponibles, dentro del genoma de la célula. A diferencia del plásmido o del profago, los elementos transponibles no existen nunca de forma independiente, sino que siempre forman parte del DNA del cromosoma o del plásmido. Durante el movimiento de estos elementos, llamado transposición, el elemento transponible se mueve desde un sitio en el DNA de la célula hacia otro -el sitio diana- mediante un tipo de proceso de recombinación. En una célula bacteriana, un elemento transponible puede moverse dentro del cromosoma, desde un plásmido al cromsoma (o viceversa) o desde un plásmido a otro.

Los elementos transponibles se llaman, a veces, "genes saltarines", pero la frase es engañosa porque nunca se despegan por completo del DNA de la célula (el sitio del DNA original y

el nuevo se reúnen por plegamiento del DNA). Algunos elementos transponibles se mueven desde una localización del DNA a otra por medio de un mecanismo de "cortar y pegar". Otros se mueven por un mecanismo de "copiar y pegar", en el que el elemento transponible se replica en su sitio original y se inserta una copia en otra parte. En otras palabras, el elemento transponible se añade a un sitio nuevo sin desaparecer del sitio original.

Si bien los elementos transponibles varían en su selectividad para los sitios diana, la mayoría puede moverse a muchas localizaciones alternativas en el DNA. Esta capacidad para esparcir ciertos genes a lo largo del genoma hace que la transposición tenga diferencias fundamentales respecto de otros mecanismos de recombinación genética. Durante la transformación bacteriana, la transducción generalizada y la conjugación (y también durante la meiosis en los eucariontes), la recombinación se produce entre regiones homólogas del DNA, regiones de secuencias de bases idénticas o muy similares que pueden sufrir apareamiento de bases. Por el contrario, la inserción de un elemento transponible en un sitio nuevo no depende de las secuencias de bases complementarias. Un elemento transponible puede mover genes a un sitio donde nunca existieron genes de ese tipo.

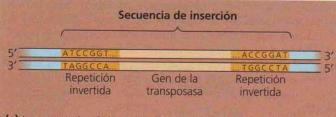
Secuencias de inserción

Los elementos transponibles más simples, llamados secuencias de inserción, solo existen en las bacterias. Una secuencia de inserción contiene un solo gen, que codifica una transposasa, una enzima que cataliza el movimiento de la secuencia de inserción de un sitio a otro dentro del genoma. El gen de la transposasa se halla delimitado por un par de secuencias de DNA no codificantes de alrededor de 20 a 40 nucleótidos de largo que se denominan repeticiones invertidas porque la secuencia de bases en un extremo de la secuencia de inserción se repite al revés y hacia atrás (invertida) en el otro extremo (fig. 18-19a). La transposasa reconoce estas repeticiones invertidas como los límites de la secuencia de inserción. Durante la transposición, las moléculas de la enzima se unen con las repeticiones invertidas y con un sitio diana en otra parte del genoma, y catalizan el corte y el sellado necesario del DNA.

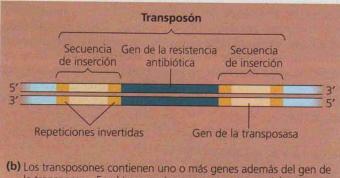
Una secuencia de inserción puede provocar mutaciones si se transpone dentro de la secuencia de codificación de un gen o en una región del DNA que regula la expresión genética. Este mecanismo de mutación es intrínseco a la célula, en contraste con la mutagénesis debida a factores extrínsecos, como la radiación ambiental y las sustancias químicas. Las secuencias de inserción representan cerca del 1,5% del genoma de *E. coli*. Sin embargo, la mutación de un gen determinado por transposición se produce solo rara vez, alrededor de uno en 10 millones de generaciones. Esto es casi lo mismo que la tasa de mutación espontánea debida a otros factores.

Transposones

En el genoma bacteriano, también se mueven de un lado a otro unos elementos transponibles más largos y complejos que las secuencias de inserción, que se llaman **transposones**. Además del DNA requerido para la transposición, los transposones incluyen otros genes que los acompañan en la travesía, como los de resistencia antibiótica. En algunos transposones bacterianos, los genes adicionales se encuentran en el medio entre dos secuencias de inserción **(fig. 18-19b)**. Es como si dos



(a) Las secuencias de inserción, los elementos transponibles más simples en las bacterias, contienen un único gen que codifica la transposasa, la cual cataliza el movimiento dentro del genoma. Las repeticiones invertidas son versiones inversas y hacia atrás de cada una; solo se muestra una parte. La secuencia de repeticiones invertidas varía de un tipo de secuencia de inserción a otro.



- (b) Los transposones contienen uno o más genes además del gen de la transposasa. En el transposón que se muestra aquí, hay un gen para la resistencia a un antibiótico localizado entre dos secuencias de inserción gemelas. El gen para la resistencia antibiótica se transporta como parte del transposón cuando éste se inserta en un sitio nuevo en el genoma.
- ▲ Figura 18-19. Elementos genéticos transponibles en las bacterias. Estos diagramas no están a escala; la mayoría de los transposones son considerablemente más largos que las secuencias de inserción.

secuencias de inserción aterrizaran por casualidad relativamente cerca en el genoma y ahora viajasen juntas, acompañadas por todo el DNA que existe entre ellas, como un único elemento transponible. Otros transposones bacterianos no contienen secuencias de inserción, y tienen repeticiones invertidas diferentes en sus extremos.

En contraste con las secuencias de inversión, que no parecen beneficiar a las bacterias de ninguna manera específica, los transposones pueden ayudarlas a adaptarse a nuevos ambientes. Antes mencionamos que un solo plásmido R puede transportar varios genes para la resistencia a antibióticos diferentes. Esto se explica porque los transposones pueden añadir un gen para la resistencia antibiótica a un plásmido que ya llevaba genes para la resistencia a otros antibióticos. La transmisión de este plásmido compuesto a otras células bacterianas por división celular o conjugación puede diseminar luego la resistencia a una variedad de antibióticos en toda la población bacteriana. En un ambiente rico en antibióticos, la selección natural favorece a las bacterias que poseen plásmidos R con múltiples genes para la resistencia antibiótica a través de una serie de transposiciones.

Los transposones no son exclusivos de las bacterias, sino que también constituyen componentes importantes de los genomas eucariontes. Usted podrá conocer los elementos transponibles en los eucariontes en el capítulo 19.

Evaluación de conceptos



- Distinga los tres mecanismos de transferencia de DNA de una célula bacteriana a otra.
- 2. ¿Cuáles son las similitudes y las diferencias entre el DNA de un fago lisogénico y un plásmido?
- 3. Explique por qué el proceso de conjugación puede conducir a la recombinación genética del DNA cromosómico en un acoplamiento Hfr × F⁻, pero no en uno F⁺ × F⁻.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 18-4

Las bacterias individuales responden a los cambios ambientales por medio de la regulación de su expresión génica

Las mutaciones y los diversos tipos de transferencia de genes originan una variación genética que hace posible la selección natural. Y ésta, actuando durante muchas generaciones, puede aumentar la proporción de individuos en una población bacteriana que se adapten a una nueva condición ambiental. Pero, ¿cómo puede una bacteria individual, encerrada dentro del genoma que heredó, enfrentarse a la fluctuación ambiental?

Considere, por ejemplo, una célula individual de *E. coli* que vive en el ambiente errático de un colon humano y para su nutrición depende de los hábitos caprichosos de alimentación de su huésped. Si el ambiente carece del aminoácido triptófano, que la bacteria necesita para sobrevivir, la célula responde activando una vía metabólica que elabora triptófano a partir de otro compuesto. Más tarde, si el huésped humano ingiere una comida rica en triptófano, la célula bacteriana deja de producirlo, ahorrándose de este modo malgastar sus recursos para fabricar una sustancia que se puede obtener de la solución circundante ya prefabricada. Éste es solo un ejemplo de cómo la bacteria adapta su metabolismo a los ambientes cambiantes.

El control metabólico se produce en dos niveles (fig. 18-20). Primero, las células pueden ajustar la actividad de las enzimas que ya están presentes. Ésta es una respuesta bastante rápida, que se basa en la sensibilidad de muchas enzimas a las señales químicas que aumentan o disminuyen su actividad catalítica (véase el cap. 8). Por ejemplo, la actividad de la primera enzima en la vía de la síntesis del triptófano es inhibida por el producto final de esa vía. Así, si el triptófano se acumula en una célula, se interrumpe la síntesis de más triptófano por inhibición de la actividad de la enzima. Esta inhibición por retroalimentación, típica de las vías anabólicas (biosintéticas), le permite a la célula adaptarse a las fluctuaciones a corto plazo en el suministro de la sustancia que necesita.

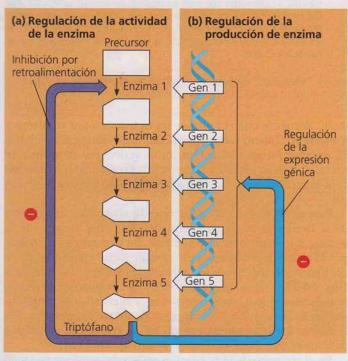
Segundo, las células pueden ajustar la cantidad de enzimas que deben sintetizar; esto es, pueden regular la expresión de los genes que codifican las enzimas. Si, por ejemplo, el ambiente continúa suministrándole todo el triptófano que la célula necesi-

ta, detiene la fabricación enzimática que actúa en la vía del triptófano. Este control de la producción de enzimas se realiza a nivel de la transcripción, la síntesis del RNA mensajero que codifica a esas enzimas. De manera más general, muchos genes del genoma bacteriano se "encienden" o se "apagan" por cambios en el estado metabólico de la célula. El mecanismo básico para este control de la expresión génica en las bacterias, descrito como el modelo del operón, fue descubierto en 1961 por François Jacob y Jacques Monod en el Instituto Pasteur de París. Veamos qué es y cómo funciona un operón, empleando el control de la síntesis del triptófano como primer ejemplo.

Operones: el concepto básico

E. coli sintetiza triptófano a partir de una molécula precursora en una serie de pasos y cada reacción está catalizada por una enzima específica (véase la figura 18-20). Los cinco genes que codifican estas enzimas están agrupados en el cromosoma bacteriano. Un solo promotor sirve para los cinco, lo que constituye una unidad de transcripción (recuerde, como vio en el capítulo 17, que un promotor es un sitio donde la RNA polimerasa se puede unir al DNA y comenzar la transcripción). De este modo, la transcripción da origen a una molécula larga de mRNA que codifica las cinco enzimas de la vía del triptófano. La célula puede traducir este mRNA en cinco polipéptidos separados debido a que está marcada con codones de iniciación y de terminación que indican dónde comienza y termina la secuencia codificante de cada polipéptido.

Una ventaja clave de agrupar los genes de funciones relacionadas en una unidad de transcripción es que con un sim-



▲ Figura 18-20. Regulación de una vía metabólica. En la vía de la síntesis del triptófano, la abundancia del triptófano puede (a) inhibir la actividad de la primera enzima en la vía (inhibición por retroalimentación), una respuesta rápida, y (b) reprimir la expresión de los genes para todas las enzimas que se necesitan para la vía, una respuesta a más largo plazo. El símbolo 🌑 significa inhibición.

ple "interruptor" de encendido-apagado se puede controlar todo el grupo de genes relacionados desde el punto de vista funcional. Cuando una célula de E. coli elabora triptófano para sí misma porque el medio nutritivo carece de este aminoácido, se sintetizan todas las enzimas de esta vía metabólica al mismo tiempo. El interruptor es un segmento de DNA llamado operador. Tanto su localización como su nombre se corresponden con su función: ubicado dentro del promotor o entre el promotor y los genes codificadores de las enzimas, el operador controla el acceso de la RNA polimerasa a los genes. Todos juntos, el operador, el promotor y los genes -que controlan el segmento íntegro de DNA requerido para la producción de enzimas de la vía del triptófano- constituyen un operón. Aquí estamos analizando el operón trp (trp por triptófano), uno de los muchos operones del genoma de E. coli (fig. 18-21).

Si el operador es el interruptor para controlar la transcripción, ¿cómo funciona este interruptor? El operón trp se enciende por sí mismo; esto es, la RNA polimerasa puede unirse al promotor y transcribir los genes del operón. Una proteína llamada represor trp puede apagar el operón. El represor se une al operador e interrumpe la fijación de la RNA polimerasa al promotor, impidiendo la transcripción de genes. Una proteína represora es específica; es decir, reconoce y se une solo al operador de un operón en particular. El represor que apaga al operón trp uniéndose al operador trp no tiene efecto sobre otros

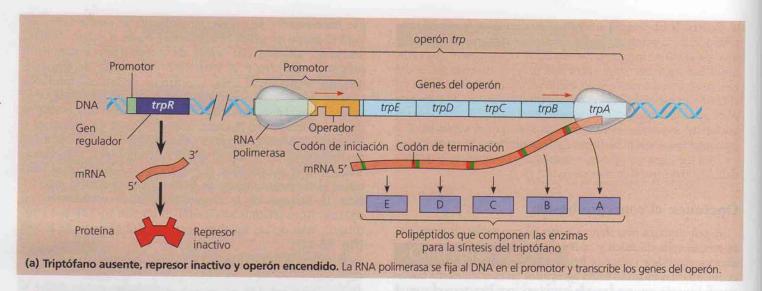
operones en el genoma de E. coli.

El represor trp es el producto de un gen regulador llamado trpR, que está localizado a alguna distancia del operón que controla y tiene su propio promotor. Los genes reguladores se expresan de forma continua, si bien a baja velocidad, y unas pocas moléculas de represor trp están siempre presentes en las células de E. coli. ¿Por qué, entonces, el operón trp no está permanentemente apagado? Primero, la unión de los represores y los operadores es reversible. Un operador oscila entre dos estados: uno con el represor unido y otro sin el represor unido. La duración relativa de cada estado depende del número de moléculas represoras activas que hay alrededor. Segundo, el represor trp, como la mayoría de las proteínas reguladoras, es una proteína alostérica, con dos formas alternativas, activa e inactiva (véase la figura 8-20). Se sintetiza en la forma inactiva que tiene escasa afinidad con el operador trp. Solo si el triptófano se une al represor trp en un sitio alostérico, la proteína represora cambia a la forma activa que puede fijarse al operador, apagándolo.

En este sistema, el triptófano actúa como un correpresor, una molécula pequeña que coopera con una proteína represora para apagar al operón. A medida que se acumula el triptófano, más moléculas de este aminoácido se asocian con las moléculas represoras trp que pueden entonces unirse al operador trp y cerrar la producción de enzimas de la vía del triptófano. Éste es un ejemplo de cómo la expresión génica responde con rapidez a los cambios del ambiente celular interno y externo.

Operones reprimibles e inducibles: dos tipos de regulación génica negativa

Se dice que el operón trp es un operón reprimible porque su transcripción por lo general está activa pero se puede inhibir (reprimir) cuando una molécula específica pequeña (triptófano) se une alostéricamente a una proteína reguladora. Por el contrario, un operón inducible generalmente está inactivo pero



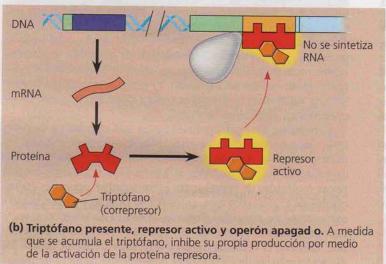


Figura 18-21. El operón trp: síntesis regulada de enzimas reprimibles. El triptófano es un aminoácido producido por una vía anabólica catalizada por enzimas reprimibles. (a) Cinco genes codifican a los polipéptidos que sintetizan las enzimas de esta vía. Están agrupados, junto con un promotor y un operador, en el operón trp. El operador trp está localizado dentro del promotor trp. (b) La acumulación de triptófano, el producto final de la vía, reprime la transcripción del operón trp, bloqueando, de este modo, la síntesis de todas las enzimas de la vía. Aquí se muestra el mecanismo en E. coli.

puede ser estimulado (inducido) cuando una molécula específica pequeña interactúa con una proteína reguladora. El ejemplo clásico de un operón inducible es el operón *lac* (lac por lactosa), el tema de la investigación pionera de Jacob y Monod.

El disacárido lactosa (el azúcar de la leche) es accesible a E. coli si el huésped humano bebe leche. El metabolismo de la lactosa comienza con la hidrólisis del disacárido en sus componentes monosacáridos, glucosa y galactosa, una reacción catalizada por la enzima β -galactosidasa. En una célula de E. coli que se desarrolla en ausencia de lactosa solo están presentes unas pocas moléculas de esta enzima. Si si se agrega el disacárido al ambiente de la bacteria, el número de moléculas de β -galactosidasa aumenta en las células mil veces en 15 minutos.

El gen para la β -galactosidasa forma parte del operón lac, que incluye otros dos genes que codifican enzimas que actúan en el metabolismo de la lactosa. La unidad de transcripción íntegra está bajo el comando de un solo operador y promotor. El gen regulador lacI, localizado fuera del operón, codifica una proteína represora alostérica que puede apagar al operón lac por unión con el operador. Hasta aquí, es igual que la regulación del operón trp, pero existe una diferencia impor-

tante. Recuerde que el represor *trp* es inactivo por sí mismo y requiere triptófano como correpresor para unirse al operador. El represor *lac*, por el contrario, es activo por sí mismo, se une al operador y apaga al operón *lac*. En este caso, una molécula específica pequeña, llamada **inductor**, *inactiva* al represor.

Para el operón *lac*, el inductor es la alolactosa, un isómero de la lactosa formado en cantidades pequeñas a partir de la lactosa, que se introduce en la célula. En ausencia de lactosa (y por lo tanto de alolactosa), el represor *lac* se encuentra en su configuración inactiva y los genes del operón *lac* se silencian (fig. 18-22a). Si se agrega lactosa en las cercanías de la célula, la alolactosa se une con el represor *lac* y altera su conformación, anulando la capacidad del represor de unirse al operador. Sin la unión del represor, el operón *lac* se transcribe en mRNA para las enzimas que utilizan lactosa (fig. 18-22b).

En el contexto de la regulación génica, las enzimas de la vía de la lactosa se conocen como enzimas inducibles, porque una señal química (en este caso, la alolactosa) induce su síntesis. De forma análoga, se dice que son reprimibles las enzimas para la síntesis del triptófano. Las enzimas reprimibles, por lo general, actúan en vías anabólicas, que sintetizan productos finales

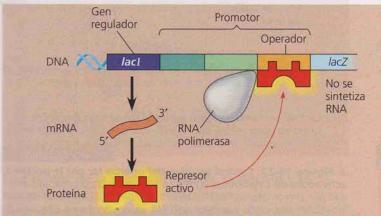
esenciales a partir de materias primas (precursores). Mediante de la suspensión de la producción de un producto final, cuando éste está presente en cantidades suficientes, la célula puede asignar sus precursores orgánicos y la energía para otros usos. Por el contrario, las enzimas inducibles, en general actúan en vías catabólicas, que degradan un nutriente dando moléculas más simples. Al producir las enzimas apropiadas solo cuando el nutriente está disponible, la célula evita gastar energía y precursores para elaborar proteínas que no necesita.

La regulación de los operones *trp* y *lac* supone un control *negativo* de los genes, porque la forma activa de la proteína represora apaga los operones. Puede ser más facil ver esto para el operón *trp*, pero también es cierto para el operón *lac*. La alolactosa induce la síntesis de enzimas, no por actuar de forma directa sobre el genoma, sino por liberar al operón *lac* del efecto negativo del represor. Se dice que la regulación genética es positiva solo cuando una proteína reguladora interactúa directamente con el genoma para encender la transcripción. Veamos un ejemplo de control positivo de los genes, otra vez en relación con el operón *lac*.

Regulación génica positiva

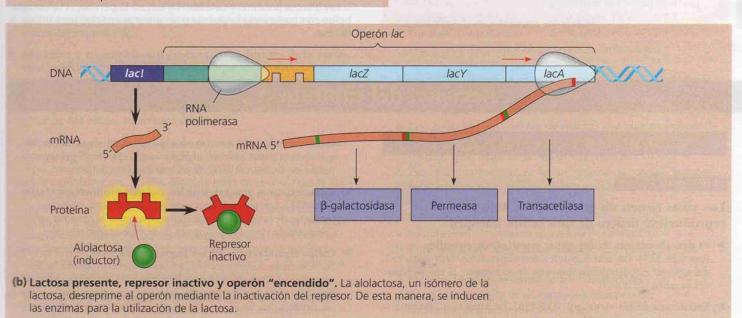
Para que se sinteticen las enzimas que utilizan la lactosa en cantidad apreciable, no es suficiente con que la lactosa esté presente en la célula bacteriana. El otro requerimiento es que el azúcar simple glucosa sea escaso. Frente a una elección de sustratos para la glucólisis y otras vías catabólicas, *E. coli* utiliza preferentemente la glucosa. Las enzimas para la degradación de la glucosa (glucólisis; véase la figura 9-9) están presentes continuamente.

¿Cómo hace E. coli para percibir la concentración de glucosa y cómo se transmite esta información al genoma? Otra vez, el mecanismo depende de la interacción de una proteína reguladora alostérica con una molécula orgánica pequeña, en este caso, el AMP cíclico (cAMP), que se acumula cuando escasea la glucosa (véase la figura 11-9 para la estructura del cAMP). La proteína reguladora, llamada proteína activadora de catabolitos (CAP), es un activador de la transcripción. Cuando el cAMP se une a la CAP, la proteína reguladora asume su forma activa y se puede unir a un sitio específico en el extremo en dirección 5' del pro-



(a) Lactosa ausente, represor activo y operón "apagado". El represor lac es activo naturalmente y, en ausencia de lactosa, inactiva al operón uniéndose al operador.

▼ Figura 18-22. El operón *lac*: síntesis regulada de enzimas inducibles. *E. coli* utiliza tres enzimas para captar y metabolizar la lactosa. Los genes de estas tres enzimas están agrupados en el operón *lac*. Un gen, *lacZ*, codifica la β-galactosidasa, que hidroliza la lactosa en glucosa y galactosa. El segundo gen, *lacY*, codifica para una permeasa, la proteína de membrana que transporta lactosa hacia la célula. El tercer gen, *lacA*, codifica una enzima llamada transacetilasa, cuya función en el metabolismo de la lactosa todavía no está clara. El gen para el represor *lac*, *lacI*, se encuentra adyacente al operón *lac*, una situación infrecuente. La función de la región verde oscuro en el extremo en dirección 5′ (izquierda) del promotor se muestra en la figura 18-23.



motor *lac* (**fig. 18-23a**). La unión de CAP al promotor estimula directamente la expresión genética. Así, este mecanismo se defi-

ne como regulación positiva.

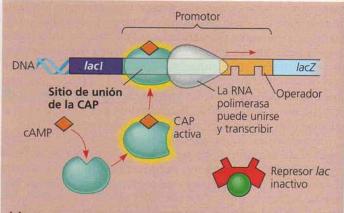
Si aumenta la cantidad de glucosa en la célula, la concentración de cAMP cae y, sin éste, la CAP se despega del operón. Como la CAP se encuentra inactiva, la transcripción del operón *lac* progresa solo a bajo nivel, aun en presencia de lactosa **(fig. 18-23b)**. Así, el operón *lac* se halla bajo un control doble: negativo por el represor *lac* y positivo por la CAP. El estado del represor *lac* (con alolactosa unida o sin ella) determina si se produce o no la transcripción del operón *lac*; el estado de la CAP (con cAMP unido o sin él) controla la *velocidad* de transcripción si el operón está libre del represor. Es como si el operón tuviese un interruptor de encendido-apagado y un control de volumen.

Además del operón lac, la CAP ayuda a regular a varios otros operones que codifican enzimas utilizadas en las vías catabólicas. Cuando la glucosa es abundante y la CAP está inactiva, por lo general, disminuye la síntesis de enzimas que catabolizan otros compuestos distintos de la glucosa. La capacidad de la célula para catabolizar otros compuestos, como la lactosa, le permite sobrevivir cuando hay escasez de glucosa. Los compuestos específicos presentes en el momento determinan qué operones se encuentran activos. Estos múltiples mecanismos de contigencia son convenientes para un organismo que no puede controlar lo que ingiere su huésped. Es notable la capacidad de adaptación de las bacterias a largo plazo por cambios evolutivos en su constitución genética, y a corto plazo, por el control de la expresión génica en las células individuales. Por supuesto, los diversos mecanismos de control son también productos evolutivos que existen porque fueron favorecidos por la selección natural.

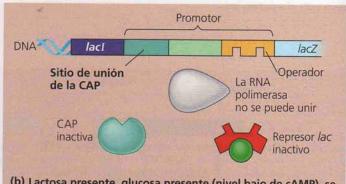
Evaluación de conceptos 18-

- 1. Una mutación en *E. coli* cambia el operador *lac* de modo que el represor activo no puede unirse. ¿Cómo afectaría esto la producción de β-galactosidasa?
- 2. ¿Cómo alteran la función del represor y la transcripción, la unión del correpresor *trp* y el inductor *lac* a sus respectivas proteínas represoras?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



(a) Lactosa presente, glucosa escasa (nivel alto de cAMP): se sintetiza abundante mRNA lac. Si la glucosa es escasa, el nivel elevado del cAMP activa la CAP y el operón lac produce cantidades grandes de mRNA para la vía de la lactosa.



(b) Lactosa presente, glucosa presente (nivel bajo de cAMP), se sintetiza poco mRNA lac. Cuando está presente la glucosa, el cAMP es escaso y la CAP es incapaz de estimular la transcripción.

▲ Figura 18-23. Control positivo del operón lac por la proteína activadora de catabolitos (CAP). La RNA polimerasa tiene alta afinidad por el promotor lac solo cuando la proteína activadora de catabolitos (CAP) está unida a un sitio del DNA en el extremo en dirección 5′ del promotor. La CAP se une a su sitio DNA solo cuando se encuentra asociada con el AMP cíclico (cAMP), cuya concentración en la célula se eleva cuando la concentración de glucosa disminuye. De esta manera, si hay glucosa presente, y también hay lactosa disponible, la célula cataboliza con preferencia la glucosa y no sintetiza enzimas para utilizar la lactosa.

Revisión del capítulo 18

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



Los virus tienen un genoma pero solo pueden reproducirse dentro de una célula huésped

- ▶ El descubrimiento de los virus: investigación científica (pp. 334-335). Los investigadores descubrieron los virus a finales del siglo XIX estudiando un trastorno de una planta, la enfermedad del mosaico del tabaco.
- Estructura de los virus (pp. 335-336). Un virus es un genoma pequeño de ácido nucleico encerrado en una cápside proteica, y a

veces, una envoltura membranosa que contiene proteínas virales que ayudan a que los virus ingresen en las células. El genoma puede ser de DNA o RNA, de cadena simple o doble.

- Características generales de los ciclos reproductivos virales (336-337). Los virus utilizan enzimas, ribosomas y moléculas pequeñas de las células huésped para sintetizar la progenie viral. Cada tipo de virus tiene su rango de huésped característico.
- Ciclos reproductivos de los fagos (pp. 337-339). En el ciclo lítico, la entrada del genoma viral en una bacteria programa la destrucción del DNA del huésped, la producción de nuevos fagos y la digestión de la pared celular del huésped, para descargar la progenie de los fagos. En el ciclo lisogénico, el genoma de un fago templado se inserta en el cromosoma bacteriano como un profago, que

pasa a las células huésped hijas hasta que es inducido a dejar el cromosoma e iniciar el ciclo lítico.

- Ciclos reproductivos de los virus de animales (pp. 339-341). Muchos virus de animales tienen envoltura. Los retrovirus (como el HIV) utilizan la enzima transcriptasa inversa para copiar su genoma RNA en DNA, que se puede integrar en el genoma del huésped como un provirus.
- Evolución de los virus (pp. 341-343). Como los virus se pueden reproducir solo dentro de las células, es probable que hayan evolucionado después de la aparición de las primeras células, quizás como fragmentos empaquetados de ácidos nucleicos celulares.

Concepto 18-2

Los virus, los viroides y los priones son patógenos muy importantes de animales y plantas

- Enfermedades virales en los animales (pp. 343-344). Los síntomas pueden deberse a daño viral directo a las células o por la respuesta inmune del cuerpo. Las vacunas estimulan al sistema inmunitario para defender al huésped contra virus específicos.
- Virus emergentes (p. 344). Por lo general, los brotes de las "nuevas" enfermedades virales de los seres humanos están causados por virus existentes que amplían su territorio de hospedaje.
- ► Enfermedades virales en las plantas (pp. 344-345). Los virus entran en las células vegetales a través de sus paredes dañadas (transmisión horizontal) o son heredados de un progenitor (transmisión vertical).
- Viroides y priones: los agentes infecciosos más simples (p. 345). Los viroides son moléculas desnudas de RNA que infectan las plantas e interrumpen su crecimiento. Los priones son proteínas infecciosas de acción lenta y virtualmente indestructibles que causan enfermedades cerebrales en los mamíferos.

Concepto 18-3

La rapidez de la reproducción, la mutación y la recombinación genética contribuyen a la diversidad genética de las bacterias

- El genoma bacteriano y su replicación (p. 346). El cromosoma bacteriano, por lo general, es una molécula de DNA circular con pocas proteínas asociadas. Los plásmidos son moléculas circulares de DNA más pequeñas que se pueden replicar de forma independiente del cromosoma.
- Mutación y recombinación genética como fuentes de la variación genética (pp. 346-348). Debido a que las bacterias pueden proliferar rápidamente, la variación genética de una población puede aumentar rápidamente a causa de las nuevas mutaciones. Se puede originar mayor diversidad por recombinación del DNA a partir de dos células bacterianas diferentes.
- Mecanismos de transferencia de genes y recombinación genética en las bacterias (pp. 348-351). Pueden aparecer nuevas cepas bacterianas por transferencia de DNA de una célula a otra. En la transformación, el DNA desnudo entra en la célula desde los alrededores. En la transducción, el DNA bacteriano se transporta de una célula a otra por los fagos. En la conjugación, una célula donante F+, que contiene el plásmido F, transfiere el DNA del plásmido a una célula F- receptora. El factor F de una célula Hfr, que está integrado en el cromosoma bacteriano, lleva parte del DNA cromosómico cuando es transferido a una célula F-. Los plásmidos R confieren resistencia a diversos antibióticos.
- Transposición de elementos genéticos (pp. 351-352). Los segmentos de DNA que pueden insertarse en sitios múltiples en el

DNA de una célula contribuyen a la recombinación genética en las bacterias. Las secuencias de inserción, los elementos transponibles de las bacterias más sencillas, se componen de repeticiones invertidas de DNA que flanquean a un gen para la transposasa. Los transposones bacterianos tienen genes adicionales, como los de la resistencia a antibióticos.

Concepto 18-4

Las bacterias individuales responden a los cambios ambientales por medio de la regulación de su expresión génica

- ▶ Operones: el concepto básico (pp. 353-354). Las células controlan el metabolismo regulando la actividad enzimática o la expresión de genes que codifican enzimas. En las bacterias, los genes, por lo general, se encuentran agrupados en operones, en los que un promotor sirve para varios genes adyacentes. Un sitio operador sobre el DNA enciende y "apaga" el operón.
- Operones reprimibles e inducibles: dos tipos de regulación génica negativa (pp. 353-355). En un operón reprimible, la unión de una proteína represora específica con el operador corta la transcripción. El represor se activa cuando está unido a un correpresor, por lo general, el producto final de una vía anabólica. En un operón inducible, la unión de un inductor con un represor naturalmente activo inactiva al represor y enciende la transcripción. Las enzimas inducibles, por lo general, actúan en las vías catabólicas.
- Regulación génica positiva (p. 355). Algunos operones están sujetos también al control positivo a través de una proteína activadora estimuladora, como la proteína activadora de catabolitos (CAP), que promueve la transcripción cuando se une a un sitio dentro del promotor.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- Una bacteria se infecta con un bacteriófago construido de forma experimental compuesto por la cubierta proteica de fago T2 y el DNA del fago T4. Los nuevos fagos producidos tendrían:
 - a. Proteína T2 y DNA T4.
- d. Proteina T4 y DNA T4.
- b. Proteína T2 y DNA T2.
- e. Proteína T4 y DNA T2.
- c. Una mezcla del DNA y las proteínas de ambos fagos.
- Los virus RNA requieren su propio suministro de ciertas enzimas porque:
 - a. Las células huésped los destruyen rápidamente.
 - b. Las células huésped carecen de enzimas que puedan replicar el genoma viral.
 - c. Estas enzimas traducen el mRNA viral en proteínas.
 - d. Estas enzimas penetran en las membranas de la célula huésped.
 - e. Estas enzimas no se pueden sintetizar en las células huésped.
- 3. ¿Cuál de las siguientes frases describe un plásmido R?
 - a. Su transferencia convierte una célula F- en una F+.
 - b. Tiene genes para la resistencia antibiótica, y quizás, para los pili.
 - c. Entre las bacterias se transfiere por transducción.
 - d. Es un buen ejemplo de un transposón compuesto.
 - e. Hace a las bacterias resistentes al fago.

- **4.** La transposición difiere de otros mecanismos de recombinación genética porque:
 - a. Se produce solo en las bacterias.
 - b. Mueve genes entre regiones homólogas del DNA.
 - c. Cumple un papel pequeño o nulo en la evolución.
 - d. Se produce solo en eucariontes.
 - e. Disemina genes en nuevos loci en el genoma.
- 5. Si un operón en particular codifica enzimas para sintetizar un aminoácido esencial y está regulado como el operón *trp*:
 - a. El aminoácido inactiva al represor.
 - b. Las enzimas producidas se llaman enzimas inducibles.
 - c. El represor es activo en ausencia del aminoácido.
 - d. El aminoácido actúa como un correpresor.
 - e. El aminoácido enciende la transcripción del operón.
- 6. ¿Qué ocurriría si el represor de un operón inducible mutara de modo que no pudiera unirse al operador?
 - a. La transcripción continua de genes del operón.
 - b. La transcripción reducida de genes del operón.
 - c. La acumulación de un sustrato para la vía controlada por el operón.
 - d. La unión irreversible del represor al promotor.
 - e. La sobreproducción de la proteína activadora del catabolito (CAP).
- 7. Durante la conjugación entre una célula Hfr y una célula F-,
 - a. La célula F- se convierte en F+.
 - b. La célula F- se convierte en una célula Hfr.
 - c. El cromosoma de la célula F- se degrada.
 - d. Los genes de la célula Hfr pueden reemplazar a los genes de la célula F⁻ por recombinación.
 - e. El DNA de la célula F⁻ se transfiere a la célula Hfr y el DNA de la célula Hfr se transfiere a la célula F⁻.
- 8. La variación genética en las poblaciones bacterianas nunca se origina de la:
 - a. Transducción.
- d. Mutación.
- b. Transformación.
- e. Meiosis.
- c. Conjugación.
- 9. ¿Cuál de las siguientes características o procesos son comunes tanto
 - a las bacterias como a los virus?
 - a. La fisión binaria.
- d. La mitosis.
- b. Los ribosomas.
- e. La conjugación.
- c. El material genético de los ácidos nucleicos.

- 10. Los virus emergentes se originan por:
 - a. La mutación de virus existentes.
 - La diseminación de virus existentes a nuevas especies de huéspedes.
 - La diseminación de virus existentes en forma más amplia dentro de sus especies huésped.
 - d. Todas las anteriores.
 - e. Ninguna de las anteriores.

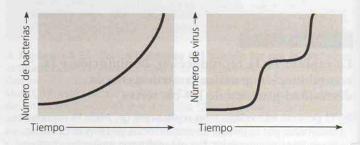
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

El éxito de algunos virus radica en su capacidad de evolucionar dentro del huésped. Un virus semejante evade las defensas del huésped por medio de mutaciones rápidas y la producción de muchas progenies alteradas antes de que el cuerpo pueda efectuar un ataque. Así, los virus que se presentan tarde en la infección difieren de aquellos que inicialmente infectaron el cuerpo. Explique esto como un ejemplo de evolución en el microcosmos. ¿Qué linajes virales tienden a sobrevivir?

Problemas científicos

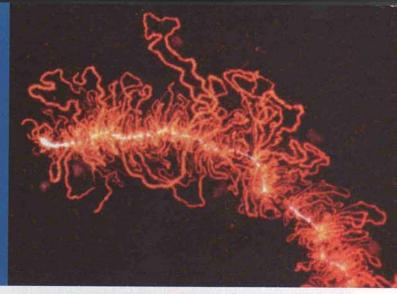
Cuando las bacterias infectan a un animal, el número de bacterias aumenta en el cuerpo de forma exponencial (gráfico A). Tras la infección por un virus virulento de animales con un ciclo lítico de reproducción, no existen evidencias de infección durante un tiempo. Luego, el número de virus aumenta de repente y, a continuación, se incrementa de forma escalonada (gráfico B). Explique la diferencia en las curvas de crecimiento.



Ciencia, tecnología y sociedad

Explique cómo el uso excesivo e inapropiado de antibióticos plantea un peligro de salud para la población humana.

Genomas eucariontes Organización, regulación y evolución



▲ Fig. 19-1. DNA en un cromosoma eucarionte de un huevo de salamandra en desarrollo.

Conceptos clave

- 19-1 La estructura de la cromatina se basa en niveles sucesivos de empaquetamiento del DNA
- 19-2 La expresión génica puede regularse en cualquier etapa, pero la etapa clave es la transcripción
- 19-3 El cáncer es consecuencia de cambios genéticos que afectan al control del ciclo celular
- 19-4 Los genomas eucariontes pueden tener muchas secuencias de DNA no codificante además de los genes
- 19-5 Las duplicaciones, los reordenamientos y las mutaciones del DNA contribuyen a la evolución del genoma

Panorama general

Cómo funcionan y evolucionan los genomas eucariontes

as células eucariontes se enfrentan a los mismos desafíos que las procariontes para expresar sus genes. Sin embargo, el genoma eucarionte típico es mucho más grande y, en los eucariontes multicelulares, la especialización celular es crucial. Estas dos características plantean una tarea formidable de procesamiento de información en la célula eucarionte.

El genoma humano, por ejemplo, se estima que tiene 25.000 genes: más de cinco veces los de un procarionte típico. También incluye una cantidad enorme de DNA que no codifica RNA ni proteínas. El manejo de tanto DNA requiere que el genoma esté organizado a la perfección. En todos los organismos, el DNA se asocia con proteínas que lo condensan. En los eucariontes, el complejo DNA-proteína, llamado cromatina, está ordenado en niveles estructurales más elevados que el complejo correspondiente en los procariontes. La microfotografía de fluorescencia

de la **figura 19-1** nos da una idea de la complejidad de la organización de la cromatina en un cromosoma eucarionte. Parte de la cromatina se encuentra empaquetada en el eje principal (blanco) del cromosoma, mientras que las partes que se están transcribiendo activamente están desplegadas en forma de bucles (rojo).

Tanto los procariontes como los eucariontes deben alterar sus patrones de expresión génica en respuesta a los cambios ambientales. Los eucariontes multicelulares deben, además, desarrollar y mantener múltiples tipos de células. Cada uno de estos tipos de células contiene el mismo genoma, pero expresa un subconjunto diferente de genes, un desafío importante para la regulación génica.

En este capítulo analizaremos la estructura de la cromatina y el modo en que los cambios de su estructura afectan a la expresión génica. Luego explicaremos otros mecanismos para regular la expresión de los genes eucariontes. Como en los procariontes, la expresión génica se regula con mayor frecuencia en la etapa de la transcripción. A continuación describiremos de qué manera las alteraciones de la regulación génica pueden conducir al cáncer. En el resto del capítulo consideraremos los diversos tipos de secuencias de nucleótidos en los genomas eucariontes y explicaremos cómo se originaron y se modificaron durante la evolución del genoma. Teniendo en cuenta las fuerzas que dieron forma al genoma —y continúan dándosela— le ayudaremos a comprender cómo evolucionó la diversidad biológica.

Concepto 19-1

La estructura de la cromatina se basa en niveles sucesivos de empaquetamiento del DNA

El DNA eucarionte se combina de una manera muy exacta con una gran cantidad de proteínas, de modo que la cromatina resultante sufre cambios muy notorios a lo largo del ciclo celular (fig. 12-6). En células en interfase teñidas para microscopia óptica, la cromatina aparece como una masa difusa dentro del núcleo, lo que sugiere que se encuentra muy extendida. A medida que una célula se prepara para la mitosis, su cromatina se enrolla y se pliega (condensa) hasta formar, finalmente, un número característico de cromosomas cortos y gruesos que se distinguen unos de otros con el microscopio óptico.

Los cromosomas eucariontes contienen una cantidad enorme de DNA en relación con su longitud condensada. Cada cromosoma consta de una doble hélice de DNA lineal y única que, en los seres humanos, es de 1.5×10^8 pares de nucleótidos, en promedio. Si se extendiera por completo, una molécula semejante de DNA alcanzaría casi 4 cm de largo, miles de veces más largo que el diámetro de un núcleo celular. Todo este DNA—como también el DNA de los otros 45 cromosomas humanos—cabe dentro del núcleo gracias a un sistema elaborado de múltiples niveles de empaquetamiento del DNA (ilustrado en la **figura 19-2**).

Nucleosomas o "cuentas de un collar"

Las proteínas denominadas histonas son responsables del primer nivel de empaquetamiento del DNA en la cromatina. La masa de histonas en la cromatina es, aproximadamente, igual a la masa de DNA. Las histonas tienen una proporción elevada de aminoácidos cargados positivamente (lisina y arginina) que los unen fuertemente al DNA que tiene carga negativa (recuerde que los grupos fosfato del DNA le confieren una carga negativa en toda su longitud; véase figura 16-7). Las histonas son muy similares en eucariontes y aun en los procariontes se encuentran proteínas similares. La aparente conservación de los genes de las histonas durante la evolución reflejaría el papel crucial de estas proteínas en la organización del DNA dentro de las células.

En las microfotografías electrónicas, la cromatina desplegada tiene la apariencia de las cuentas de un collar, como se muestra en la **figura 19-2a**. En esta configuración, una fibra de cromatina tiene 10 nm de diámetro (la *fibra de 10 nm*). Cada "cuenta" es un **nucleosoma**, la unidad básica de empaquetamiento del DNA; el "hilo del collar" que se halla entre las cuentas se llama *DNA de unión*. Un nucleosoma consta de DNA enrollado alrededor de un centro proteico compuesto por dos moléculas de cada uno de los cuatro tipos de histonas: H2A, H2B, H3 y H4. El extremo amino (N-terminal) de cada histona (la *cola de la histona*) se extiende hacia fuera del nucleosoma. Una molécula de una quinta histona, llamada H1, se adhiere al DNA cerca del nucleosoma en el momento que una fibra de cromatina de 10 nm pasa al siguiente nivel de empaquetamiento.

La asociación entre el DNA y las histonas en los nucleosomas permanece intacta a lo largo de todo el ciclo celular. Las histonas solo abandonan el DNA de forma transitoria durante la replicación y, con muy pocas excepciones, permanecen con él durante la transcripción. ¿Cómo puede transcribirse el DNA cuando se encuentra envuelto con histonas en un nucleosoma? Los investigadores descubrieron que los cambios en la forma y la posición de los nucleosomas permiten que las polimerasas que sintetizan RNA se muevan a lo largo del DNA. Más adelante en este capítulo explicaremos algunos descubrimientos recientes sobre el papel de las colas de las histonas y los nucleosomas en la regulación de la expresión génica.

Niveles superiores de empaquetamiento del DNA

El siguiente nivel de empaquetamiento se produce a causa de las interacciones entre las colas de histona de un nucleosoma con el DNA de unión y los nucleosomas de cada lado. Con ayuda de la histona H1, estas interacciones determinan que la fibra de 10 nm extendida se enrolle o pliegue y forme una fibra de cromatina de, aproximadamente, 30 nm de grosor, la fibra de 30 nm (fig. 19-2b). A su vez, esta fibra, forma bucles denominados dominios en bucle adheridos a un armazón cromosómico formado por proteínas que no son histonas, que constituyen de este modo una fibra de 300 nm (fig. 19-2c). En un cromosoma mitótico, los dominios en bucle se enrollan y se pliegan a sí mismos, compactando toda la cromatina aun más para producir el cromosoma característico de la metafase que se observa en la microfotografía de la parte inferior de la figura 19-2d. Los genes individuales siempre terminan localizados en los mismos sitios en los cromosomas en metafase, lo que indica que los pasos del empaquetamiento son muy específicos y precisos.

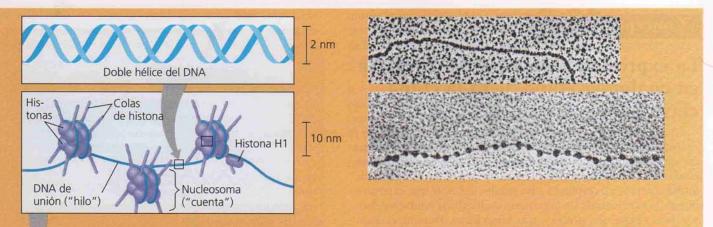
Aunque la cromatina de la interfase por lo general está, menos condensada que la de los cromosomas mitóticos, también presenta algunos niveles de considerable empaquetamiento. Gran parte de la cromatina incluida en un cromosoma está formando fibras de 10 nm, pero alguna parte de ella se encuentra compactada en fibras de 30 nm que, en ciertas regiones, se halla aun más plegada en forma de dominios en bucle. Si bien un cromosoma en interfase carece de un armazón obvio, sus dominios en bucle parecen estar adheridos a la lámina nuclear, en el interior de la envoltura y quizás también a las fibras de la matriz del núcleo. Estas fijaciones pueden ayudarle a organizar regiones de transcripción activa. La cromatina de cada cromosoma ocupa un área específica restringida dentro del núcleo de interfase, de modo que no se enreden las fibras de los diferentes cromosomas.

Incluso durante la interfase, los centrómeros y los telómeros de los cromosomas, como también otras regiones cromosómicas, se encuentran en un estado muy condensado, como se representa en la figura 19-2d. Este tipo de cromatina de interfase, visible al microscopio óptico en forma de masas irregulares, se denomina heterocromatina, para distinguirla de la menos compacta eucromatina ("cromatina verdadera"). A causa de su compactación, el DNA de la heterocromatina es inaccesible a las enzimas de transcripción y, por eso, generalmente, no se transcribe. Por el contrario, el empaquetamiento más flojo de la eucromatina determina que su DNA sea accesible para las enzimas y esté disponible para la transcripción. En la sección próxima analizaremos la forma en que los cambios en la cromatina y otros mecanismos permiten a la célula regular qué genes se expresan.

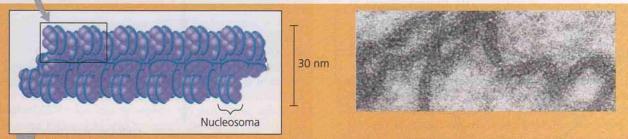
Evaluación de conceptos

- Describa la estructura de un nucleosoma, la unidad básica de empaquetamiento del DNA en las células eucariontes.
- 2. ¿Qué propiedades químicas de las histonas y del DNA permiten que estas moléculas se unan fuertemente?
- 3. En general, ¿cómo evita la expresión génica el empaquetamiento compacto del DNA en los cromosomas?

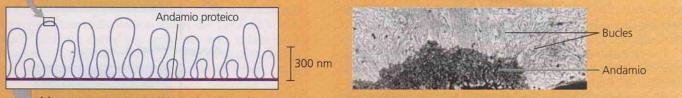
Véanse las respuestas en el Apéndice A.



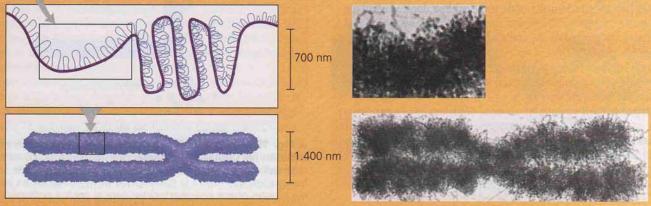
(a) Nucleosomas (fibra de 10 nm). Las moléculas de DNA y de histonas forman "cuentas en un collar", la fibra de cromatina extendida que se observa durante la interfase. Un nucleosoma tiene ocho moléculas de histona con el extremo amino (cola) de cada proyección hacia fuera. Un tipo de histona diferente, la H1, puede unirse al DNA cerca de un nucleosoma, donde ayuda a compactar más a la fibra de 10 nm.



(b) Fibra de 30 nm. El collar de nucleosomas se enrolla para formar una fibra de cromatina que tiene 30 nm de diámetro (no se muestran las colas). Esta forma se observa también durante la interfase.



(c) Dominios en bucle (fibras de 300 nm). Durante la profase se produce un plegamiento adicional de la fibra de 30 nm en dominios en forma de bucle para formar una fibra de 300 nm. Los bucles se adhieren a un andamio de proteínas distintas de las histonas.



(d) Cromosoma en la metafase. La cromatina se pliega aún más y origina el cromosoma con compactación máxima que se observa en la metafase. Cada uno de éstos consta de dos cromátides.

▲ Fig. 19-2. Niveles de empaquetamiento de la cromatina. Esta serie de diagramas y microfotografías de transmisión de electrones representa el modelo actual de las etapas progresivas de enrollamiento y plegamiento del DNA.

Concepto 19-2

La expresión génica puede regularse en cualquier etapa, pero la etapa clave es la transcripción

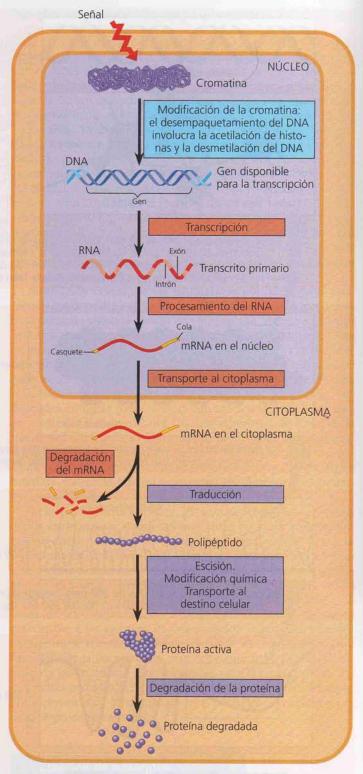
Todos los organismos deben regular qué genes se expresan en un momento determinado. Tanto los organismos unicelulares como los multicelulares deben activar y desactivar sus genes de forma continua en respuesta a las señales del ambiente externo e interno. Las células de un organismo multicelular también deben regular su expresión génica a más largo plazo. Durante el desarrollo de un organismo de estas características, sus células sufren un proceso de especialización en su forma y función, denominado diferenciación celular, que tiene como resultado pocos o muchos tipos de células diferenciadas. El cuerpo humano maduro, por ejemplo, está compuesto por alrededor de 200 tipos de células diferentes. Algunos ejemplos son las células musculares y las nerviosas.

Expresión génica diferencial

Una célula humana típica, probablemente expresa cerca de un 20% de sus genes en un momento dado. Las células muy diferenciadas, como las musculares, expresan una fracción aun más pequeña de sus genes. Aunque casi todas las células de un organismo contienen un genoma idéntico,* el subgrupo de genes expresados en las células de cada tipo es único, lo que les permite llevar a cabo su función específica. Las diferencias entre los tipos celulares, por tanto, se deben no a que existen genes diferentes, sino a una expresión génica diferencial, es decir, la expresión de genes distintos por parte de células que contienen el mismo genoma.

Los genomas de los eucariontes pueden contener decenas de miles de genes, pero, en muy pocas especies, solo una pequeña cantidad de DNA –alrededor del 1,5% en los seres humanos-codifica proteínas. Del DNA restante, una fracción muy pequeña corresponde a genes que codifican productos de RNA, como el RNA ribosómico y el RNA de transferencia. La mayor parte del resto del DNA parece no ser codificante, si bien investigaciones recientes han mostrado que puede transcribirse una cantidad significativa de éste en un RNA cuya función se desconoce. En cualquier caso, las proteínas de transcripción de una célula deben localizar los genes correctos en el momento adecuado, una tarea semejante a encontrar una aguja en un pajar. Cuando se desvía la expresión génica pueden originarse trastornos y enfermedades graves, entre ellas, el cáncer.

La **figura 19-3** resume el proceso completo de la expresión génica en una célula eucarionte y resalta las etapas clave en la expresión de un gen codificador de proteínas. Cada etapa representada en esta figura es un punto de control potencial en el que la expresión génica se puede activar, desactivar, acelerar o retrasar.



▲ Fig. 19-3. Etapas de la expresión génica que pueden ser reguladas en las células eucariontes. En este diagrama, los rectángulos coloreados indican los procesos regulados con más frecuencia. La envoltura nuclear que separa la transcripción de la traducción en las células eucariontes ofrece una oportunidad para el control postranscripcional en la forma del procesamiento del RNA que no existe en los procariontes. Además, los eucariontes tienen una gran variedad de mecanismos de control que operan antes de la transcripción y después de la traducción. La expresión de un gen determinado, sin embargo, no implica necesariamente cada etapa representada; por ejemplo, no todos los polipéptidos se seccionan. Como en los procariontes, la iniciación de la transcripción es el punto de control más importante.

^{*}Las células del sistema inmunitario son una excepción. Durante su diferenciación el reordenamiento de los genes de las inmunoglobulinas produce un cambio en el genoma, que comentaremos en el capítulo 43.

Tan solo hace 40 años se creía que sería casi imposible conocer los mecanismos que controlan la expresión génica en los eucariontes. Desde entonces, los nuevos métodos de investigación, incluidos los avances en la tecnología del DNA (véase cap. 20), permitieron a los biólogos moleculares descubrir muchos detalles de la regulación de los genes eucariontes. En ·todos los organismos, la expresión de genes específicos se regula con mayor frecuencia en la transcripción, a menudo en respuesta a señales provenientes del exterior de la célula. Por esta razón, el término expresión génica habitualmente es sinónimo de transcripción tanto para los procariontes como para los eucariontes. Sin embargo, la mayor complejidad de la estructura y función celular eucarionte proporciona oportunidades de regular la expresión génica en etapas adicionales. En las tres secciones siguientes examinaremos con más detalle algunos puntos de control importantes de la expresión génica en los eucariontes.

Regulación de la estructura de la cromatina

Como se mencionó antes, la organización estructural de la cromatina no solo empaqueta al DNA de la célula en una forma compacta que encaja dentro del núcleo, sino que también resulta importante para ayudar a regular la expresión génica. Los genes que se hallan dentro de la heterocromatina, que se encuentra muy condensada, por lo general, no se expresan. Se ha observado el efecto represor de la heterocromatina en experimentos en los que se insertó un gen activo desde el punto de vista transcripcional en una región de la heterocromatina en células de levadura; el gen insertado no se expresó. Además, la localización del promotor de un gen en relación con los nucleosomas y los sitios donde el DNA se fija al armazón cromosómico o a la lámina nuclear también puede afectar su transcripción. Investigaciones recientes indican que ciertas modificaciones químicas de las histonas y del DNA de la cromatina influyen tanto en la estructura de ésta como en la expresión génica. Aquí examinamos los efectos de estas modificaciones, que son catalizadas por enzimas específicas.

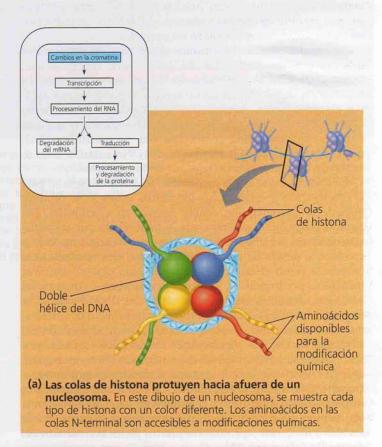
Modificaciones de las histonas

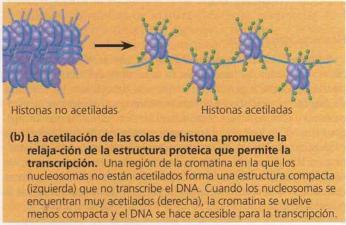
Cada vez existe más evidencia de que las modificaciones químicas de las histonas desempeñan un papel importante en la regulación de la transcripción génica. El extremo N-terminal de cada molécula de histona se proyecta hacia afuera del nucleosoma protruye y forma una cola (fig. 19-4a) accesible a diversas enzimas modificadoras que catalizan la adición o la eliminación de grupos químicos específicos.

En la acetilación de histonas los grupos acetilo (—COCH₃) se adhieren a las lisinas cargadas positivamente en las colas de histona; la desacetilación es la eliminación de los grupos acetilo. Cuando se acetilan las colas de histona de un nucleosoma, se neutralizan sus cargas positivas y no pueden unirse a los nucleosomas vecinos (fig. 19-4b). Recuerde que esta unión promueve el plegamiento de la cromatina para formar una estructura más compacta; cuando no se produce, la cromatina presenta una estructura más suelta. Como resultado, en una región acetilada, las proteínas de transcripción tienen un acceso más fácil a los genes. Los investigadores demostraron que algunas enzimas que acetilan o desacetilan las histonas están estrechamente asociadas o incluso son componentes de los factores de transcripción que se unen a los promotores (fig. 17-8). En otras palabras, las enzimas de la acetilación de histonas pueden pro-

mover la iniciación de la transcripción no solo por la modificación de la estructura de la cromatina, sino también por medio de la unión y, por tanto, "el reclutamiento" de los componentes de la maquinaria de transcripción.

Muchos otros grupos químicos se pueden fijar de forma reversible a los aminoácidos de las colas de histona. Por ejemplo, la adición de grupos metilo (—CH₃) a las colas de histona (metilación) puede provocar la condensación de la cromatina. El descubrimiento reciente de que ésta y muchas otras modificaciones de las colas de histona afectan, en ocasiones, a la estructura de la cromatina y a la expresión génica ha conduci-





▲ Fig. 19-4. Modelo simple de las colas de histona y el efecto de la acetilación. Además de la acetilación, las histonas pueden experimentar otros tipos de modificaciones que también ayudan a determinar la configuración de la cromatina en una región.

do a la hipótesis del código de histonas. De acuerdo con este modelo, las combinaciones específicas de las modificaciones, más que el nivel general de acetilación de la histona, ayudan a determinar la configuración de la cromatina, que, a su vez, influye en la transcripción.

Metilación del DNA

La adición de grupos metilo a ciertas bases del DNA después de haberse sintetizado es distinta de la metilación de las colas de histona. En efecto, el DNA de la mayoría de las plantas y de los animales tiene bases metiladas generalmente la citosina. El DNA inactivo, como el de los cromosomas X inactivados de los mamíferos (fig. 15-11), con frecuencia se encuentra metilado en gran medida en comparación con el DNA que se transcribe en forma activa, aunque existen excepciones.

La comparación de los mismos genes en tejidos diferentes muestra que es común que los genes estén metilados con mayor intensidad en las células en las que no se expresan. La eliminación de los grupos metilo agregados puede activar algunos de estos genes. Además, los investigadores descubrieron que ciertas proteínas que se unen al DNA metilado reclutan enzimas de deacetilación de histonas. Así, un mecanismo dual, que compromete tanto la metilación del DNA como la deacetilación de la histona, puede reprimir la transcripción.

En algunas especies, la metilación del DNA es esencial para la inactivación a largo plazo de ciertos genes y se produce durante la diferenciación celular normal en el embrión. Por ejemplo, en algunos experimentos se ha revelado que la metilación deficiente del DNA debida a la falta de una enzima metiladora conduce al desarrollo embrionario anormal en organismos tan diferentes como el ratón y Arabidopsis (una planta). Una vez metilados, por lo general, los genes permanecen así durante las sucesivas divisiones celulares. En sitios del DNA donde va se encuentra metilada una cadena, las enzimas metilan correctamente la cadena hija después de cada ciclo de replicación del DNA. Los patrones de metilación se traspasan de esta manera y las células que integran tejidos especializados llevan un registro químico de lo que sucede durante el desarrollo embrionario. Un patrón de metilación mantenido de esta manera también es responsable de la impronta genómica en los mamíferos, en la que la metilación regula de forma permanente la expresión de los alelos maternos o paternos de ciertos genes al comienzo del desarrollo (véase cap. 15).

Herencia epigenética

Las modificaciones de la cromatina que acabamos de explicar no implican un cambio en la secuencia del DNA y aun así pueden pasarse a generaciones futuras de células. La herencia de rasgos transmitidos por mecanismos que no afectan directamente a la secuencia nucleotídica se denomina herencia epigenética. Los investigadores están acumulando cada vez más evidencias acerca de la importancia de la información epigenética en la regulación de la expresión génica. Está claro que las enzimas que modifican la estructura de la cromatina son partes integrales de la maquinaria celular que se utiliza para regular la transcripción.

Regulación de la iniciación de la transcripción

Las enzimas modificadoras de la cromatina se encargan del control inicial de la expresión génica, haciendo que una región del DNA sea más o menos capaz de unirse a la maquinaria de transcripción. Una vez que un gen se modifica de modo óptimo para la expresión, la etapa más importante y la que se utiliza de manera universal para regular la expresión génica es la iniciación de la transcripción. Antes de considerar el modo en que las células controlan su transcripción, revisemos la estructura de un gen eucarionte típico y su transcrito.

Organización de un gen eucarionte típico

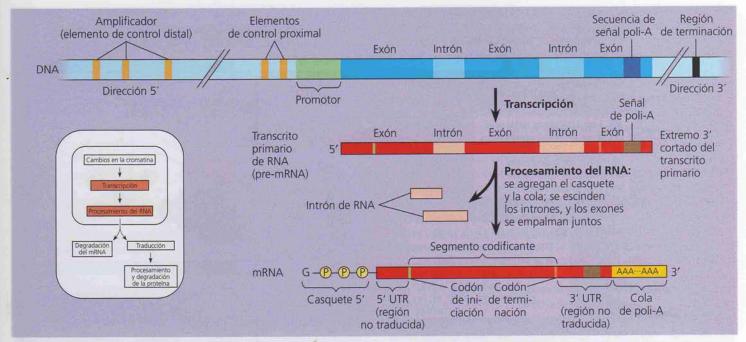
Un gen eucarionte y los elementos del DNA (segmentos) que lo controlan están organizados típicamente como se muestra en la figura 19-5, que amplía lo que usted aprendió sobre los genes eucariontes en el capítulo 17. Recuerde que un conjunto de proteínas llamado complejo de iniciación de la transcripción se ensambla con la secuencia promotora en el "extremo 5' " del gen. Una de estas proteínas, la RNA polimerasa II, comienza entonces a transcribir el gen, sintetizando un transcrito primario del RNA (pre-mRNA). El procesamiento del RNA incluye la adición enzimática de un casquete 5' y de una cola poli-A, como así también el corte y la eliminación de los intrones, para lograr un mRNA maduro. Asociados con la mayoría de los genes eucariontes se encuentran múltiples elementos de control, que constituyen segmentos de DNA no codificante que ayudan a regular la transcripción por medio de la unión de ciertas proteínas. Estos elementos de control y las proteínas que unen son esenciales para la regulación precisa de la expresión génica observada en diferentes tipos celu-

Papel de los factores de transcripción

Para iniciar la transcripción, la RNA polimerasa eucarionte requiere la participación de proteínas llamadas factores de transcripción (fig. 17-8). Debido a que los factores de transcripción mencionados en el capítulo 17 son esenciales para la transcripción de todos los genes codificadores de proteínas, a veces se llaman factores de transcripción generales. Solo unos pocos factores de transcripción generales se unen de forma independiente a una secuencia de DNA, como la caja TATA dentro del promotor; los otros se unen principalmente a las proteínas, incluso unos a otros y a la RNA polimerasa II. Las interacciones proteína-proteína son cruciales para la iniciación de la transcripción eucarionte. Solo cuando el complejo de iniciación se ha ensamblado por completo, la polimerasa puede empezar a moverse a lo largo de la cadena molde de DNA y producir una cadena de RNA complementaria.

La interacción de los factores de transcripción generales y la RNA polimerasa II con un promotor, por lo general, solo conlleva a una baja tasa de iniciación y produce pocos transcritos de RNA. En los eucariontes, los niveles elevados de transcripción de genes determinados en el momento y el lugar adecuados dependen de la interacción de los elementos de control con otras proteínas que pueden considerarse como factores de transcripción específicos.

Amplificadores y factores de transcripción específicos. Como puede ver en la figura 19-5, algunos elementos de control, llamados elementos de control proximales, se localizan cerca del promotor (aunque algunos biólogos consideran los elementos de control proximales como parte del promotor, nosotros no). Los elementos de control distales, que forman grupos llamados amplificadores o potenciadores, pueden ubicarse a



A Fig. 19-5. Un gen eucarionte y su transcrito. Cada gen eucarionte tiene un promotor, una secuencia de DNA donde se une la RNA polimerasa y comienza la transcripción, que progresa en dire cción 3'". Existen varios elementos de control (en dorado) que participan en la regulación de la iniciación de la transcripción; éstos son secuencias de DNA localizados cerca (proximales) o lejos (distales) del

promotor. Los elementos de control distales se pueden agrupar juntos como amplificadores. Una señal de poliadenilación (poli-A) en el último exón del gen se transcribe como una secuencia de RNA que determina dónde se debe cortar el transcrito y agregar la cola de poli-A. La transcripción puede continuar cientos de nucleótidos más allá de la señal de poli-A antes de terminar. El procesamiento del RNA

del transcrito primario para convertirlo en un mRNA funcional comprende tres pasos: el agregado del casquete 5', el agregado de la cola de poli-A y el corte y empalme. En la célula, el casquete 5' se añade poco después de iniciada la transcripción; el corte y empalme y el agregado de la cola de poli-A también puede producirse mientras se realiza la transcripción (fig. 17-9).

miles de nucleótidos en dirección 5' o 3' de un gen o incluso en un intrón. Un gen determinado puede tener múltiples amplificadores, que pueden ser activos en un momento diferente, o en un tipo celular o localización diferente en el organismo.

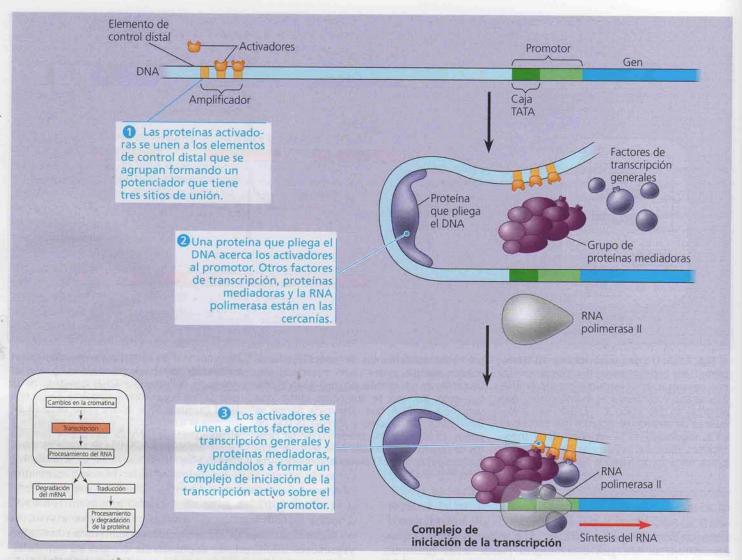
Las interacciones entre los amplificadores y los factores de transcripción específicos denominados activadores o represores, son de particular importancia para controlar la expresión génica. Un activador es una proteína que se une a un amplificador y estimula la transcripción de un gen. La figura 19-6, en la página siguiente, muestra el modelo actual sobre cómo la unión de activadores con los amplificadores localizados lejos del promotor puede influir en la transcripción. Se considera que el plegamiento del DNA mediada por proteínas pone a los activadores en contacto con un grupo de las llamadas proteínas mediadoras, que, a su vez, interactúan con proteínas en el promotor. Estas múltiples interacciones proteína-proteína ayudan a reunir y ubicar al complejo de iniciación sobre el promotor.

Se han descubierto cientos de activadores de la transcripción en los eucariontes. Los investigadores identificaron dos elementos estructurales comunes en un gran número de proteínas activadoras: un dominio de unión al DNA –una parte de la estructura tridimensional de la proteína que se une con el DNA– y uno o más dominios de activación. Estos dominios unen otras proteínas reguladoras o componentes de la maquinaria de transcripción y dan lugar a una secuencia de interacciones proteína-proteína que promueven la transcripción de un gen determinado.

Algunos factores de transcripción específicos actúan como represores inhibiendo la expresión de un gen en particular. Los represores eucariontes pueden producir inhibición de la expresión génica de varias maneras diferentes. Ciertos represores bloquean la unión de los activadores a sus elementos de control o a los componentes de la maquinaria de transcripción. Otros represores se unen directamente con sus propios elementos de control de un amplificador y actúan desactivando la transcripción aun en presencia de activadores.

Además de afectar de manera directa al ensamblaje de la maquinaria de transcripción, algunos activadores y represores pueden actuar de forma indirecta modificando la estructura de la cromatina. Recuerde que un gen presente en una región de la cromatina con altos niveles de acetilación de histonas, puede unirse a la maquinaria de transcripción, mientras que un gen en una región de la cromatina con niveles de acetilación de histonas bajos, no (fig. 19-4). Estudios con levaduras y mamíferos muestran que algunos activadores reclutan proteínas que acetilan histonas cerca de los promotores de genes específicos; de esta manera promueven la transcripción. Por el contrario, otros represores reclutan proteínas que desacetilan las histonas y producen una reducción de la transcripción, un fenómeno conocido como silenciamiento. En efecto, el reclutamiento de proteínas modificadoras de la cromatina parece ser el mecanismo más común de represión en los eucariontes.

Control combinatorio de la activación génica. En los eucariontes, el control preciso de la transcripción depende, en gran



▲ Fig. 19-6. Modelo para la acción de los amplificadores y los activadores de la transcripción. El plegamiento del DNA producida por una proteína permite a los amplificadores actuar sobre un promotor ubicado a cientos o aun miles de nucleótidos de distancia. Los factores de transcripción específicos, llamados activadores, se unen a las secuencias del DNA del amplificador y luego a un grupo de proteínas mediadoras, que a su vez se unen a factores de transcripción generales y componen el complejo de iniciación de la transcripción. Estas interacciones proteína-proteína facilitan la ubicación correcta del complejo sobre el promotor y la iniciación de la síntesis del RNA. En esta figura se muestra solo un amplificador, pero un gen puede tener varios de ellos que actúan en momentos diferentes o en diferentes tipos celulares.

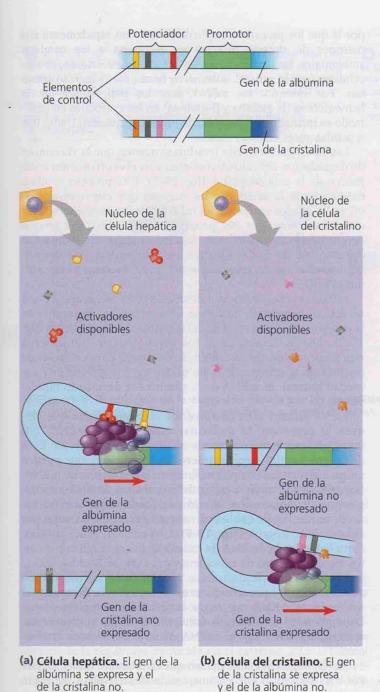
medida, de la unión de activadores a los elementos de control del DNA. Teniendo en cuenta el gran número de genes que deben regularse en una célula vegetal o animal típica, el número de secuencias nucleotídicas completamente diferentes, encontradas en los elementos de control, es sorprendentemente pequeño. Alrededor de una docena de secuencias nucleotídicas cortas aparecen una y otra vez en los elementos de control de genes diferentes. En promedio, cada amplificador está compuesto por cerca de diez elementos de control, cada uno de los cuales se une solo a uno o dos factores de transcripción específicos. La combinación particular de los elementos de control en un amplificador asociado con un gen es más importante para regular la transcripción del gen que la presencia de un solo elemento de control.

Incluso con solo una docena de secuencias de elementos de control disponibles es posible hacer un número elevado de com-

binaciones. Una combinación particular de elementos de control podrá activar la transcripción solo cuando estén presentes las proteínas activadoras apropiadas, como ocurre en un momento preciso del desarrollo o en un tipo particular de célula. El ejemplo de la **figura 19-7** ilustra cómo la utilización de combinaciones diferentes de elementos de control para activar la transcripción permite su regulación precisa con un pequeño conjunto de estos elementos de control.

Genes controlados de forma coordinada

¿Cómo maneja la célula eucarionte genes que tienen funciones relacionadas y que necesitan ser activados o desactivados al mismo tiempo? En el capítulo 18 usted aprendió que en los procariontes, estos genes controlados de forma coordinada con frecuencia están agrupados en un operón, regulado por un solo



A Fig. 19-7. Transcripción específica del tipo celular. Tanto las células hepáticas como las del cristalino tienen genes para sintetizar las proteínas albúmina y cristalina, pero solo las hepáticas fabrican albúmina (una proteína de la sangre) y solo las del cristalino fabrican cristalina (el componente principal de la lente ocular). Los factores de transcripción específicos (activadores y represores) producidos en un tipo de célula en particular determinan qué genes se expresan. En este ejemplo, en la parte de arriba se muestran los genes para la albúmina y la cristalina, con un amplificador para cada uno compuesto por tres elementos de control diferentes. Si bien los intensificadores para los dos genes comparten un elemento de control, cada amplificador tiene una combinación única de elementos. Todos los activadores requeridos para una expresión de alto nivel del gen de la albúmina están presentes solo en las células hepáticas (a), mientras que los activadores que se necesitan para la expresión del gen de la cristalina están presentes solo en las células del cristalino (b). Para simplificar, aquí solo tenemos en cuenta el papel de los activadores, si bien la presencia o la ausencia de represores puede influir también en la transcripción en ciertos tipos celulares.

promotor y transcrito en una única molécula de mRNA. Así, los genes se expresan juntos y las proteínas codificadas se producen de forma simultánea. Con raras excepciones, no se han hallado operones que actúen de este modo en las células eucariontes.

Estudios recientes de los genomas de varias especies eucariontes han revelado que algunos genes coexpresados se agrupan cerca unos de otros en el mismo cromosoma. Algunos ejemplos son ciertos genes de los testículos de la mosca de la fruta y genes relacionados con los músculos de un gusano pequeño llamado nematodo. Sin embargo, a diferencia de los genes de los operones procariontes, cada gen eucarionte de estos grupos tiene su promotor propio y se transcribe de forma individual. Se considera que la regulación coordinada de los genes agrupados en las células eucariontes conlleva cambios en la estructura de la cromatina que determinan que todo el grupo de genes esté disponible para la transcripción o no.

Con mayor frecuencia, los genes eucariontes coexpresados, como los genes que codifican las enzimas de una vía metabólica, están dispersos en cromosomas diferentes. En estos casos, la expresión génica coordinada depende de la asociación de un elemento de control específico o de la combinación de elementos con cada gen de un grupo disperso. Copias de los activadores que reconocen a estos elementos de control se unen a ellos y promueven la transcripción simultánea de los genes, independientemente de dónde estén situados en el genoma

El control coordinado de los genes dispersos en una célula eucarionte se produce a menudo en respuesta a señales químicas externas. Una hormona esteroide, por ejemplo, penetra en una célula y se une a una proteína receptora específica intracelular, formando un complejo hormona-receptor que sirve como activador de la transcripción (fig. 11-6). Cada gen cuya transcripción es estimulada por una hormona esteroide en particular, sin importar su localización cromosómica, tiene un elemento de control reconocido por el complejo hormona-receptor.

Muchas moléculas señalizadoras, como las hormonas no esteroides y los factores de crecimiento, se unen a los receptores de la superficie de la célula y, en realidad, nunca entran en ella. Esta clase de señal puede controlar la expresión génica de manera indirecta, desencadenando vías de transducción de señales que originan la puesta en marcha de determinados activadores o represores de la transcripción (fig. 11-14). El fundamento de la regulación coordinada es el mismo que en el caso de las hormonas esteroides: las mismas señales químicas activan a los genes que tienen los mismos elementos de control. Es probable que los sistemas para la coordinación de la regulación génica hayan aparecido en fases tempranas de la historia evolutiva y hayan evolucionado por medio de la duplicación y la distribución de los elementos de control dentro del genoma.

Mecanismos de regulación postranscripcional

La transcripción sola no constituye la expresión génica. La expresión de un gen codificador de proteínas se mide, en definitiva, por la cantidad de proteína funcional que fabrica una célula y existe un largo camino entre la síntesis del transcrito de RNA y la actividad de la proteína en la célula. Se ha encontrado un número creciente de ejemplos de los mecanismos reguladores que operan en diversas etapas después de la transcripción (fig. 19-3). Estos mecanismos permiten a la célu-

367

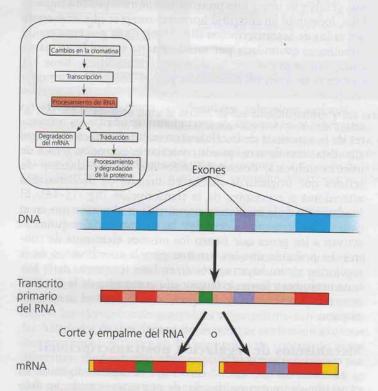
la realizar un ajuste rápido y exacto de la expresión génica en respuesta a los cambios ambientales, sin alterar sus patrones de transcripción. Aquí explicamos las células cómo pueden regular la expresión génica después de la transcripción de un gen.

Procesamiento del RNA

El procesamiento del RNA en el núcleo y la exportación del RNA maduro al citoplasma proporciona oportunidades para regular la expresión génica que no existen en los procariontes. Un ejemplo de regulación a nivel del procesamiento del RNA es el corte y empalme alternativo del RNA, en el que se producen moléculas diferentes de RNA a partir del mismo transcrito primario, dependiendo de qué segmentos de RNA se tratan como exones y cuáles como intrones (fig. 19-8). Las proteínas reguladoras específicas de un tipo de célula controlan las elecciones intrón-exón, uniéndose a secuencias reguladoras dentro del transcrito primario.

Degradación del mRNA

La duración de la vida de las moléculas de mRNA en el citoplasma es un factor importante para determinar el patrón de síntesis proteica de una célula. En los procariontes es común que las enzimas degraden a las moléculas de mRNA a los pocos minutos de su síntesis. Esta corta vida de los mRNA es una razón



▲ Fig. 19-8. Corte y empalme alternativo del RNA. Los transcritos primarios de algunos genes pueden ser cortados y empalmados en más de una forma y generar diferentes moléculas de mRNA. Advierta en este ejemplo que una molécula de mRNA termina con el exón verde y la otra con el exón púrpura. Con el corte y empalme alternativo, un organismo puede producir más de un tipo de polipéptido a partir de un solo gen.

por la que los procariontes pueden variar tan rápidamente sus patrones de síntesis proteica en respuesta a los cambios ambientales. En contraste, los mRNA de los eucariontes multicelulares, por lo general, sobreviven horas, días e incluso semanas. Por ejemplo, los mRNA para los polipéptidos de la hemoglobina (α -globina y β -globina) en los eritrocitos en desarrollo es inusualmente estable, de modo que pueden traducirse repetidas veces en estas células.

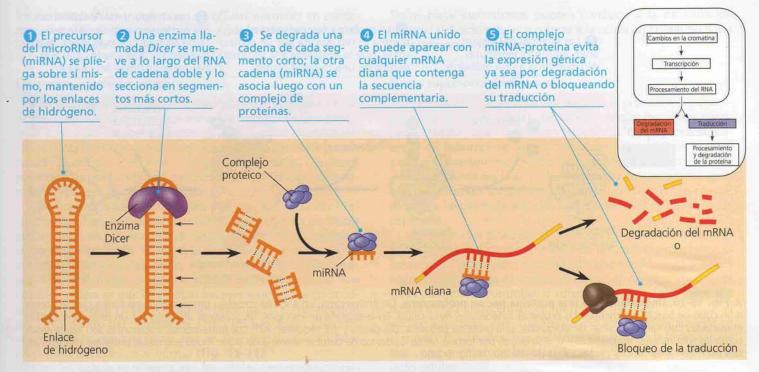
Las investigaciones con levaduras sugieren que la vía común de degradación del mRNA comienza con el acortamiento enzimático de la cola de poli-A (fig. 19-5). Este proceso ayuda a desencadenar la acción de las enzimas que eliminan el casquete 5' (los dos extremos del mRNA pueden mantenerse unidos brevemente por las proteínas implicadas). Secuencias determinadas de nucleótidos regulan también la eliminación del casquete, lo que constituye un paso crítico. Una vez eliminado el casquete, las enzimas nucleasas destruyen con rapidez el mRNA.

Las secuencias de nucleótidos que afectan el tiempo en que un mRNA permanece intacto se encuentran con frecuencia en la región no traducida (UTR) del extremo 3' de la molécula (fig. 19-5). En un experimento, los investigadores transfirieron esta secuencia desde un mRNA de vida corta para un factor de crecimiento al extremo 3' de un mRNA de una globina de estabilidad normal. El mRNA de la globina fue degradado rápidamente.

En los últimos años ha aparecido otro mecanismo que bloquea la expresión de moléculas específicas de mRNA. Los investigadores han encontrado moléculas pequeñas de RNA de cadena simple, llamadas micro RNA (miRNA), que pueden unirse a secuencias complementarias en las moléculas de mRNA. Los miRNA se forman a partir de precursores de RNA más largos que se pliegan sobre sí mismos, dando origen a estructuras de horquillas de doble cadena que se mantienen unidas por enlaces de hidrógeno (fig. 19-9). Una enzima, llamada Dicer, corta la molécula de RNA de cadena doble en fragmentos cortos. Se degrada una de las cadenas y la otra (miRNA) se asocia con un gran complejo proteico y actúa como un mecanismo autodireccional que conduce al complejo hacia cualquier molécula de mRNA que tenga la secuencia complementaria. Dependiendo de diversos factores, el complejo proteínamiRNA degrada luego el mRNA diana o bloquea su traduc-

Los biólogos que advirtieron que inyectando moléculas de RNA de cadena doble en una célula desactivaban de algún modo el gen que tenía la misma secuencia, fueron los primeros en observar que las moléculas de RNA inhibían la expresión génica. Llamaron a este fenómeno experimental interferencia del RNA (o RNAi). Más tarde se demostró que se debía a RNA de interferencia pequeños (siRNA, siglas del inglés small interfering RNA), es decir, RNA de tamaño y función similares a los miRNA. En efecto, las investigaciones posteriores demostraron que la maquinaria celular que generaba los siRNA es la misma que es responsable de producir miRNA de forma natural en la célula. Los mecanismos por los que actúan estos pequeños RNA parecen también ser similares.

Debido a que la vía celular de la RNAi puede conducir a la destrucción de los RNA que tienen secuencias complementarias a las que se encuentran en las moléculas de RNA de cadena doble, se cree que se originaron como defensa natural contra la infección por virus RNA. Sin embargo, el hecho de que la vía de la RNAi puede afectar la expresión de



▲ Fig. 19-9. Regulación de la expresión génica por los microRNA (miRNA). Los transcritos de RNA que proceden de genes codificadores de miRNA se procesan en miRNA, que impiden la expresión de mRNA complementarios (se cree que los siRNA se generan y actúan de manera similar).

genes celulares avala también modelos alternativos. En cualquier caso está claro que la RNAi desempeña un papel importante en la regulación de la expresión génica en la célula.

Iniciación de la traducción

La traducción presenta otra oportunidad para regular la expresión génica; esta regulación se produce con mayor frecuencia en la etapa de iniciación (fig. 17-17). Proteínas reguladoras que se unen a secuencias o estructuras específicas dentro de la región no traducida en el extremo 5' (5' UTR) del mRNA pueden bloquear la iniciación de la traducción de determinados mRNA y evitar la fijación a los ribosomas. En una variedad de mRNA presente en los óvulos de muchos organismos se observa un mecanismo diferente para impedir la traducción: estos mRNA almacenados carecen de colas de poli-A de tamaño suficiente para permitir su iniciación. En un momento apropiado del desarrollo embrionario, una enzima citoplasmática agrega más residuos A, lo que da lugar al comienzo de la traducción.

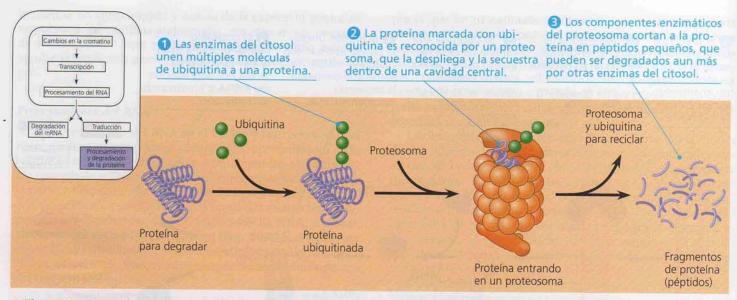
De manera alternativa, la traducción de todos los mRNA de una célula pueden regularse de forma simultánea. En una célula eucarionte, este control "global", generalmente conlleva la activación o la inactivación de uno o varios factores proteicos requeridos para iniciarla. Este mecanismo también desempeña un papel en la iniciación de la traducción de los mRNA que están almacenados en los óvulos. Inmediatamente después de la fecundación, la activación repentina de los factores de iniciación desencadena la traducción. La respuesta es un estallido de síntesis de las proteínas codificadas por los mRNA almacenados. Algunas plantas y algas almacenan mRNA durante perío-

dos de oscuridad; la luz luego desencadena la reactivación del aparato de traducción.

Procesamiento y degradación de las proteínas

La última oportunidad para controlar la expresión génica se presenta después de la traducción. A menudo, los polipéptidos eucariontes deben procesarse para obtener moléculas proteicas funcionales. Por ejemplo, la escisión del polipéptido inicial de la insulina (proinsulina) forma la hormona activa. Además, muchas proteínas sufren modificaciones químicas que las convierten en funcionales. Por lo general, las proteínas reguladoras, se activan o inactivan por la adición reversible de grupos fosfato y las proteínas destinadas a la superficie de las células animales adquieren azúcares. Se deben transportar también las proteínas de la superfice celular y muchas otras hacia sus destinos diana en la célula para que funcionen. La regulación puede producirse en cualquiera de los pasos que participan en la modificación o el transporte de una proteína.

Finalmente, la duración de las funciones de cada proteína en la célula se regula de manera estricta por la degradación selectiva. Muchas proteínas, como las ciclinas que participan en la regulación del ciclo celular, deben tener una vida relativamente corta para que la célula funcione de manera apropiada (fig. 12-16). Para marcar una proteína determinada para su destrucción, por lo general, la célula le añade moléculas de una proteína pequeña llamada ubiquitina. Los complejos proteicos gigantes denominados protoasomas reconocen las moléculas proteícas marcadas con ubiquitina y las degradan (fig. 19-10). La importancia de los protoasomas se confirma por el hallazgo de que las mutaciones que determinan que las proteínas del ciclo celular se vuelvan



▲ Fig. 19-10. Degradación de una proteína por un protoasoma. Un protoasoma, un enorme complejo proteico con una forma que se parece a un cubo de basura, desmenuza las proteínas innecesarias de la célula. En la mayoría de los casos, las proteínas atacadas por un protoasoma están etiquetadas con cadenas cortas de ubiquitina, una proteína pequeña. Los pasos 1 y 3 requieren ATP. Los proteosomas eucariontes son tan grandes como las subunidades ribosómicas y se distribuyen por toda la célula. Su forma de barril se asemeja de algún modo a la de las proteínas chaperonas, que protegen la estructura proteica más que destruirla (fig. 5-23).

impermeables a la degradación de los proteasomas pueden producir cáncer.

Evaluación de conceptos

- 19-2
- En general, ¿cuál es el efecto de la acetilación de las histonas y la metilación del DNA sobre la expresión génica?
- Compare el papel de los factores de transcripción generales y específicos en la regulación de la expresión génica.
- 3. Si usted compara las secuencias nucleotídicas de los elementos de control distales en los amplificadores de tres genes regulados de forma coordinada, ¿qué esperaría encontrar? ¿Por qué?
- 4. Una vez que el mRNA que codifica para una determinada proteína, alcanza el citoplasma, ¿cuáles son los cuatro mecanismos que pueden regular la cantidad de proteína activa en la célula?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 19-3

El cáncer es consecuencia de cambios genéticos que afectan al control del ciclo celular

En el capítulo 12 consideramos al cáncer como un conjunto de enfermedades en las que las células escapan de los mecanismos de control que normalmente limitan su crecimiento. Ahora que hemos explicado las bases moleculares de la expresión génica y su regulación estamos en condiciones de estudiar al cáncer con más detalle. Los sistemas de regulación génica que funcionan mal en el cáncer vienen a ser los mismos que desempeñan tareas importantes en el desarrollo embrionario, la respuesta inmunitaria y muchos otros procesos biológicos. De este modo, la investigación acerca de las bases moleculares del cáncer se ha beneficiado y, al mismo tiempo, contribuido a otros campos de la biología.

Tipos de genes asociados con el cáncer

Los genes que normalmente regulan el crecimiento y la división celular durante el ciclo celular son los que codifican factores de crecimiento, receptores y moléculas intracelulares de las vías de señalización (para repasar el ciclo celular, véase el capítulo 12). Las mutaciones que alteran cualquiera de estos genes en las células somáticas pueden conducir al cáncer. El agente responsable de semejante modificación puede ser la mutación espontánea al azar. Sin embargo, es probable que muchas mutaciones que causan cáncer sean resultado de influencias ambientales, como los carcinógenos químicos, los rayos X y ciertos virus.

Un descubrimiento precoz que contribuyó a comprender el cáncer tuvo lugar en 1911, cuando Peyton Rous descubrió un virus que causa cáncer en las gallinas. Desde entonces, los científicos reconocieron numerosos *virus tumorales* que provocaban cáncer en diversos animales, incluidos los seres humanos (véase cuadro 18-1). Se ha relacionado con el virus de Epstein-Barr, un herpes-virus que produce mononucleosis infecciosa, con varios tipos de cáncer, en particular, el linfoma de Burkitt. Los papilomavirus (del grupo papovavirus) se asocian con el cáncer de cuello uterino. Entre los retrovirus hay uno denominado HTLV-1 que da origen a un tipo de leucemia del adulto. Todos

los virus tumorales transforman las células normales en cancerosas a través de la integración del ácido nucleico viral en el DNA de la célula huésped.

Oncogenes y protooncogenes

La investigación en virus condujo al descubrimiento de los genes causantes de cáncer denominados **oncogenes** (del griego *onco*, tumor) en ciertos retrovirus. A continuación se encontraron réplicas similares de estos oncogenes en los genomas humanos y animales. Los genes de células normales, llamados **protooncogenes**, codifican proteínas que estimulan el crecimiento y la división celular normal.

¿Cómo podría un protooncogén –un gen que tiene una función esencial en las células normales— convertirse en un oncogén, es decir, un gen causante de cáncer? En general, un oncogén se origina a partir de un cambio genético que conduce a un aumento de la cantidad del producto proteico del protooncogén o de la actividad intrínseca de cada molécula proteica. Los cambios genéticos que convierten los protooncogenes en oncogenes se incluyen en tres categorías principales: el movimiento del DNA dentro del genoma, la amplificación de un protooncogén y las mutaciones puntuales en un elemento de control o en el protooncogén en sí mismo (fig. 19-11).

Con frecuencia se observa que las células cancerosas contienen cromosomas que se han partido y vuelto a unir en forma incorrecta, translocando fragmentos de un cromosoma a otro (fig. 15-14). Si un protooncogén translocado termina cerca de un promotor especialmente activo (u otro elemento de control), su transcripción puede aumentar y transformarse en un oncogén. El movimiento de elementos transponibles también puede colocar a un promotor más activo cerca de un protooncogén e incrementar su expresión (los elementos transponibles de los eucariontes se describen más adelante en este capítulo). El segundo tipo de cambio genético importante, la amplificación, aumenta el número de copias del protooncogén en la célula. La tercera posibilidad es una mutación puntual 1) del promotor o de un amplificador que controla al protooncogén y causa un incremento de su expresión o bien 2) de la secuencia codificadora, que transforma el producto del gen en una proteína más activa o más resistente a la degradación que la proteína normal. Todos estos mecanismos pueden conducir a la estimulación anormal del ciclo celular y colocar a la célula en el camino hacia la transformación maligna.

Genes supresores de tumores

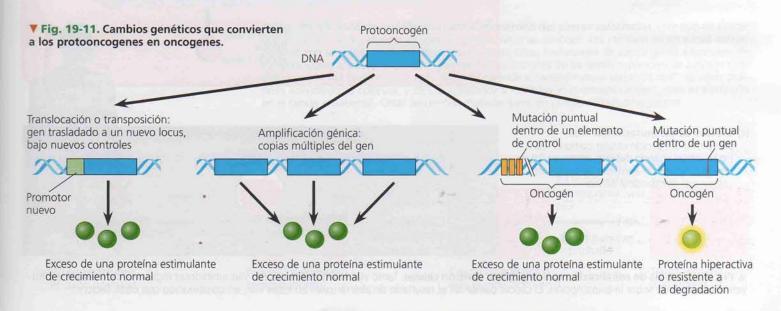
Además de los genes cuyos productos promueven normalmente la división celular, las células contienen genes cuyos productos normales la *inhiben* y se conocen como **genes supresores de tumores** porque las proteínas que codifican ayudan a evitar el crecimiento celular descontrolado. Cualquier mutación que disminuya la actividad normal de una proteína supresora de tumores puede contribuir a la aparición de cáncer, debido a la estimulación del crecimiento por la ausencia de supresión.

Los productos proteicos de estos genes tienen varias funciones. Algunas proteínas supresoras de tumores reparan normalmente el DNA dañado, una función que impide que la célula acumule mutaciones causantes de cáncer. Otras proteínas supresoras de tumores controlan la adhesión de las células entre sí o con la matriz extracelular; en los tejidos normales es esencial el anclaje adecuado, que, con frecuencia se encuentra ausente en el cáncer. Finalmente, hay proteínas supresoras de tumores que son componentes de las vías de señalización que inhiben el ciclo celular.

Interferencia con las vías de señalización celular normal

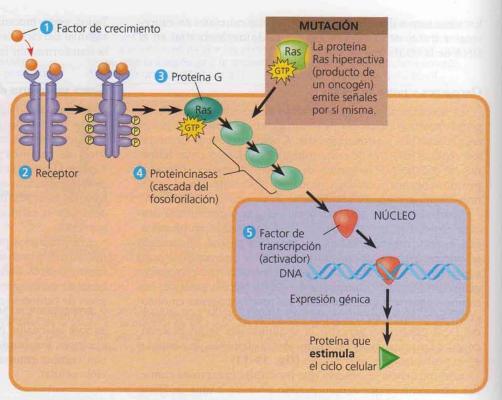
Las proteínas codificadas por muchos protooncogenes y genes supresores de tumores son componentes de las vías de señalización celular. Veamos en detalle cómo actúan estas proteínas en las células normales y de qué manera se altera su función en las células cancerosas. Nos concentraremos en los productos de dos genes clave, el protooncogén *ras* y el gen supresor de tumores *p*53. Se producen mutaciones en el *ras* en alrededor del 30% de los cánceres humanos, y mutaciones en el *p*53 en más del 50%.

La proteína Ras, codificada por el **gen ras**, es una proteína G que transmite una señal desde el receptor de un factor de crecimiento sobre la membrana plasmática a una cascada de pro-

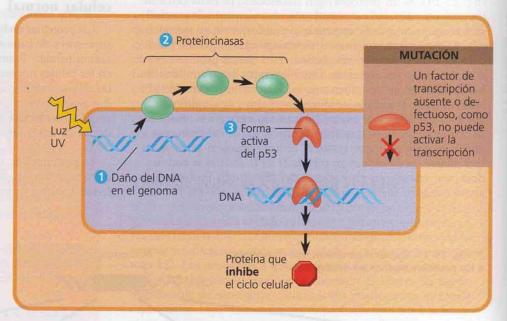


(a) Vía estimuladora del ciclo celular.

Esta vía se desencadena por acción de 1 un factor de crecimiento que se une a 2 su receptor en la membrana plasmática. La señal es transmitida a 3 una proteína G llamada Ras. Como todas las proteínas G, Ras se activa cuando se une al GTP. Ras pasa la señal a 4 una serie de proteincinasas. La última de ellas activa a 5 un activador de la transcripción que pone en funcionamiento uno o más genes de proteínas que estimulan el ciclo celular. Si una mutación determina que Ras o cualquier otro componente de la vía se vuelva anormalmente activo, puede inducir una excesiva división celular y cáncer.



(b) Vía inhibidora del ciclo celular. En esta vía 1 el daño del DNA constituye una señal intracelular que se transmite a través de 2 las proteincinasas y conduce a 3 una activación de p53. El p53 activado promueve la transcripción del gen para una proteína que inhibe el ciclo celular. La supresión resultante de la división celular asegura la no replicación del DNA dañado. Las mutaciones que causan deficiencias en cualquier componente de la vía pueden contribuir al desarrollo de cáncer.



(c) Efectos de las mutaciones. Si se sobreestimula el ciclo celular como en (a) o no se inhibe cuando debería, como en (b), se puede producir un aumento de la división celular que conduzca al cáncer.



▲ Fig. 19-12. Vías de señalización que regulan la división celular. Tanto vías estimuladoras como vías inhibidoras regulan el ciclo celular e influyen habitualmente sobre la transcripción. El cáncer puede ser el resultado de aberraciones en estas vías, en combinación con otros factores.

teincinasas. La respuesta celular al final de la vía es la síntesis de una proteína que estimula el ciclo celular (**fig. 19-12a**). Normalmente, una vía de este tipo no funciona a menos que sea disparada por el factor de crecimiento adecuado. Pero ciertas mutaciones del gen *ras* pueden llevar a la producción de una proteína Ras hiperactiva que desencadene la cascada de cinasas y ocasione un aumento de la división celular incluso en ausencia del factor de crecimiento. En efecto, las versiones hiperactivas o las cantidades aumentadas de cualquiera de los componentes de la vía pueden tener el mismo resultado: una división celular excesiva.

La **figura 19-12b** muestra una vía en la que una señal conduce a la síntesis de una proteína que suprime el ciclo celular. En este caso, la señal es el daño al DNA de la célula, quizás como consecuencia de la exposición a la luz ultravioleta. La acción de esta vía de señalización es bloquear el ciclo celular hasta que se repara el daño. De otro modo, el defecto podría contribuir a la formación de tumores, al causar mutaciones o anormalidades cromosómicas. Así, los genes para los componentes de esta vía actúan como genes supresores de tumores. La proteína supresora de tumores codificada por el gen p53 de tipo salvaje es un factor de transcripción específico que promueve la síntesis de proteínas inhibidoras del ciclo celular. Esta es la razón por la que una mutación que inactiva al gen p53, como la que produce una proteína Ras hiperactiva, induce un crecimiento celular excesivo y cáncer (**fig. 19-12c**).

El **gen p53**, llamado así por el peso molecular de 53 000 dalton de su producto proteico, ha recibido el nombre del "ángel guardián del genoma". Una vez activado, por ejemplo, por el daño del DNA la proteína p53 actúa como activador de varios genes. Uno de ellos es el *p21*, cuyo producto detiene el ciclo celular al unirse con las cinasas dependientes de ciclina y le da tiempo a la célula para reparar el DNA; la proteína p53 también puede activar genes implicados directamente en la reparación del DNA. Cuando el daño del DNA es irreparable, la p53 activa genes "suicidas", cuyos productos proteicos causan la muerte celular por medio de un proceso llamado apoptosis (fig. 21-18). De este modo, mediante al menos tres maneras, la p53 evita que una célula transmita mutaciones debidas al daño del DNA. Si se acumulan las mutaciones y la célula sobrevive a través de muchas divisiones —como sucede con más probabilidad si el gen supre-

sor de tumores p53 es defectuoso o está ausente— puede sobrevenir el cáncer.

Modelo multifásico del desarrollo del cáncer

Por lo general, se requiere más de una mutación somática para producir todos los cambios característicos de una célula cancerosa madura. Esto ayuda a explicar por qué la incidencia del cáncer aumenta con la edad. Si el cáncer es resultado de una acumulación de mutaciones, y si éstas se producen a lo largo de toda la vida, cuanto más tiempo vivamos, más probable es que desarrollemos cáncer.

El modelo de una vía multifásica del cáncer está sustentado por los estudios de uno de los tipos de cáncer humano más conocidos, el colorrectal. Alrededor de 135 000 casos nuevos de cáncer colorrectal se diagnostican cada año en los Estados Unidos y la enfermedad causa 60 000 muertes al año. Al igual que la mayoría de los tumores malignos, el cáncer colorrectal se desarrolla de forma gradual (fig. 19-13). A menudo, el primer signo es un pólipo, esto es, un crecimiento pequeño y benigno del revestimiento del colon. Las células del pólipo parecen normales, aunque se dividen con una frecuencia inusual. El tumor crece y puede volverse maligno e invadir otros tejidos. El desarrollo de un tumor maligno corre en paralelo con la acumulación gradual de mutaciones que convierten a los protooncogenes en oncogenes y anulan los genes supresores de tumores. Con frecuencia, están implicados el oncogén ras y un gen supresor de tumores p53 mutado.

Alrededor de media docena de cambios deben producirse a nivel del DNA para que una célula se vuelva completamente cancerosa. Habitualmente, aparece al menos un oncogén activo y se observa la mutación o la pérdida de varios genes supresores de tumores. Además, ya que los alelos mutantes supresores de tumores generalmente son recesivos, en la mayoría de los casos las mutaciones deben inactivar *ambos* alelos del genoma de una célula para impedir la supresión del tumor (por otra parte, la mayoría de los oncogenes, se comportan como alelos dominantes). Finalmente, en muchos tumores malignos se activa el gen de la telomerasa. Esta enzima evita el acortamiento de los extremos de los cromosomas durante la replicación del DNA (fig. 16-19). La producción de telomerasa en las células cancerosas elimina el



límite natural del número de veces en que pueden dividirse las células.

Los virus desempeñan algún papel en cerca del 15% de los casos de cáncer humano en todo el mundo. Los virus contribuyen al desarrollo del cáncer por medio de la integración de su material genético en el DNA de las células infectadas. Mediante este proceso, un retrovirus puede donar un oncogén a la célula. De otro modo, el DNA viral integrado puede desorganizar un gen supresor de tumores o convertir un protooncogén en un oncogén. Por último, algunos virus producen proteínas que inactivan a la p53 y a otras proteínas supresoras de tumores, lo que facilita que la célula se convierta en cancerosa.

Predisposición hereditaria al cáncer

El hecho de que se requieran múltiples cambios genéticos para producir una célula cancerosa ayuda a explicar la observación de que ciertos cánceres afectan a algunas familias. Un individuo que hereda un oncogén o un alelo mutante de un gen supresor de tumores se encuentra un paso más cerca de acumular las mutaciones necesarias para desarrollar cáncer que un individuo sin ninguna de estas mutaciones.

Los genetistas están dedicando mucho esfuerzo para identificar los alelos del cáncer hereditario para detectar más temprano la predisposición a ciertos cánceres. Alrededor del 15% de los cánceres colorrectales, por ejemplo, se deben a mutaciones heredadas. Muchas de éstas afectan al gen supresor de tumores llamado poliposis adenomatosa colónica familiar o APC (fig. 19-13). Este gen tiene múltiples funciones en la célula, que incluyen la regulación de la migración y la adhesión celular. Incluso en pacientes sin antecedentes familiares de la enfermedad, el gen APC presenta mutaciones en el 60% de los cánceres colorrectales. En estos individuos se deben producir mutaciones nuevas en ambos alelos APC para que se pierda la función del gen. Como solo el 15% de los cánceres colorrectales se asocia con mutaciones heredadas conocidas, los investigadores continúan haciendo esfuerzos para identificar "marcadores" que permitan predecir el riesgo de desarrollar este tipo de cáncer.

Existen evidencias de predisposición hereditaria importante en el 5-10% de las pacientes con cáncer de mama. Éste es el segundo tipo más común de cáncer en los Estados Unidos, que afecta a más de 180 000 mujeres (y algunos hombres) y mata a 40 000 pacientes por año. Se encontraron mutaciones en el gen BRCA1 o en el BRCA2, en por lo menos la mitad de los cánceres de mama hereditarios (BRCA proviene del inglés BReast CAncer, que significa cáncer de mama). Una mujer que hereda un alelo mutante de BRCA1 tiene una probabilidad del 60% de desarrollar cáncer de mama antes de los 50 años, en comparación con solo un 2% de probabilidad en el caso de una mujer homocigota para el alelo normal. Tanto el BRCA1 como el BRCA2 se consideran genes supresores de tumores porque su alelo de tipo salvaje protege contra el cáncer de mama y sus alelos mutantes son recesivos. Los investigadores no han determinado aún qué función desempeñan los productos normales de estos genes en la célula. Sin embargo, algunas evidencias recientes sugieren que la proteína BRCA2 actúa directamente en la reparación de las rupturas que se producen en ambas cadenas del DNA.

El estudio de éstos y otros genes asociados con el cáncer hereditario puede conducir a nuevos métodos para el diagnóstico precoz y el tratamiento de todos los cánceres. El estudio de estos genes también aumenta nuestra comprensión de los procesos normales de regulación del genoma.

Evaluación de conceptos

- 19-3
- Compare las funciones habituales de las proteínas codificadas por los protooncogenes con las codificadas por los genes supresores de tumores.
- 2. Explique de qué modo son diferentes las mutaciones que conducen al cáncer para un protooncogén y para un gen supresor de tumores.
- **3.** ¿En qué circunstancias consideramos que el cáncer tiene un componente hereditario?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 19-4

Los genomas eucariontes pueden tener muchas secuencias de DNA no codificante además de los genes

Hemos dedicado la mayor parte de este capítulo y, en realidad, de la unidad, a los genes que codifican proteínas. Sin embargo, las regiones codificantes de estos genes y los genes de productos del RNA, como el rRNA y el tRNA, comprenden solo una minúscula porción de los genomas de la mayoría de los eucariontes multicelulares. El mayor volumen corresponde a las secuencias no codificantes del DNA, a menudo descritas en el pasado como "DNA chatarra". De cualquier modo se están acumulando bastantes evidencias de que el DNA no codificante desempeña un papel importante en la célula, una idea sustentada por su persistencia en diversos genomas en miles de generaciones. En esta sección examinamos cómo se organizan los genes y las secuencias no codificantes del DNA dentro de los genomas eucariontes, utilizando el genoma humano como ejemplo principal. La organización del genoma nos habla mucho acerca de cómo evolucionaron los genomas y cómo continúan haciéndolo, lo que constituye el tema de la sección final de este capítulo.

Relación entre la composición genómica y la complejidad del organismo

Varias tendencias son evidentes cuando comparamos los genomas de los procariontes y los de los eucariontes, incluidos los grupos más complejos, como los mamíferos. Aunque existen excepciones, encontramos una progresión general de genomas más pequeños a genomas más grandes, pero con menos genes en una longitud determinada de DNA. Por ejemplo, los seres humanos tienen de 500 a 1 500 veces más pares de bases en su genoma que la mayoría de los procariontes, pero, en promedio, solo de 5 a 15 veces más genes: por eso hay menos genes en cualquier longitud dada de DNA.

En los genomas procariontes, la mayor parte del DNA codifica para proteínas, tRNA o rRNA; la pequeña cantidad de DNA no codificante se compone, principalmente, de secuencias reguladoras, como los promotores. La secuencia codificante de nucleótidos a lo largo de un gen procarionte progresa desde el principio hasta el fin sin ser interrumpida por secuencias no codificantes (intrones). En los genomas eucariontes, en

cambio, la mayoría del DNA *no* codifica proteínas ni RNA e incluye secuencias reguladoras más complejas. En efecto, los seres humanos tienen 10 000 veces más DNA no codificante que los procariontes. En los eucariontes multicelulares, una parte de este DNA está presente como intrones dentro de los genes. En realidad, los intrones representan la mayor parte de la diferencia en la longitud promedio entre los genes humanos (27 000 pares de bases) y los genes procariontes (1 000 pares de bases).

Ahora que disponemos de la secuencia completa del genoma humano sabemos de qué está formado el 98,5% que no codifica para proteínas, rRNA o tRNA (fig. 19-14). Las secuencias reguladoras relacionadas con los genes y los intrones representan el 24% del genoma humano. Las secuencias restantes, localizadas entre los genes funcionales, incluyen algo de DNA no codificante único, como los fragmentos de genes y genes mutados que no son funcionales. La mayor parte del DNA intergénico, sin embargo, es DNA repetitivo, secuencias que están presentes en múltiples copias del genoma. Es en cierta manera sorprendente que alrededor de tres cuartos de este DNA repetitivo (44% del genoma humano entero) esté compuesto por elementos transponibles y secuencias relacionadas con ellos.

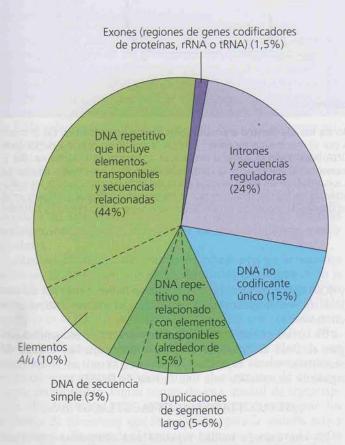


Fig. 19-14. Tipos de secuencias de DNA en el genoma humano. Las secuencias codificantes en los genes (púrpura oscuro) corresponden solo al 1,5% del genoma humano, en tanto que los intrones y as secuencias reguladoras asociadas con los genes (púrpura claro) comprenden alrededor de un cuarto del genoma. La gran mayoría del genoma humano no codifica proteínas humanas o RNA y gran parte es DNA repetitivo (verde claro y oscuro). Debido a que el DNA repetitivo es el más difícil de secuenciar y analizar, la clasificación de algunas partes es dudosa y los porcentajes dados aquí pueden variar levemente a medida que continúe el análisis del genoma.

Elementos transponibles y secuencias relacionadas

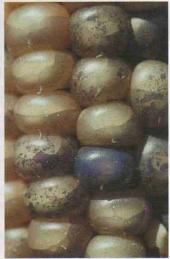
Todos los organismos parecen tener segmentos de DNA que pueden moverse de una zona a otra dentro del genoma. En el capítulo 18 describimos los elementos transponibles en los procariontes, que podrían haber sido una fuente evolutiva de virus. Sin embargo, la primera evidencia acerca de estos segmentos errantes de DNA no provino de experimentos con procariontes, sino de los experimentos de cruzamiento con maíz de la genetista estadounidense Barbara McClintock en las décadas de 1940 y 1950 (fig. 19-15). McClintock identificó cambios en el color de los granos de maiz que tenían sentido solo si se postulaba la existencia de elementos genéticos capaces de trasladarse desde otras localizaciones en el genoma hacia los genes para el color del grano. El descubrimiento de McClintock recibió escasa atención hasta que se descubrieron los elementos transponibles en las bacterias muchos años más tarde y los especialistas en genética microbiana descubrieron las bases moleculares de la transposición.

Movimiento de los transposones y de los retrotransposones

Los elementos transponibles de los eucariontes son de dos tipos: los transposones, que se mueven dentro del genoma por medio de un DNA intermediario, y los retrotransposones, que se mueven por medio de un RNA intermediario, es decir, un transcrito del DNA retrotransposón. Los transposones pueden trasladarse por el mecanismo de "cortar y pegar," que elimina el elemento del sitio original o por un mecanismo de "copiar y pegar" que deja una copia en el lugar original (fig. 19-16a).

Los retrotransposones dejan siempre una copia en el sitio original durante la transposición, ya que al principio son transcritos a un RNA intermediario (**fig. 19-16b**). Para insertarse en otro sitio el RNA intermediario primero se vuelve a convertir en





▲ Fig. 19-15. Efecto de los elementos transponibles sobre el color del grano de maíz. Barbara McClintock propuso por primera vez la idea de que había elementos genéticos móviles después de observar el veteado en el color de los granos de maíz. Si bien su idea se tomó con escepticismo cuando la propuso en la década de 1940, más tarde fue convalidada. Recibió el Premio Nobel en 1983, a los 81 años, por su investigación pionera.

DNA por medio de la transcriptasa inversa, una enzima codificada en el retrotransposón mismo. Así, se puede encontrar esta enzima en células no infectadas por retrovirus (en realidad, los retrovirus pueden haber evolucionado a partir de los retrotransposones). Una enzima celular cataliza la inserción del DNA transcrito de forma inversa en un nuevo sitio. La mayoría de los elementos transponibles en los genomas eucariontes son retrotransposones.

Secuencias relacionadas con elementos transponibles

A lo largo de los genomas eucariontes se hallan diseminadas múltiples copias de elementos transponibles y secuencias relacionadas con ellos. Por lo general, una sola unidad tiene de cientos a miles de pares de bases de largo y las "copias" dispersas son similares, pero a menudo no son idénticas entre sí. Algunos de éstos son elementos transponibles que se mueven empleando enzimas codificadas por ellos mismos o por otros elementos transponibles y algunos son secuencias relacionadas que han perdido la capacidad para trasladarse en conjunto. Los elementos transponibles y las secuencias relacionadas componen el 25-50% de la mayoría de los genomas de los mamíferos y porcentajes aun más altos en los anfibios y en las plantas superiores (fig. 19-14).

En los seres humanos y otros primates, una gran proporción de elementos transponibles y el DNA relacionado con ellos integra una familia de secuencias similares llamada *elementos Alu*. Estas

secuencias abarcan solo cerca del 10% del genoma humano. Los elementos *Alu* tienen alrededor de 300 nucleótidos de largo, mucho más cortos que la mayoría de los elementos transponibles funcionales y no codifican ninguna proteína. Sin embargo, muchos elementos *Alu* son transcritos en moléculas de RNA; su función celular, si tienen alguna, se desconoce.

Si bien muchos elementos transponibles codifican proteínas, estas proteínas no llevan a cabo funciones celulares. Por lo tanto, estos elementos a menudo se describen como DNA "no codificante", junto con otras secuencias repetitivas.

Otros DNA repetitivos, incluido el DNA de secuencia simple

El DNA repetitivo que no se relaciona con elementos transponibles se originaría por errores que se producen durante la replicación o la recombinación del DNA. Representa alrededor del 15% del genoma humano (fig. 19-14). Cerca de un tercio de éste (5% del genoma humano) son duplicaciones de segmentos grandes, en las que un tramo largo de DNA, entre 10 000

DNA del genoma

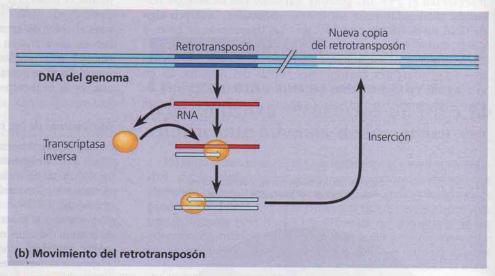
El transposón se copia

Transposón móvil

Inserción

Inserción

(a) Movimiento del transposón (mecanismo de "copiar y pegar")



▲ Fig. 19-16. Movimiento de los elementos transponibles en los eucariontes. (a) El movimiento de los transposones por el mecanismo de cortar y pegar, o por el de copiar y pegar (presentado aquí), incluye un DNA intermedio de cadena doble que se inserta en el genoma. (b) El movimiento de los retrotransposones comienza con la formación de un RNA intermedio de cadena sencilla. Los pasos restantes son idénticos en esencia a una parte del ciclo reproductivo de un retrovirus (fig. 18-10). En el movimiento de los transposones por el mecanismo de copiar y pegar y en el movimiento de los retrotransposones, la secuencia del DNA permanece en el sitio original y también aparece en un sitio nuevo.

y 300 000 pares de nucleótidos, parece haberse copiado de una localización cromosómica a otra, sobre el mismo o sobre otro cromosoma.

En contraste con las duplicaciones únicas de secuencias largas, el *DNA de secuencia simple* contiene muchas copias de secuencias cortas repetidas en tándem, como en el ejemplo siguiente (se muestra solo una cadena de DNA):

...GTTACGTTACGTTACGTTACGTTAC...

En este caso, la unidad repetida está compuesta por cinco nucleótidos (GTTAC). Las unidades repetidas normalmente contienen menos de 15 nucleótidos, pero pueden incluir hasta 500. El número de unidades repetidas en un sitio determinado del genoma también varía. Por ejemplo, podría haber varios cientos de miles de repeticiones de la unidad GTTAC en un sitio. En conjunto, el DNA de secuencia simple corresponde al 3% del genoma humano.

La composición nucleotídica del DNA de secuencia simple es a menudo tan diferente del resto del DNA celular que tiene una densidad intrínsecamente diferente. Si el DNA genómico se corta en piezas y se centrifuga a alta velocidad, los segmentos de densidades diferentes migran hacia posiciones diferentes dentro del tubo de centrífuga. El DNA repetitivo aislado de esta manera fue denominado por vez primera DNA satélite porque aparecía como una banda "satélite" en el tubo de la centrífuga, separado del resto del DNA. Ahora, el término se emplea con frecuencia de manera intercambiable con DNA de secuencia simple.

Gran parte del DNA de secuencia simple se localiza en los telómeros y en los centrómeros cromosómicos, lo que sugiere que este DNA desempeña un papel estructural en los cromosomas. El DNA en los centrómeros es esencial para la separación de las cromátides en la división celular (véase cap. 12). El DNA centromérico, junto con el DNA de secuencia simple localizado en cualquier parte, también puede ayudar a organizar la cromatina dentro del núcleo en interfase. El DNA de secuencia simple localizado en los telómeros, en las puntas de los cromosomas, evita que se pierdan los genes a medida que se acorta el DNA con cada ciclo de replicación (véase cap. 16). El DNA telomérico también une proteínas que protegen los extremos de un cromosoma de la degradación y de la unión con otros cromosomas.

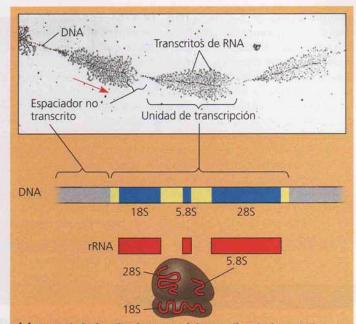
Genes y familias multigénicas

Concluimos nuestra explicación de los diversos tipos de secuencias de DNA en los genomas eucariontes con un examen detallado de los genes. Recuerde que las secuencias codificantes para proteínas y RNA estructural comprenden solo un 1,5% del genoma humano (fig. 19-14). Si incluimos los intrones y las secuencias reguladoras asociadas con los genes, la cantidad total de DNA relacionado con los genes –codificante o no– constituye alrededor del 25% del genoma humano.

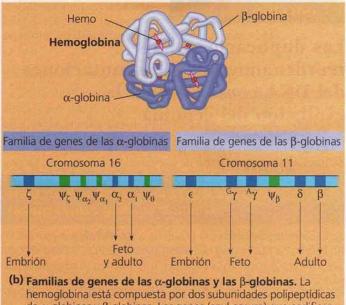
Como en los procariontes, la mayoría de los genes eucariontes están presentes como secuencias únicas, con solo una copia por conjunto haploide de cromosomas. Pero, en el genoma humano, estos genes solitarios componen solo alrededor de la mitad del DNA codificante total. El resto existe en familias multigénicas, es decir, colecciones de genes idénticos o muy similares.

Algunas familias multigénicas se componen de secuencias idénticas de DNA, por lo general, agrupadas en tándem. Con la notable excepción de los genes para las proteínas histonas, las familias multigénicas de genes idénticos codifican RNA. Un ejemplo es la familia de secuencias idénticas que codifica para tres moléculas más grandes de RNA ribosómico (rRNA) (fig. 19-17a). Estas moléculas de rRNA están codificadas en una sola unidad de transcripción que se repite en tándem cientos a miles de veces en uno o varios grupos en el genoma de un eucarionte multicelular. Tantas copias de esta unidad de transcripción rRNA ayudan a las células a sintetizar rápidamente los millones de ribosomas que se requieren para la síntesis activa de proteínas. Se escinde el transcrito primario para producir las tres moléculas de rRNA. Estas moléculas se combinan luego con proteínas y otra clase de rRNA (5S rRNA) para formar las subunidades ribosómicas.

Los ejemplos clásicos de familias multigénicas de genes *no idénticos* son dos familias de genes relacionados entre sí que codifican las globinas, un grupo de proteínas que incluye las subunidades polipeptídicas α y β de la hemoglobina. Una familia, localizada en el cromosoma 16 de los seres humanos, codifica diversas formas de α -globina; la otra, en el cromosoma 11,



(a) Parte de la familia de genes del RNA ribosómico. Arriba se muestran tres de los cientos de copias de las unidades de trans-cripción del rRNA en el genoma de una salamandra (MET). Cada "pluma" corresponde a una sola unidad de transcripción que está siendo transcrita por alrededor de 100 moléculas de RNA polimerasa (los puntos negros a lo largo del DNA), que se mueven de izquierda a derecha. Los transcritos de RNA en crecimiento se extienden fuera del DNA. En el diagrama que está debajo de la microfotografía se muestra una unidad de transcripción. Incluye los genes de tres tipos de rRNA (azul), adyacentes a las regiones que se transcriben pero que luego se eliminan (amarillo). Se sintetiza un solo transcrito y luego se procesa para producir una molécula de cada uno de los tres rRNA, que constituyen parte de un ribosoma. En el ribosoma también se encuentra un cuarto rRNA (5S rRNA), pero el gen codificador no es parte de esta unidad de transcripción



(b) Familias de genes de las α-globinas y las β-globinas. La hemoglobina está compuesta por dos subunidades polipeptídicas de α-globinas y β-globinas. Los genes (azul oscuro) que codifican estos polipéptidos se encuentran en dos familias, organizadas como se muestra aquí. El DNA no codificante que separa los ge-nes funcionales dentro de cada grupo familiar incluye a los seu-dogenes (verde), es decir, versiones no funcionales de los genes. Los genes y los seudogenes se nombran con letras griegas.

▲ Fig. 19-17. Familias de genes.

codifica formas de β-globina (**fig. 19-17b**). Las distintas formas de cada subunidad de globina se expresan en momentos diferentes del desarrollo, lo que permite que la hemoglobina actúe de manera eficaz en el ambiente cambiante del animal en desarrollo. En los seres humanos, por ejemplo, las formas embrionaria y fetal de la hemoglobina tienen mayor afinidad por el oxígeno que las adultas, para asegurar la transferencia eficiente del oxígeno de la madre al feto en desarrollo. También se encuentran varios **seudogenes** en los grupos familiares de los genes de globina. Los seudogenes son secuencias nucleotídicas no funcionales bastante similares a los genes funcionales.

La disposición de los genes en familias ha permitido comprender la evolución de los genomas. En la sección siguiente examinaremos algunos de los procesos que han dado forma a los genomas de especies diferentes a lo largo de los tiempos evolutivos.

Evaluación de conceptos

 Exponga las características que determinan que los genomas de los mamíferos sean más grandes que los genomas de los procariontes.

2. ¿De qué modo se diferencian los intrones, los elementos transponibles y el DNA de secuencia simple en su distribución en el genoma?

3. Analice las diferencias en la organización de la familia de genes rRNA y la de genes de globina ¿Cómo benefician al organismo estas familias de genes?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

como poliploidía. En un organismo poliploide, un conjunto completo de genes puede proporcionar funciones esenciales para el organismo. Los genes que se encuentran en uno o más de los juegos adicionales difieren a veces por acumulación de mutaciones; es posible que estas variaciones persistan si el organismo portador sobrevive y se reproduce. En este sentido, los genes con funciones nuevas pueden evolucionar. Mientras que una copia de un gen crucial se exprese, la divergencia con la otra copia puede llevar a su proteína codificada a actuar de un modo novedoso y, debido a eso, cambiar el fenotipo del organismo. La acumulación de mutaciones en muchos (o incluso en pocos) genes puede conducir a la bifurcación de una especie nueva, como sucede con frecuencia en las plantas (véase cap. 24). Aunque si existen animales poliploides, éstos son raros.

Duplicación y divergencia de los segmentos de DNA

Los errores durante la meiosis también conducen, en ocasiones, a la duplicación de genes individuales. El entrecruzamiento desigual durante la profase I de la meiosis, por ejemplo, puede dar por resultado un cromosoma con una deleción y otro con una duplicación de una región determinada. Como se ilustra en la **figura 19-18**, los elementos transponibles en el genoma pueden ofrecer sitios donde las cromátides no hermanas pueden entrecruzarse, aún cuando sus secuencias de genes homólogos no estén alineadas correctamente.

También es posible un deslizamiento durante la replicación del DNA, de manera que el molde se desplace con respecto a la cadena complementaria nueva y una región de la cadena molde

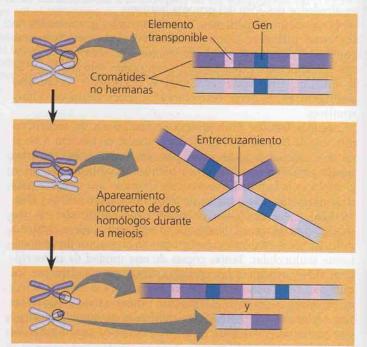
Concepto 19-5

Las duplicaciones, los reordenamientos y las mutaciones del DNA contribuyen a la evolución del genoma

La base del cambio a nivel genómico es la mutación, que sirve de fundamento a gran parte de la evolución del genoma. Es probable que las formas más tempranas de vida tuvieran un número mínimo de genes: los necesarios para la supervivencia y la reproducción. Si esto en realidad fue así, uno de los aspectos de la evolución debe haber sido el incremento en el tamaño del genoma y fue éste material genético adicional el que proporcionó la materia prima para la diversificación génica. En esta sección describiremos primero la forma en que pueden originarse copias adicionales de todo el genoma o parte de él y luego examinaremos los procesos posteriores que pueden conducir a la evolución de las proteínas (o los productos de RNA) con funciones relacionadas o completamente nuevas.

Duplicación de los juegos de cromosomas

Un accidente en la meiosis produce, en ocasiones, uno o más juegos adicionales de cromosomas, una condición conocida



▲ Fig. 19-18. Duplicación génica debida a un entrecruzamiento desigual. El mecanismo por el que se puede duplicar un gen (u otro segmento de DNA) es la recombinación durante la meiosis entre copias de un elemento transponible que flanquea a ese gen. Una recombinación semejante entre cromátides no hermanas de cromosomas homólogos mal alineados produce una cromátide con dos copias del gen y una cromátide sin ninguna copia.

no sea copiada o sea copiada dos veces. Como resultado, se produce una deleción o una duplicación de una región del DNA. Es fácil imaginar la forma en que se pueden producir estos errores en las regiones de las repeticiones, como las del DNA de secuencia simple descritas previamente. La variabilidad en el número de unidades repetidas de DNA de secuencia simple en el mismo sitio se debería a errores como éstos. En la existencia de familias multigénicas se encontraron evidencias de que accidentes moleculares como el entrecruzamiento desigual y el deslizamiento condujeron a la duplicación de genes.

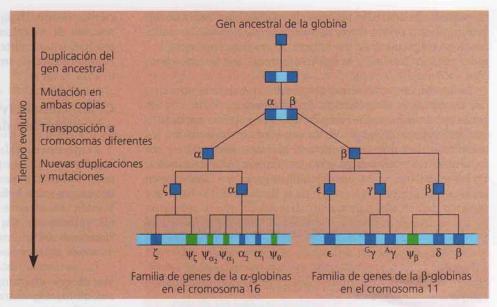
Evolución de genes con funciones relacionadas: genes de la hemoglobina humana

Los acontecimientos de duplicación pueden impulsar la evolución de genes con funciones relacionadas, como los de las familias de la α -globina y la β -globina (véase la figura 19-17b). La

comparación de la secuencia de genes dentro de una familia multigénica sugiere el orden en el que aparecieron los genes. Este enfoque para recrear la historia evolutiva de los diversos genes de la globina indica que todos ellos evolucionaron a partir de un gen ancestral común, que fue duplicado y derivó en los genes ancestrales de la α -globina y la β -globina hace alrededor de 450-500 millones de años (fig. 19-19). Cada uno de estos genes se duplicó varias veces más tarde y las copias se diferenciaron entre sí en la secuencia, para dar origen a los miembros actuales de la familia. En efecto, el ancestro común del gen de la globina también originó la mioglobina, una proteína muscular que se une oxígeno, y la proteína vegetal leghemoglobina. Las últimas dos proteínas actúan como monómeros y sus genes están incluidos en una "superfamilia de las globinas".

Después de estos acontecimientos de duplicación las diferencias entre los genes de la familia de las globinas sin duda

aparecieron a partir de las mutaciones acumuladas en las copias a través de muchas generaciones. El modelo actual es que, por ejemplo, un gen cumplió la función requerida para la proteína α-globina, mientras que las otras copias de este gen acumularon mutaciones aleatorias. Algunas de ellas pueden haber tenido un efecto adverso sobre el organismo y otras ningún efecto, pero algunas mutaciones debieron alterar la función del producto proteico de un modo ventajoso para el organismo en una etapa determinada de la vida, sin modificar sustancialmente su función transportadora de oxígeno. Es de suponer que la selección natural actuó sobre estos genes alterados para mantenerlos en la



 \blacktriangle Fig. 19-19. Evolución de las familias de genes de la α-globina y la β-globina. Aquí se muestra un modelo para la evolución de las familas modernas de genes de α-globina y β-globina a partir de un gen ancestral único de la globina.

población, induciendo la producción de formas alternativas de la proteína α -globina.

La similitud en la secuencia de aminoácidos de las diversas proteínas α -globina y β -globina avala este modelo de duplicación y mutación génica **(cuadro 19-1)**. Las secuencias de aminoácidos de las β -globinas, por ejemplo, son mucho más parecidas entre sí que a las secuencias de las α -globinas. La existencia de varios seudogenes entre los genes funcionales de la globina proporciona más evidencias para este modelo (fig. 19-17b). Esto es, las mutaciones aleatorias a lo largo del tiempo evolutivo destruyeron la función de estos genes.

Evolución de genes con funciones nuevas

En la evolución de las familias de genes de la globina, la duplicación y la divergencia subsiguiente dieron origen a miembros de la familia cuyos productos proteicos realizaban fun-

Cuadro 19-1. Porcentaje de similitud en la secuencia de aminoácidos entre las proteínas globina humanas

	α-glo	α-globinas		β-globinas		
	α	ζ	β	γ	ε	
γalakina	100	58	42	39	37	
α -globinas— $\begin{bmatrix} \alpha \\ \zeta \end{bmatrix}$	58	100	34	38	37	
Γβ	42	34	100	73	75	
β-globinas— γ	39	38	73	100	80	
ε	37	37	75	80	100	

ciones relacionadas. De manera alternativa, una copia de un gen duplicado puede sufrir alteraciones que conduzcan a una función completamente nueva para el producto proteico. Los genes para la lisozima y la α-lactoalbúmina son buenos ejemplos.

La lisozima es una enzima que ayuda a prevenir la infección por medio de la hidrolización de las paredes celulares de las bacterias; la α-lactoalbúmina es una proteína no enzimática que desempeña un papel en la producción de leche en los mamíferos. Las dos proteínas son bastante similares en sus secuencias de aminoácidos y sus estructuras tridimensionales. En los mamíferos se encuentran ambos genes, en tanto que en las aves está presente solo el gen de la lisozima. Estos hallazgos sugieren que en algún momento, después de que se separaron los linajes que derivaron en mamíferos y aves, el gen de la lisozima sufrió un accidente de duplicación en el linaje de los mamíferos pero no en el de las aves. A continuación, una copia del gen de la lisozima duplicado evolucionó hacia el gen codificador de la α-lactoalbúmina, una proteína con una función completamente diferente.

Reordenamientos de partes de genes: duplicación y combinación de exones

El reordenamiento de las secuencias de DNA existentes también contribuyó a la evolución del genoma. La presencia de intrones en la mayoría de los genes eucariontes puede haber promovido la evolución de proteínas nuevas y potencialmente útiles, al facilitar la duplicación o la reubicación de exones en el genoma. Recuerde (como vimos en el capítulo 17) que un exón a menudo codifica un dominio, es decir, una región proteica distinta desde el punto de vista estructural o funcional.

Hemos visto ya que el entrecruzamiento desigual durante la meiosis puede conducir a la duplicación de un gen en un cromosoma y a la pérdida de éste del cromosoma homólogo (véase la figura 19-18). Por un proceso similar, un exón determinado dentro de un gen podría ser duplicado en un cromosoma y perdido por el homólogo. El gen con el exón duplicado codificaría una proteína que contendría una segunda copia del dominio correspondiente. Este cambio en la estructura de la proteína podría incrementar su función, al aumentar su estabilidad, intensificar su capacidad para unirse a un ligando en particular o alterar alguna otra propiedad. Varios genes codificadores de proteínas tienen copias múltiples de exones relacionados, que posiblemente se originaron por duplicación y luego divergieron. El gen que codifica la proteína colágeno de la matriz extracelular es un buen ejemplo. El colágeno es una proteína estructural con una secuencia muy repetitiva, que se refleja en el patrón repetitivo de exones en el gen del colágeno.

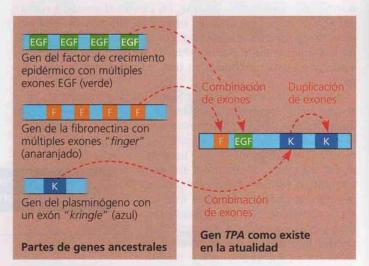
De manera alternativa, podemos imaginar la mezcla ocasional y el apareamiento de exones diferentes dentro de un gen o entre genes no alélicos debido a errores en la recombinación meiótica. Este proceso, denominado combinación de exones, podría originar proteínas nuevas con novedosas combinaciones de funciones. Como ejemplo, consideremos el gen para el activador del plasminógeno tisular (TPA). La proteína TPA es una proteína extracelular implicada en la limitación de la coagulación sanguínea. Tiene cuatro dominios de tres tipos, cada uno de ellos codificado por un exón; uno de ellos está presente en dos copias. Debido a que cada tipo de exón también se encuentra en otras proteínas, se cree que el gen para la TPA se originó a consecuencia de varios episodios de combinación y duplicación de exones (fig. 19-20). La proteína TPA hace más lenta la reacción de coagulación y, por tanto, limita el daño que puede resultar de los infartos de miocardio y de algunos tipos de accidentes vasculares, siempre que se la administre inmediatamente a las víctimas.

Cómo contribuyen los elementos transponibles a la evolución del genoma

La persistencia de elementos transponibles como una gran fracción de algunos genomas eucariontes coincide con la idea de que pueden desempeñar un papel importante en el modelado del genoma a lo largo del tiempo evolutivo. Estos elementos pueden contribuir a la evolución del genoma de varias maneras: promoviendo la recombinación, interrumpiendo genes o elementos del control celular y transportando genes completos o exones aislados hacia localizaciones nuevas.

La presencia de secuencias de elementos transponibles homólogos diseminadas a lo largo del genoma facilita la recombinación entre cromosomas diferentes. La mayoría de estas alteraciones son probablemente desventajosas y causan translocaciones cromosómicas y otros cambios en el genoma que pueden resultar mortales para el organismo. Pero en el curso de la evolución, a veces una recombinación ocasional como ésta es ventajosa.

El movimiento de los elementos transponibles alrededor del genoma puede tener consecuencias directas. Por ejemplo, si un elemento transponible "salta" y cae en el medio de una secuencia codificante de un gen codificador de proteínas, altera el funcionamiento normal del gen interrumpido. Si un elemento transponible se inserta dentro de una secuencia reguladora, la transposición puede producir un aumento o una disminución de la producción de una o más proteínas. La transposición pro-



A Fig. 19-20. Evolución de un gen nuevo por combinación de exones. La combinación de exones podría haber trasladado exones desde las formas ancestrales de los genes para el factor de crecimiento epidérmico, la fibronectina y el plasminógeno (izquierda) hacia un gen evolucionado del activador tisular del plasminógeno, TPA (derecha). El orden en el que podrían haberse producido estos acontecimientos se desconoce. La duplicación del exón "kringle" a partir del plasminógeno después de su traslado explicaría la existencia de las dos copias de este exón en el gen del TPA. Cada tipo de exón codifica un dominio determinado en la proteína TPA.

voca ambos tipos de efectos sobre los genes que codifican enzimas sintetizadoras de pigmento en los granos de maíz de McClintock. Otra vez, aunque generalmente estos cambios pueden ser perjudiciales, a lo largo del tiempo algunos son bene-

Durante la transposición, un elemento transponible puede transportar un gen o un grupo de genes hacia una posición nueva en el genoma. Este mecanismo quizás explica la localización de las familias de genes de la α -globina y la β -globina en diferentes cromosomas humanos, como también la dispersión de genes de otras familias. Por medio de un proceso de etiquetado, un exón de un gen puede insertarse en otro gen con un mecanismo similar al de la combinación de exones durante la recombinación Por ejemplo, se puede insertar un exón en el intrón de un gen codificador de proteínas por transposición. Si se retiene el exón insertado en el transcrito del RNA durante el corte y empalme, la proteína sintetizada tendrá un dominio adicional, que le puede conferir una función nueva.

Una investigación reciente ha revelado otra manera de que los elementos transponibles puedan dar origen a nuevas secuencias codificadoras. Este trabajo muestra que un elemento Alu puede saltar hacia los intrones creando un sitio débil de corte y empalme alternativo en el transcrito del RNA. Durante el procesamiento del transcrito, los sitios de corte y empalme normales se utilizan con mayor frecuencia, para sintetizar la proteína original. En ocasiones, sin embargo, se produce el corte y empalme en el sitio débil nuevo, con el resultado de que algunos de los elementos Alu terminen en el mRNA y codifiquen un nuevo fragmento proteico. En este sentido se pueden "probar" las combinaciones genéticas alternativas mientras se retiene la función del producto genético original.

Es evidente que, en la mayoría de los casos, estos procesos producen efectos nocivos o ninguno. Sin embargo, después de largos períodos, la generación de diversidad genética proporciona más materia prima para que la selección natural actúe durante la evolución. Avances recientes en la tecnología del DNA han permitido a los investigadores secuenciar y comparar los genomas de muchas especies diferentes, aumentando nuestra comprensión acerca de la manera en que evolucionaron los genomas. En el próximo capítulo aprenderá más sobre estos

Evaluación de conceptos

- 1. Describa tres ejemplos de los errores en los procesos celulares que conducen a las duplicaciones del DNA.
- 2. ¿Qué procesos se considera que condujeron a la evolución de las familias de genes de la globina?
- 3. Vea los sectores de los genes de la fibronectina y del EGF que se muestran en la figura 19-20 (izquierda). ¿Cómo podrían haberse originado?
- 4. ¿Cuáles son las tres maneras por medio de las cuales se cree que los elementos transponibles contribuyeron a la evolución del genoma?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto

La estructura de la cromatina se basa en niveles sucesivos de empaquetamiento del DNA

- Nucleosomas o "cuentas de un collar" (p. 360). La cromatina eucarionte está compuesta, principalmente, por DNA y proteínas histonas que se unen entre sí y con el DNA para formar los nucleosomas, las unidades más básicas de empaquetamiento del DNA. Las colas de las histonas se extienden hacia fuera desde cada centro de nucleosoma que es semejante a un nudo.
- Niveles superiores de empaquetamiento del DNA (p. 360). Los plegamientos adicionales que finalmente producen heterocromatina muy compactada, la forma de cromatina en un cromosoma de la metafase. En las células en interfase, la mayor parte de la cromatina se encuentra en la forma más extendida, que se denomina eucromatina.

Concepto

La expresión génica puede regularse en cualquier etapa, pero la etapa clave es la transcripción

Expresión génica diferencial (pp. 362-363). Cada célula de un eucarionte multicelular expresa solo una parte de sus genes. En cada tipo de célula diferenciada se expresa un único subconjunto

de genes. Las etapas clave en las que se puede regular la expresión génica son los cambios en la estructura de la cromatina, la iniciación de la transcripción, el procesamiento del RNA, la degradación del mRNA, la traducción, y el procesamiento y la degradación pro-

- Regulación de la estructura de la cromatina (pp. 363-364). Los genes que se encuentran en la cromatina muy compactada, por lo general no se transcriben. La modificación química de las colas de histona puede afectar a la configuración de la cromatina y, por tanto, la expresión génica. La acetilación de la histona aflojaría la estructura de la cromatina y aumentaría la transcripción. La metilación del DNA se asocia con reducción de la transcripción.
- Regulación de la iniciación de la transcripción (pp. 364-367). Múltiples elementos de control del DNA alejados del promotor (en uno o más amplificadores) se unen a factores de transcripción específicos (activadores o represores) que regulan la iniciación de la transcripción para genes específicos dentro del genoma. La flexión del DNA permite a los activadores unirse a los amplificadores para contactar con las proteínas del promotor. A diferencia de los genes de un operón procarionte, cada uno de los genes eucariontes controlados en forma coordinada tiene un promotor y elementos de control. Las mismas secuencias reguladoras son comunes a todos los genes de un grupo, lo que permite el reconocimiento de los mismos factores de transcripción específicos.
- Mecanismos de regulación postranscripcional (pp. 367-370). El corte y empalme alternativo ejemplifica la regulación a nivel del procesamiento del RNA. También, cada mRNA tiene un tiempo de vida característico, determinado, en parte, por las secuencias en las

381

regiones inicial y final. La interferencia del RNA por los micro-RNA de cadena única pueden inducir la degradación de un mRNA o bloquear su traducción. Se puede controlar la iniciación de la traducción por medio de la regulación de los factores de iniciación. Después de la traducción, diversos tipos de procesamientos de las proteínas (como la escición y la adicción de grupos químicos) están sujetos a control, como lo está la degradación de las proteínas por los proteosomas.

Concepto

El cáncer es consecuencia de cambios genéticos que afectan al control del ciclo celular

- Tipos de genes asociados con el cáncer (pp. 370-371). Los productos de los protooncogenes y los genes supresores de tumores controlan la división celular. Una modificación del DNA que vuelve muy activo a un protooncogén lo convierte en un oncogén, que puede promover una división celular excesiva y cáncer. Un gen supresor de tumores codifica una proteína que inhibe la división celular anormal. Una mutación en un gen de este tipo que reduce la actividad de su producto proteico puede conducir también a una división celular excesiva y posiblemente al cáncer.
- Interferencia con las vías de señalización celular normal (pp. 371-373). Muchos protooncogenes y genes supresores de tumores codifican componentes de vías de señalización estimulantes o inhibidoras del crecimiento, respectivamente. La versión hiperactiva de una proteína de una vía estimuladora, como la Ras (una proteína G), actúa como la proteína de un oncogén. La versión defectuosa de una proteína de una vía inhibidora, como la p53 (un activador de la transcripción), no logra actuar como un supresor de
- Modelo multifásico del desarrollo del cáncer (pp. 373-374). Las células normales se convierten en células cancerosas por la acumulación de múltiples mutaciones que afectan a los protooncogenes y a los genes supresores de tumores. Ciertos virus promueven el cáncer mediante la integración del DNA viral en el genoma de una célula.
- Predisposición hereditaria al cáncer (p. 374). Los individuos que heredan el alelo mutante de un oncogén o un gen supresor de tumores tienen mayor riesgo de desarrollar ciertos tipos de câncer.

Concepto

Los genomas eucariontes pueden tener muchas secuencias de DNA no codificante además de los genes

- Relación entre la composición genómica y la complejidad del organismo (pp. 374-375). En comparación con los genomas de los procariontes, los genomas de los eucariontes, generalmente, son más grandes, tienen genes más largos y contienen una cantidad mucho mayor de DNA no codificante asociado con los genes (intrones, secuencias reguladoras) y entre ellos (gran parte de las secuencias repetitivas).
- Elementos transponibles y secuencias relacionadas (pp. 375-376). El tipo más abundante de DNA repetitivo en los eucariontes superiores se compone de elementos transponibles y secuencias relacionadas. Existen dos tipos de elementos transponibles en los eucariontes: los transposones, que se mueven con ayuda de un DNA intermediario, y los retrotransposones, que son más prevalentes y se mueven a través de un RNA intermediario. Cada elemento puede tener de cientos a miles de pares de bases de largo y hay copias similares pero habitualmente no idénticas dispersas a lo largo de todo el genoma.
- Otros DNA repetitivos, incluido el DNA de secuencia simple (pp. 376-377). Las secuencias cortas no codificantes que se repiten

- en tándem miles de veces (DNA de secuencia simple) se encuentran especialmente en los centrómeros y los telómeros, donde desempeñarían papeles estructurales en el cromosoma.
- Genes y familias multigénicas (pp. 377-378). La mayoría de los genes eucariontes están presentes en una copia por juego haploide de cromosomas. Sin embargo, la unidad de transcripción que codifica los tres rRNA más grandes se repite cientos a miles de veces una tras otra en uno o varios sitios del cromosoma, lo que permite que la célula elabore con rapidez el rRNA para millones de ribosomas. Los genes múltiples y con leves diferencias de las dos familias de globinas codifican polipéptidos que se utilizan en etapas diferentes del desarrollo de un animal.

Concepto

Las duplicaciones, los reordenamientos y las mutaciones del DNA contribuyen a la evolución del genoma

- Duplicación de los juegos de cromosomas (p. 378). Los accidentes en la división celular pueden originar copias adicionales de todo el genoma o parte de él, que entonces divergen si un conjunto acumula cambios en las secuencias.
- Duplicación y divergencia de los segmentos de DNA (pp. 378-380). Los genes que codifican las diversas globinas evolucionaron a partir de un gen de globina ancestral común, que se duplicó y derivó en los genes ancestrales de la α-globina y la β -globina. Las duplicaciones subsiguientes de estos genes y las mutaciones al azar dieron origen a los genes actuales de la globina, que codifican proteínas de unión al oxígeno. Las copias de algunos genes duplicados se diversificaron tanto durante la evolución que las funciones de las proteínas codificadas son ahora notablemente diferentes.
- Reordenamientos de partes de genes: duplicación y combinación de exones (p. 380). El reordenamiento de los exones dentro y entre los genes que se produjo durante la evolución, dio origen a genes que contenían múltiples copias de exones similares o diferentes derivados de otros genes.
- Cómo contribuyen los elementos transponibles a la evolución del genoma (pp. 380-381). El movimiento de los elementos transponibles o la recombinación entre las copias del mismo elemento en ocasiones genera combinaciones nuevas de secuencias que son beneficiosas para el organismo. Estos mecanismos pueden alterar las funciones de los genes o sus patrones de expresión y regulación.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. En un nucleosoma, el DNA está enrollado alrededor de:
 - a. Moléculas de polimerasa.
- d. El nucléolo.
- b. Ribosomas. c. Histonas.
- e. DNA satélite.
- 2. Las células musculares difieren de las neuronas principalmente debido a que:
 - a. Expresan genes diferentes.
 - b. Contienen genes diferentes.
 - c. Utilizan diferentes códigos genéticos.
 - d. Tienen ribosomas únicos.
 - e. Tienen cromosomas diferentes.

- 3. Una de las características de los retrotransposones es que:
 - a. Codifican una enzima que sintetiza DNA utilizando un molde de RNA
 - b. Se encuentran solo en células animales.
 - c. Por lo general, se mueven por un mecanismo de cortar y pegar.
 - d. Contribuyen con una parte significativa de la variabilidad genética observada dentro de poblaciones de gametos.
 - e. Su amplificación depende de un retrovirus.
- 4. El funcionamiento de los potenciadores es un ejemplo de:
 - a. Control transcripcional de la expresión génica.
 - b. Un mecanismo postranscripcional para editar el mRNA.
 - c. La estimulación de la traducción por los factores de iniciación.
 - d. Control postraduccional que activa a ciertas proteínas.
 - e. Un equivalente eucarionte del funcionamiento del promotor procarionte.
- 5. Las familias multigénicas:
 - a. Son grupos de potenciadores que controlan la transcripción.
 - b. Por lo general, se agrupan en los telómeros.
 - c. Son equivalentes a los operones de los procariontes.
 - d. Son conjuntos de genes que se controlan de forma coordinada.
 - e. Son genes idénticos o similares que evolucionaron por duplicación génica.
- 6. ¿Cuál de las afirmaciones siguientes acerca del DNA de una de las células cerebrales es verdadera?
 - a. Algunas secuencias del DNA están presentes en copias múltiples.
 - b. La mayoría del DNA codifica una proteína.
 - c. Es probable que se transcriba la mayoría de los genes.
 - d. Cada gen se ubica inmediatamente adyacente a un amplificador.
 - e. Muchos genes se agrupan de forma similar a los operones.
- 7. Dos proteínas eucariontes tienen un dominio en común pero por lo demás son diferentes. ¿Cuál de los procesos siguientes es más probable que haya contribuido a este fenómeno?
 - a. La duplicación génica.
 - b. El corte y empalme del RNA.
 - c. La combinación de exones.
 - d. La modificación de histonas.
 - e. Las mutaciones puntuales aleatorias.
- 8. ¿Cuál de los siguientes es un ejemplo de un paso posible en el control postranscripcional de la expresión génica?
 - a. El agregado de grupos metilo a las bases de citosina del DNA.
 - b. La unión de los factores de transcripción a un promotor.
 - c. La eliminación de los intrones y el empalme de los exones.
 - d. La amplificación génica durante una etapa del desarrollo.
 - e. El plegamiento del DNA para formar heterocromatina.
- 9. Dentro de una célula la cantidad de proteína sintetizada utilizando una molécula dada de mRNA depende en parte:
 - a. del grado de metilación del DNA.

- b. de la velocidad a la cual se degrada el mRNA.
- c. de la presencia de ciertos factores de transcripción.
- d. del número de intrones presente en el mRNA.
- e. de los tipos de ribosomas presentes en el citoplasma.
- 10. Los protooncogenes pueden transformarse en oncogenes que causan cáncer. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones explica mejor la presencia de estas bombas de tiempo potenciales en las células eucariontes?
 - a. Los protooncogenes aparecieron primero a partir de las infecciones virales.
 - b. Los protooncogenes ayudan normalmente a regular la división celular.
 - c. Los protooncogenes son "chatarra" genética.
 - d. Los protooncogenes son versiones mutantes de genes normales.
 - e. Las células producen protooncogenes a medida que envejecen.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Una de las revelaciones de la secuenciación del genoma humano fue la presencia de secuencias procariontes residuales: genes de procariontes incorporados en nuestro genoma pero ahora convertidos en fósiles moleculares. ¿Qué pudo haber ocurrido con los genes procariontes salvajes en nuestro genoma?

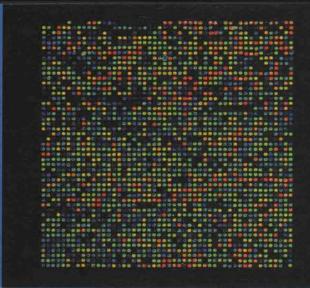
Problemas científicos

Las células prostáticas, por lo general requieren testosterona y otros andrógenos para sobrevivir. Pero algunas células cancerosas prostáticas prosperan pese a los tratamientos que eliminan los andrógenos. Una hipótesis es que los estrógenos, considerados a menudo como hormonas femeninas, pueden activar genes de estas células cancerosas que normalmente son controlados por un andrógeno. Describa uno o más experimentos para probar esta hipótesis (en la figura 11-6 se puede ver la acción de estas hormonas esteroides).

Ciencia, tecnología y sociedad

Cantidades vestigiales de dioxina estaban presentes en el agente anaranjado, un defoliante rociado sobre la vegetación durante la guerra de Vietnam. Las pruebas en animales sugieren que la dioxina puede causar defectos congénitos, cáncer, lesiones del hígado y del timo y supresión del sistema inmunitario, que, a veces, conducen a la muerte. Pero las pruebas en animales son equívocas; un hámster no se ve afectado por una dosis que puede matar a una cobaya. La dioxina actúa de algún modo como una hormona esteroide, entrando en la célula y uniéndose a una proteína receptora que luego se adhiere al DNA de la célula. ¿Cómo podría ayudar a explicar este mecanismo la variedad de efectos de la dioxina sobre los diferentes sistemas del cuerpo y en diferentes animales? ¿Cómo podría usted determinar si un tipo de enfermedad se relaciona con la exposición a la dioxina? ¿Cómo podría determinar si un individuo en particular se enfermó como consecuencia de la exposición a este tóxico? ¿Qué sería más difícil de demostrar? ¿Por qué?

Tecnología del DNA y genómica



▲ Fig. 20-1. Micromatriz de DNA que revela los niveles de expresión de 2 400 genes humanos (foto ampliada).

Conceptos clave

- 20-1 La clonación del DNA permite la producción de múltiples copias de un gen específico o de un fragmento de DNA
- 20-2 El análisis de los fragmentos de restricción detecta diferencias en el DNA que afectan a los sitios de restricción
- 20-3 Se pueden mapear genomas completos a nivel del DNA
- 20-4 Las secuencias genómicas proporcionan claves para responder a preguntas biológicas importantes
- 20-5 Las aplicaciones prácticas de la tecnología del DNA afectan a nuestras vidas de muchas maneras

Panorama general

Conocimiento y manipulación de los genomas

no de los grandes logros de la ciencia moderna fue la secuenciación del genoma humano, que terminó en 2003. La secuenciación del primer genoma completo, el de una bacteria, se había llevado a cabo solo ocho años antes. Durante los años que transcurrieron entre ambos avances, los investigadores aceleraron la velocidad de la secuenciación del DNA, mientras trabajaban con otros genomas, mediante el desarrollo de máquinas de secuenciación cada vez más rápidas. Estos éxitos en la secuenciación dependieron en gran medida de los avances en la tecnología del DNA, que se originó con la creación de métodos que permitieron desarrollar el **DNA recombinante**. Éste es un tipo de DNA, en el que secuencias de nucleótidos provenientes de dos fuentes distintas —a menudo de especies diferentes— se combinan *in vitro* en la misma molécula de DNA.

Los métodos que permiten crear DNA recombinante son fundamentales para el desarrollo de la **ingeniería genética**, que es la manipulación directa de los genes con intenciones prácticas. Las aplicaciones de la ingeniería genética consisten en la fabricación de cientos de productos proteicos, por ejemplo, hormonas y factores de la coagulación de la sangre. El empleo de la tecnología del DNA permite a los científicos crear DNA recombinante y luego introducirlo en células en cultivo que replican el DNA y expresan sus genes para obtener, de esta manera, alguna proteína deseada.

La tecnología del DNA ha iniciado una revolución en el área de la biotecnología, que es la manipulación de organismos o de sus componentes para obtener productos útiles. Algunas prácticas que se realizan hace ya varios siglos representan formas de biotecnología: por ejemplo, el uso de microbios para elaborar vino y queso y el desarrollo selectivo de ganado, que explota las mutaciones naturales y la recombinación genética. La biotecnología moderna basada en la manipulación del DNA in vitro difiere de las prácticas más antiguas porque permite a los científicos modificar genes específicos y desplazarlos entre los distintos organismos, como, por ejemplo, bacterias, plantas y animales.

En la actualidad, la tecnología del DNA se aplica a áreas que se extienden desde la agricultura hasta la investigación criminal. Es importante señalar que su uso permite que los investigadores de casi todos los campos de la biología traten de resolver preguntas antiguas de una forma más amplia. Por ejemplo, en este momento se puede determinar el nivel de expresión de miles de genes diferentes al mismo tiempo, como se ilustra en la micromatriz de DNA de la **figura 20-1**. En la fotografía, el color de cada punto representa la expresión relativa de uno de 2 400 genes humanos en un tejido específico. Con esta técnica, los investigadores pueden comparar la expresión de genes en determinados tejidos o en distintas condiciones. Los conocimientos obtenidos a través de estos estudios globales eran bastante inaccesibles hace solo unas pocas décadas.

En este capítulo, primero se describirán las principales técnicas que permiten manipular el DNA y luego se comentará cómo se analizan los genomas y se comparan en relación con su contenido de DNA. En la última sección se definirán las aplicaciones prácticas de la tecnología del DNA y el capítulo concluirá con una consideración de algunos de los aspectos sociales y éticos que surgen a medida que la tecnología del DNA comienza a penetrar más en nuestras vidas.

La clonación del DNA permite la producción de múltiples copias de un gen específico o de un fragmento de DNA

Cuando el biólogo molecular estudia un gen específico se enfrenta a un reto importante. Las moléculas de

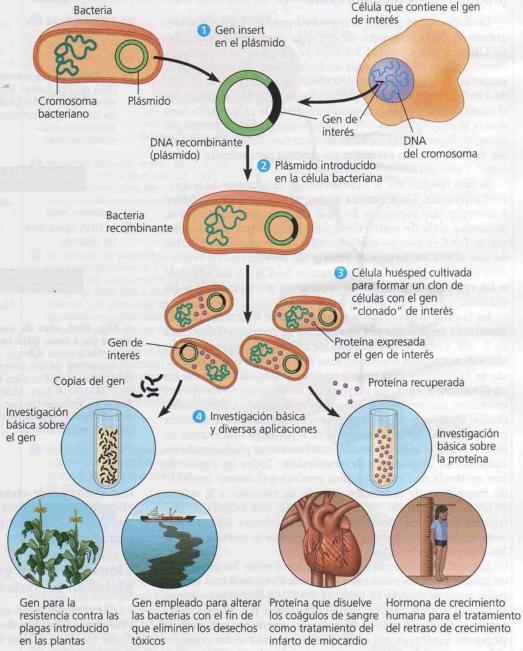
DNA naturales son muy largas y una sola molécula suele contener muchos genes. Además, los genes pueden ocupar solo una pequeña proporción del DNA cromosómico y el resto corresponde a secuencias de nucleótidos no codificantes. Por ejemplo, un solo gen humano puede representar $^1\!I_{100\,000}$ de una molécula de DNA cromosómico. Como complicación adicional, la distinción entre un gen y el DNA que lo rodea es sutil y solo está representada por diferencias en las secuencias de nucleótidos. Para trabajar directamente con genes específicos, los científicos desarrollaron métodos para preparar fragmentos de DNA bien definidos del tamaño de un gen en múltiples copias idénticas por medio de un proceso denominado clonación génica.

Clonación del DNA y sus aplicaciones: presentación preliminar

La mayoría de los métodos que permiten clonar fragmentos de DNA en el laboratorio comparten algunas características generales. Un sistema común es utilizar bacterias (generalmente, Escherichia el gen coli) y sus plásmidos. Debemos recordar que en el capítulo 18 se comentó que los plásmidos bacterianos eran moléculas de DNA circular relativamente pequeñas que se replicaban en forma independiente del cromosoma bacteriano. Para clonar genes u otros fragmentos de DNA en el laboratorio, primero se aisla un plásmido de una célula bacteriana y luego se le introduce el DNA extraño (fig. 20-2). El plásmido resultante se convierte en una molécula de DNA recombinante, que contiene DNA procedente de dos fuentes distintas. Se vuelve a introducir el plásmido en la célula bacteriana para obtener una bacteria recombinante, que se reproduce formando un clon de células idénticas. Debido a que las bacterias en proceso de división replican

el plásmido recombinante y lo transfieren a sus descendientes, el gen extraño es "clonado" al mismo tiempo; es decir, el clon de células contiene muchas copias del gen.

Los genes clonados se emplean con dos propósitos principales: crear muchas copias de un gen específico y producir una proteína. Los investigadores pueden aislar copias de un gen clonado creadas por bacterias para usarlas en investigación básica o para proporcionarle a un organismo una nueva capacidad metabólica, como, por ejemplo, la resistencia contra una enfermedad. A modo de ejemplo, se puede clonar un gen de resistencia presente en una especie de cultivo para transferirlo a las plantas de otra



▲ Fig. 20-2. Panorama general de la clonación de genes con un plásmido bacteriano que muestra los diversos usos de los genes clonados. En este diagrama simplificado de la clonación de genes en el laboratorio, se comenzó con un plásmido aislado de una célula bacteriana y un gen de otro organismo. Solo se muestran una copia del plásmido y una copia del gen en la parte superior de la figura, pero los materiales originales contienen muchas copias de cada elemento.

genera otros productos, como, por ejemplo, un plásmido que contiene varios fragmentos de DNA humano, una combinación de dos plásmidos o una versión no recombinante del

plásmido original que se volvió a unir.

El DNA preparado en el paso 3 se mezcla con bacterias portadoras de una mutación en su propio gen lacZ, que las incapacita para hidrolizar la lactosa. Bajo condiciones experimentales adecuadas, las células adquieren el DNA extraño por transformación (véase p. 348). Algunas células obtienen un plásmido recombinante portador del gen en cuestión. Sin embargo, muchas otras células incorporan un plásmido recombinante portador de un gen distinto, un plásmido no recombinante o un fragmento de DNA humano. Estas distintas posibilidades se comentarán más adelante.

5 En este paso de la clonación, las bacterias se siembran en un medio sólido de nutrientes (agar) que contiene ampicilina y X-gal, que es una molécula similar a la lactosa. El uso de este medio permite identificar los clones de células transformadas

con un plásmido recombinante.

¿Cómo podemos reconocer los clones de células portadores de plásmidos recombinantes? En primer lugar, solo las células con plásmidos se reproducen porque solo estas células tienen el gen amp^R, que les confiere resistencia contra la ampicilina del medio. Cada bacteria que se reproduce forma un clon después de varias divisiones celulares, lo que produce un gran grupo de células que descienden de la célula original. Una vez que el clon alcanza alrededor de 105 células se forma una masa o colonia visible en la placa de agar. A medida que las células se reproducen también se copian, o clonan, todos los genes extraños transportados por los plásmidos recombinantes.

En segundo lugar, el color de las colonias permite distinguir las colonias de bacterias con plásmidos recombinantes de las que tienen plásmidos no recombinantes. Las colonias con plásmidos no recombinantes y el gen lacZ intacto son de color azul porque producen β-galactosidasa funcional, que hidroliza el X-gal en el medio y forma un producto azul. En cambio, en las colonias con plásmidos recombinantes que tienen DNA extraño insertado en el gen lacZ no se produce β -galactosidasa funcional; por tanto,

estas colonias son de color blanco.

Hasta este momento, el procedimiento permite clonar muchos fragmentos diferentes de DNA humano, no solo el que interesa en el experimento. La parte final más difícil de la clonación de un gen específico es identificar la colonia que contiene el gen entre varios miles de colonias portadoras de otros fragmentos de DNA humano.

Identificación de clones portadores de un gen de interés

Para rastrear todas las colonias con plásmidos recombinantes (las colonias blancas del método explicado antes) en busca de un clon de células que contenga un gen de interés, se puede buscar el gen propiamente dicho o su producto proteico. En el primer sistema, que describimos aquí, se detecta el DNA del gen a través de su capacidad de formar pares de bases con una secuencia complementaria en otra molécula de ácido nucleico, proceso denominado hibridación de ácido nucleico. La molécula complementaria, un ácido nucleico corto de cadena sencilla que puede ser tanto DNA como RNA, se denomina sonda de ácido nucleico. Si se conoce por lo menos una parte de la secuencia nucleotídica del gen en cuestión (a partir de la proteína que codifica o de su secuencia en el genoma de una especie relacionada) se puede sintetizar una sonda complementaria con esta molécu-

la. Por ejemplo, si parte de la secuencia en una cadena del gen estudiado es

5' "GGCTAACTTAGC

se debería sintetizar la siguiente sonda:

3' CCGATTGAATCG 5'

Cada molécula de la sonda, que forma uniones de hidrógeno específicas con una cadena complementaria en el gen estudiado, se marca con un isótopo radioactivo o con una marca fluores-

cente para poder rastrearla.

Por ejemplo, se pueden trasladar unas pocas células de cada colonia blanca ilustrada en la figura 20-4 (paso 5) a un punto en una nueva placa de agar y permitir que se formen nuevas colonias. En la figura 20-5 se muestra la forma en que estos clones bacterianos pueden evaluarse de forma simultánea para determinar la presencia de DNA complementario a una sonda de DNA. Un paso esencial de este método es la desnaturalización del DNA celular; esto es, la separación de sus dos cadenas. Al igual que la desnaturalización de las proteínas, este proceso se lleva a cabo con productos químicos o calor.

Una vez identificada la ubicación de una colonia portadora del gen deseado se pueden hacer proliferar algunas células procedentes de esa colonia en un medio de cultivo líquido en un tanque grande para luego aislar con facilidad grandes cantidades del gen. Además, se puede usar el mismo gen clonado como sonda para identificar genes similares o idénticos de DNA de otros orígenes, como, por ejemplo, DNA de otras

especies.

Almacenamiento de genes clonados en genotecas de DNA

El procedimiento de clonación descrito en la figura 20-4 comienza con una mezcla de fragmentos procedentes de todo el genoma de un organismo (shotgun); no se marca ningún gen para la clonación. En el paso 3 se producen miles de plásmidos recombinantes diferentes y en el paso 5 se obtiene un clon de cada uno en forma de colonia (de color blanco). El conjunto completo de clones de plásmidos, cada uno portador de un segmento específico del genoma inicial, se denomina genoteca genómica (fig. 20-6a). A menudo los científicos adquieren estas genotecas (o incluso genes clonados específicos) de otro investigador o de forma comercial (ja veces denominada "clonación telefónica"!)

Algunos bacteriófagos también constituyen vectores de clonación comunes para la creación de genotecas genómicas. Los fragmentos de DNA extraño pueden empalmarse con el genoma de un fago de la misma manera que con el de un plásmido por medio del empleo de una enzima de restricción y una DNA ligasa. Una ventaja de utilizar fagos como vectores es que un fago puede transportar un segmento de DNA más grande que un plásmido bacteriano. El DNA del fago recombinante se empaqueta in vitro dentro de cápsides y se introduce en una célula bacteriana mediante el proceso de infección normal. Dentro de la célula, el DNA del fago se replica y produce nuevas partículas fágicas, cada una de las cuales es portadora del DNA extraño. Una genoteca genómica de fagos es una colección de clones de fagos (fig. 20-6b). Como las enzimas de restricción no

Figura 20-5

Filtro

Método de impestigación Hibridación con una sonda de ácido nucleico

La hibridación con una sonda de ácido nucleico complementaria detecta un fragmento de DNA específico en una mezcla de moléculas de DNA. En este ejemplo se investiga una colección de clones bacterianos (colonias) para identificar un plásmido con un gen en particular.

Las células de cada colonia con plásmidos recombinantes (colonias de color blanco en la figura 20-4) se transfieren a otros sitios en una nueva placa de agar y se les permite proliferar hasta formar colonias visibles. Esta colección de colonias bacterianas representa la placa original.

Placa original

DNA

Solución

con la sonda

Se retira el filtro y se da vuelta monocatenario

radioactivo

Hibridación en el filtro Sonda

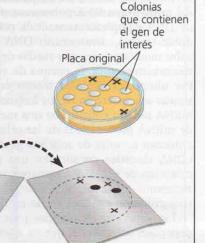
de DNA

DNA monocatenario de la célula

Gen de

interés

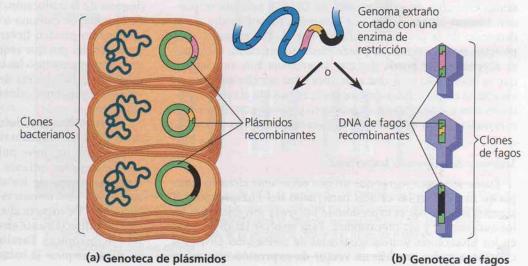
Placa fotográfica



- 1 Se utiliza un filtro de papel especial que se presiona contra la placa original para transferir las células a la parte inferior del filtro. Se colocan marcas (X) en el papel de filtro y en el agar para establecer la posición de cada colonia individual en relación con las marcas.
- 2 Se trata el filtro para abrir las células y desnaturalizar su DNA; las moléculas de DNA de cadena simple resultantes también se tratan para que se adhieran al filtro. Las moléculas de la sonda radioactiva que son complementarias con parte del gen de interés se incuban con el filtro. Se forman pares de bases entre la sonda monocatenaria y el DNA complementario presente en el filtro; el exceso de DNA se elimina por lavado (las colônias con híbridos de sonda radioactiva y DNA se muestran en color naranja en la figura, pero todavía no serían visibles en el experimento).
- 3 Se coloca el filtro debajo de una película fotográfica para permitir el revelado de las áreas radioactivas (autorradiografía).
 Los puntos negros de la película corresponden a las ubicaciones del DNA que se hibridó con la sonda en el filtro.
 - Después de dar vuelta la película revelada se alinean las marcas de referencia en la película con las de la placa original para poder localizar las colonias portadoras del gen buscado.

Las colonias de células que contienen el gen de interés se identifican mediante hibridación de ácidos nucleicos. Las células de las colonias marcadas con la sonda pueden proliferar en grandes tanques con un medio de cultivo líquido. En estos cultivos es posible aislar grandes cantidades de DNA con el gen de interés. Empleando sondas con distintas secuencias de nucleótidos se puede evaluar la colección de clones bacterianos en busca de diversos genes.

Fig. 20-6. Genotecas genómicas. Una genoteca genómica es una colección de muchos clones bacterianos o fagos, cada uno con copias de un segmento de DNA específico proveniente de un genoma extraño. En una genoteca genómica completa los segmentos de DNA extraño abarcan todo el genoma de un individuo. (a) Muestran tres de los miles de li bros" que forman una genoteca de plásmidos. Cada "libro" es un clon de células bacterianas con copias de un fragmento de genoma extraño específico (segmentos de color rosa, amarillo y negro) en su plásmido recombinante. (b) Los mismos tres segmentos de genoma extraño en tres "libros" de una genoteca de fagos.



reconocen los límites de los genes, algunos genes de ambos tipos de genotecas genómicas se cortan y se dividen en dos o más clones.

Los investigadores pueden crear otra clase de genoteca de DNA a partir del mRNA extraído de las células. Se emplea la enzima transcriptasa inversa (obtenida de retrovirus) in vitro para sintetizar transcritos de DNA de cadena sencilla a partir de las moléculas de mRNA. Después de la degradación enzimática del mRNA, una DNA polimerasa sintetiza una segunda cadena de DNA complementaria de la primera. Luego, este DNA de doble cadena, denominado DNA complementario (cDNA), sufre modificaciones por medio del agregado de secuencias de reconocimiento de la enzima de restricción en cada extremo. Por último, el cDNA se inserta en un DNA vector de forma similar a la inserción de los fragmentos de DNA genómicos. El mRNA aislado consiste en una mezcla de todas las moléculas de mRNA provenientes de las células utilizadas, que se transcribieron a partir de muchos genes diferentes. Por tanto, los cDNA clonados constituyen una genoteca que contiene una colección de genes. Sin embargo, una genoteca de cDNA solo representa parte del genoma: el subgrupo de genes que se transcribieron a mRNA en las células originales.

Las genotecas genómicas y de cDNA tienen ventajas que dependen del material que va a ser estudiado. Si se desea clonar un gen pero no se tiene seguridad con respecto al tipo de célula en el que se expresa o no se puede obtener ese tipo de célula, una genoteca genómica casi con seguridad contendrá el gen. Además, si usted está interesado en secuencias reguladoras o intrones asociados con un gen, se requiere una genoteca genómica porque estas secuencias están ausentes en el mRNA procesado en forma completa que se emplea para crear la genoteca de cDNA. Por este motivo, si solo se tiene interés en determinar la secuencia codificante de un gen, se puede obtener una versión desnuda del gen a partir de una genoteca de cDNA. Este tipo de genoteca también es útil para estudiar a los genes responsables de las funciones especiales de un tipo específico de célula, como, por ejemplo, células del cerebro o del hígado. Por último, se pueden buscar cambios en los patrones de expresión de los genes durante el desarrollo por medio de la síntesis de cDNA a partir de células del mismo tipo en diferentes períodos de la vida de un organismo.

Clonación y expresión de los genes eucariontes

Como alternativa a la búsqueda de una secuencia de nucleótidos específica en una genoteca de DNA, a menudo se pueden rastrear clones de un gen determinado por medio de la detección de la proteína codificada por él. Por ejemplo, si la proteína es una enzima, se puede medir su actividad; de manera alternativa, se puede detectar la proteína con anticuerpos que se unen a ella en forma específica. Una vez clonado un gen específico en las células del huésped, es posible obtener cantidades más abundantes de su producto proteico con fines experimentales o para utilizarlo en aplicaciones prácticas valiosas.

Sistemas de expresión bacteriana

Puede ser difícil lograr que un gen eucarionte clonado cumpla su función en las células bacterianas del huésped porque algunos aspectos de la expresión de los genes son diferentes en los eucariontes y los procariontes. Para resolver las diferencias en los promotores y otras secuencias de control del DNA, los científicos suelen emplear un vector de expresión, que es un vector de clonación que contiene un promotor procarionte muy activo en dirección 5' de un sitio de restricción donde se puede insertar el gen eucarionte en el marco de lectura correcto. La célula huésped bacteriana reconocerá al promotor y procederá a expresar el gen extraño que ahora está conectado a ese promotor. Este tipo de vectores de expresión permite la síntesis de muchas proteínas eucariontes en las células bacterianas.

Otro problema con la expresión de genes eucariontes clonados en bacterias es la presencia de regiones no codificantes (intrones) en la mayoría de los genes eucariontes. En ocasiones, los intrones determinan que un gen eucarionte sea muy largo y difícil de manejar e impiden la expresión correcta del gen en las células bacterianas, que no tienen una maquinaria de procesamiento del RNA. Este problema puede resolverse si se emplea una forma cDNA del gen, que solo está compuesta por los exones. Las bacterias pueden expresar un gen de cDNA eucarionte si el vector contiene un promotor bacteriano y los demás elementos de control necesarios para la transcripción y la traducción de los genes.

Sistemas de clonación y expresión en los eucariontes

Los biólogos moleculares pueden evitar la incompatibilidad entre los eucariontes y los procariontes si emplean levaduras (células eucariontes) en lugar de bacterias como huéspedes para la clonación y/o la expresión eucarionte de genes específicos. Las células de levadura, que son hongos unicelulares, ofrecen dos ventajas: son tan fáciles de cultivar como las bacterias y tienen plásmidos, lo que representa una rareza entre los eucariontes. Los científicos incluso crearon plásmidos recombinantes que combinan DNA bacteriano y de levadura, que pueden replicarse en cualquiera de los dos tipos de células. Otra herramienta útil para clonar genes eucariontes son los cromosomas artificiales de levaduras (YAC), que combinan los elementos esenciales del cromosoma eucarionte -un origen de replicación del DNA, un centrómero y dos telómeros- con el DNA extraño. Estos vectores similares a cromosomas se comportan de forma normal durante la mitosis y clonan el DNA extraño cuando la célula de levadura se divide. Como un YAC puede ser portador de un segmento de DNA mucho más largo que un vector plasmídico, es más probable que un fragmento clonado tenga un gen entero, en lugar de solo una porción del gen.

Otra razón para usar células eucariontes como huésped para expresar un gen eucarionte clonado es que muchas proteínas eucariontes no cumplen su función, salvo que sean modificadas después de la traducción, por ejemplo, por medio del agregado de hidratos de carbono o de grupos lipídicos. Las células bacterianas no pueden llevar a cabo estas modificaciones y si el producto del gen que requiere este procesamiento proviene de un mamífero, incluso las células de levadura no son capaces de modificar a la proteína de modo correcto. En consecuencia, a veces, se requieren células huésped de un cultivo de células animales.

Los científicos han desarrollado diversos métodos para introducir DNA recombinante en las células eucariontes. En la electroporación un breve pulso eléctrico aplicado a una solución con células crea orificios temporales en sus membranas plasmáticas a través de los cuales puede ingresar el DNA (en la actualidad, esta técnica también se usa con frecuencia para las bacterias). De manera alternativa, los científicos pueden inyectar DNA directamente en células eucariontes aisladas con agujas microscópicas. Para introducir DNA en células vegetales, se puede emplear la bacteria del suelo *Agrobacterium*, como se comentará más adelante. Si el DNA introducido se incorpora en el genoma de una célula por recombinación genética, la célula puede expresarlo.

Amplificación del DNA in vitro: reacción en cadena de la polimerasa (PCR)

La clonación del DNA en las células sigue siendo el mejor método para preparar grandes cantidades de un gen específico o de otra secuencia de DNA. No obstante, cuando la fuente de DNA es escasa o impura, la reacción en cadena de la polimerasa o PCR es más rápida y selectiva. Esta técnica permite amplificar con rapidez cualquier segmento específico dentro de una o varias moléculas de DNA (copiadas muchas veces) en un tubo de ensayo. Gracias a estas máquinas automáticas, la PCR puede crear miles de millones de copias de un segmento específico de DNA en pocas horas a una velocidad significativamente mayor que la requerida para obtener la misma cantidad de copias a través de la búsqueda sistemática de un clon con el gen en cuestión en una genoteca de DNA y dejar que se replique dentro de las células huésped.

En el procedimiento de PCR (fig. 20-7) un ciclo de tres fases desencadena una reacción en cadena que produce una población de moléculas de DNA idénticas que prolifera en forma exponencial. Durante cada ciclo, la mezcla de reacción se calienta hasta desnaturalizar (separar) las cadenas de DNA y luego se enfría para permitir la hibridación (enlaces de hidrógeno) de los cebadores cortos de DNA de cadena simple complementarios a las secuencias en cada extremo de las cadenas opuestas de la secuencia diana; por último, una DNA polimerasa termoestable extiende los cebadores en dirección $5' \rightarrow 3'$. Si se empleara una DNA polimerasa convencional, la proteína se desnaturalizaría junto con el DNA durante el primer paso de calentamiento y debería sustituirse después de cada ciclo. La clave que condujo a la automatización de la PCR fue el descubrimiento de una DNA polimerasa termoestable poco común, que se aisló por primera vez de procariontes que viven en manantiales calientes y pueden soportar el calor que se produce al comienzo de cada ciclo.

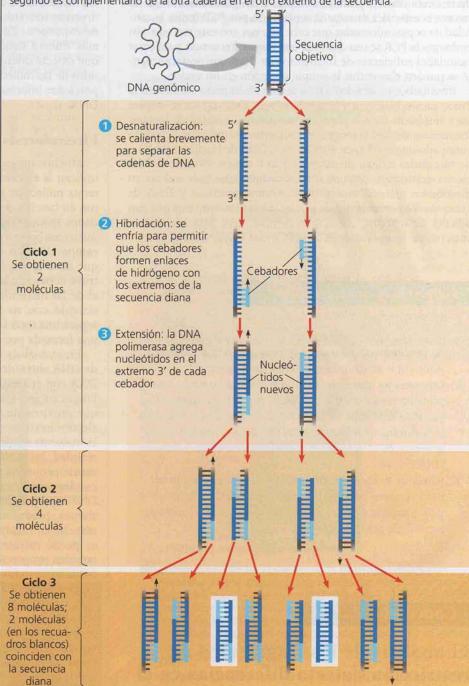
La especificidad de la PCR es tan impresionante como su velocidad. Solo se requieren cantidades mínimas de DNA en el material inicial, y este DNA incluso puede presentar una degradación parcial. El fundamento de esta gran especificidad

igura 20-7

Matudo de investigación Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)

Mediante PCR, cualquier segmento específico –la secuencia– dentro de una muestra de DNA, se puede copiar muchas veces (amplificar) completamente in vitro.

Los materiales iniciales para la PCR son DNA de doble cadena con la secuencia diana de nucleótidos que se desea copiar, una DNA polimerasa resistente al calor, los cuatro nucleótidos y dos moléculas cortas de DNA de cadena simple que sirven como cebadores. Un cebador es complementario de la cadena presente en un extremo de la secuencia diana; el segundo es complementario de la otra cadena en el otro extremo de la secuencia.



Durante cada ciclo de PCR, la secuencia de DNA diana se duplica. Al final del tercer ciclo, una cuarta parte de las moléculas coincide de forma exacta con la secuencia diana y ambas cadenas tienen la longitud correcta (véanse recuadros blancos). Después de alrededor de 20 ciclos, las moléculas de la secuencia diana son miles de millones de veces más abundantes que las demás.

son los cebadores, que solo forman enlaces de hidrógeno con secuencias en los extremos opuestos del segmento diana. Al final del tercer ciclo, una cuarta parte de las moléculas es idéntica al segmento diana y ambas cadenas tienen el largo adecuado. Con cada ciclo sucesivo se duplica la cantidad de moléculas del segmento diana que tienen el largo adecuado y, en poco tiempo éstas superan en cantidad al total de moléculas de DNA que participan en la reacción.

Pese a su velocidad y su especificidad, la amplificación con PCR no puede reemplazar la clonación de genes en células cuando se desea obtener grandes cantidades del gen. El desarrollo de errores ocasionales durante la replicación por PCR limita la cantidad de copias adecuadas que cabe obtener con este método. Sin embargo, la PCR se usa cada vez con mayor frecuencia para crear cantidades suficientes de fragmentos de DNA que posteriormente se pueden clonar tras la simple inserción en un vector.

Inventada en 1985, la PCR ha tenido un impacto enorme en la investigación biológica y la biotecnología. Esta técnica se emplea para amplificar DNA a partir de una amplia variedad de fuentes: fragmentos de DNA antiguo proveniente de un mamut lanudo congelado que vivió hace 40 000 años, DNA de huellas digitales o de cantidades ínfimas de sangre, tejido o semen obtenido de una escena del crimen, DNA de células embrionarias para realizar un diagnóstico prenatal rápido de trastornos genéticos y DNA de genes virales provenientes de células infectadas con virus que son difíciles de detectar, como, por ejemplo, HIV. Más adelante se comentarán las aplicaciones de la PCR con mayor detalle.

Evaluación de conceptos 🚅 🛂 🤻 📗

- 1. Si el medio utilizado para sembrar células en el paso 5 de la figura 20-4 no contiene ampicilina, las células que no poseen plásmidos serán capaces de formar colonias. ¿Qué color adquirirán estas colonias y por qué?
- 2. Imagine que quiere estudiar la β-globina humana, una proteína presente en los glóbulos rojos. Para obtener una cantidad suficiente de la proteina decide clonar el gen de la β-globina. ¿Construiría una genoteca genómica o una genoteca de cDNA? ¿Qué material usaría como fuente de DNA o RNA?
- 3. ¿Cuáles son las dos dificultades potenciales cuando se usan vectores plásmidos y células huésped bacterianas para producir grandes cantidades de proteínas humanas a partir de genes clonados?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 2

El análisis de los fragmentos de restricción detecta diferencias en el DNA que afectan a los sitios de restricción

Con las técnicas disponibles para crear preparados homogéneos con grandes cantidades de segmentos de DNA idénticos, se puede comenzar a abordar cuestiones interesantes sobre algunos genes específicos y sus funciones. ¿Hay genes específicos diferentes en distintas personas y hay alelos específicos asociados con trastornos hereditarios? ¿En qué parte del cuerpo y cuándo se expresa el gen? ¿Dónde se encuentra el gen dentro del genoma? ¿Se relaciona la expresión del gen con la expresión de otros genes? También se puede tratar de averiguar cómo difiere el gen de especie a especie y comenzar a aclarar su evo-

Para responder a estas preguntas se debe conocer la secuencia nucleotídica completa del gen y de sus contrapartidas en diversos individuos y especies, así como también su patrón de expresión. En esta sección se explicará un procedimiento más directo denominado análisis de fragmentos de restricción, que detecta diferencias específicas en las secuencias de nucleótidos de las moléculas de DNA. Este tipo de análisis puede proporcionar información comparativa útil sobre las secuencias de DNA.

Electroforesis en gel y Southern blot

Muchos procedimientos que evalúan las moléculas de DNA utilizan la electroforesis en gel. Esta técnica usa un gel como tamiz molecular para separar los ácidos nucleicos o las proteínas en función de su tamaño, su carga eléctrica y otras propiedades físicas (figura 20-8). Como las moléculas de ácidos nucleicos poseen cargas negativas en sus grupos fosfato, en un campo eléctrico viajan hacia el electrodo positivo. A medida que se mueven, la mayor parte de las fibras poliméricas obstruye el paso de las moléculas más largas en mayor medida que el de las moléculas más cortas y, de esta manera, las separa de acuerdo con su longitud. Por tanto, la electroforesis en gel separa una mezcla de moléculas de DNA lineal en bandas, cada una formada por moléculas de DNA de la misma longitud.

En el análisis de fragmentos de restricción, los fragmentos de DNA obtenidos después de la digestión de una molécula de DNA con enzimas de restricción, se separan mediante electroforesis en gel. Cuando la mezcla de fragmentos de restricción que proviene de una molécula de DNA específica se somete a electroforesis, se obtiene un patrón de bandas característico de la molécula original y de la enzima de restricción utilizada. En realidad, las moléculas de DNA de virus y plásmidos relativamente pequeños pueden identificarse simplemente de acuerdo con los patrones de fragmentos de restricción (las moléculas de DNA más grandes, como, por ejemplo, los cromosomas eucariontes, producen tantos fragmentos que aparecen como una mancha en lugar de formar bandas específicas). Como el DNA se puede extraer del gel en forma íntegra, el procedimiento también proporciona una forma de preparar muestras puras de fragmentos individuales.

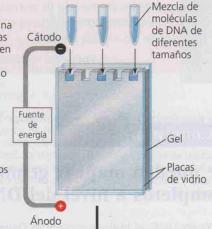
El análisis de fragmentos de restricción también es útil para comparar dos moléculas de DNA diferentes; por ejemplo, dos alelos de un gen. Una enzima de restricción reconoce una secuencia específica de nucleótidos y un cambio en un solo par de bases impide que se corte en un sitio específico. Por tanto, si se presentan diferencias en los nucleótidos entre los alelos dentro de una secuencia de reconocimiento de una enzima de restricción, la digestión con esa enzima permite obtener una mezcla de fragmentos de cada alelo. De esta manera, cada mezcla proporciona su propio patrón de bandas en la electroforesis en gel. Por ejemplo, la anemia falciforme se debe a una mutación en un solo nucleótido dentro de una secuencia de restricción en el gen de la β-globina (véanse fig. 17-23 y p.

Metario de investigación Electroforesis en gel

La electroforesis en gel se utiliza para separar ácidos nucleicos o proteínas de diferentes tamaños, cargas eléctricas u otras propiedades físicas. Las moléculas de DNA se separan mediante electroforesis en gel en el análisis de los fragmentos de restricción de ambos genes clonados (fig. 20-9) y del DNA genómico (fig. 20-10).

La electroforesis en gel separa las macromoléculas en función de su velocidad de movimiento a través de un gel en un campo eléctrico. La distancia que recorre una molécula de DNA mientras se aplica la corriente es inversamente proporcional a su longitud. La mezcla de moléculas de DNA, que, por lo general, está compuesta por fragmentos producidos por digestión con enzimas de restricción, se separa en "bandas"; cada banda contiene miles de moléculas de la misma longitud.

 Cada muestra, que está formada por una mezcla de moléculas de DNA, se coloca en un carril separado cerca de un extremo de una lámina delgada de gel. El gel se sostiene entre placas de vidrio sumergidos en una solución acuosa, y posee electrodos adheridos en cada extremo.



Cuando se activa la corriente, las moléculas de DNA con carga negativa se mueven hacia el electrodo positivo y las moléculas más cortas se mueven con mayor rapidez que las más largas. En la figura se muestra las bandas de color azul, pero en el gel verdadero las bandas de DNA no son visibles hasta que se agrega un colorante de unión al DNA. Las moléculas más cortas que se han movido



con mayor rapidez se encuentran por las bandas en la parte inferior del gel.

Después de desactivar la corriente se agrega un colorante de unión al DNA. Este colorante es de color rosa fluorescente bajo luz ultravioleta y de esta manera revela las bandas a las que se unió. En este gel verdadero, las bandas de color rosa reflejan los fragmentos de DNA con diferentes longitudes separados por electroforesis. Si todas las muestras se cortaran en el momento inicial con la misma enzima de restricción, los patrones de bandas diferentes indicarían que provienen de fuentes distintas.



267). Como se ilustra en la figura 20-9, el análisis de fragmentos de restricción por electroforesis puede distinguir los alelos normales de este gen de los alelos que producen células falciformes.

Los materiales con los que se inicia el proceso (que se ilustran en la figura 20-9) son muestras de los alelos de β-globina clonados y purificados. Sin embargo, si suponemos que se desea comparar muestras de DNA genómico de tres individuos: una persona homocigota para el alelo de β-globina normal, una persona con anemia falciforme o drepanocítica homocigota para el alelo mutante; y un portador heterocigoto, la electroforesis del DNA genómico digerido con una enzima de restric-



(a) Sitios de restricción Ddel en los alelos del gen de la β-globina normal y de la anemia drepanocítica. En esta figura se ilustran los alelos clonados separados del vector de DNA, pero incluyendo algunos fragmentos de DNA cerca de la secuencia codificante. El alelo normal contiene dos sitios dentro de la secuencia codificante que pueden ser reconocidos por la enzima de restricción Ddel. El alelo de la anemia drepanocítica carece de uno de estos sitios.



(b) Electroforesis de los fragmentos de restricción de los alelos normales y de la anemia drepanocítica. Las muestras de cada alelo purificado se cortaron con la enzima Ddel y luego se sometieron a electroforesis en gel, lo que determinó la producción de tres bandas para el alelo normal y dos bandas para el alelo de la anemia drepanocítica. (los fragmentos pequeños en los extremos de ambas moléculas de DNA originales son idénticos y no se ilustran en esta figura).

▲ Fig. 20-9. Uso del análisis de fragmentos de restricción para distinguir los alelos normales de los alelos causantes de la anemia drepanocítica en el gen de la β-globina. (a) La mutación causante de la anemia drepanocítica destruye uno de los sitios de restricción Ddel dentro del gen de la β-globina. (b) Como consecuencia, la digestión producida por la enzima Ddel crea diferentes fragmentos a partir de los alelos normales y de los causantes de anemia drepanocítica.

ción produce demasiadas bandas para poder distinguirlas de forma individual. Pero con un método denominado Southern blot, que combina electroforesis en gel con hibridación de ácidos nucleicos, se pueden detectar solo las bandas que incluyen partes del gen de la β -globina. El principio es el mismo que el de la hibridación de ácidos nucleicos para buscar clones bacterianos (fig. 20-5). En este caso, la sonda es una molécula de DNA de cadena simple radioactiva complementaria del gen de la β-globina. En la figura 20-10 se describe todo el procedimiento y se muestra la forma en que se puede usar para comparar las muestras de DNA de los tres individuos mencionados con anterioridad. El Southern blot no solo revela la presencia de una secuencia particular en una muestra de DNA, sino que además determina el tamaño de los fragmentos de restricción que contienen la secuencia. Una de sus muchas aplicaciones, como en el ejemplo de la \(\beta\)-globina, es identificar portadores heterocigotos de alelos mutantes asociados con enfermedades genéticas.

Diferencias en la longitud de los fragmentos de restricción como marcadores genéticos

El análisis de fragmentos de restricción resultó muy útil cuando los biólogos comenzaron a evaluar el DNA no codificante, que representa la mayor parte del DNA del genoma de los animales y las plantas (fig. 19-14). Cuando los investigadores sometieron segmentos clonados de DNA no codificante procedentes de distintos individuos a procedimientos del tipo ilustrado en la figura 20-8, descubrieron muchas diferencias en sus patrones de bandas. Al igual que los diversos alelos de un gen, las secuencias del DNA no codificante en los cromosomas homólogos pueden revelar pequeñas diferencias entre los nucleótidos.

Las diferencias en los sitios de restricción entre los cromosomas homólogos que determinan la formación de patrones de fragmentos de restricción distintos se denominan polimorfismos de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP, del inglés, "restriction fragment length polymorphisms"). Los RFLP están distribuidos ampliamente por todo el genoma, incluso en el genoma humano. Este tipo de diferencias en las secuencias del DNA no codificante es, desde el punto de vista conceptual, el mismo que el observado en las secuencias codificantes. Análogo a la diferencia de un solo par de bases que identifica al alelo de la anemia drepanocítica, un RFLP puede servir como marcador genético de un sitio específico en el genoma. Un RFLP puede presentar numerosas variedades en una población (la palabra polimorfismos proviene del término griego que significa "muchas formas").

Los RFLP se detectan y analizan por Southern blot, con la sonda complementaria de la secuencia que se desea evaluar. El ejemplo ilustrado en la figura 20-10 podría representar tanto la detección de un RFLP en DNA no codificante como uno en las secuencias codificantes de dos alelos. Debido a la sensibilidad de la hibridación del DNA, se puede utilizar el genoma entero como material original (las muestras de DNA humano típicamente se obtienen de glóbulos blancos).

Dado que los marcadores de RFLP se heredan de acuerdo con las leyes de Mendel pueden servir como marcadores genéticos para realizar mapas de ligamiento. Los genetistas utilizan el mismo razonamiento ilustrado en la figura 15-6: la frecuencia con que se heredan juntos dos marcadores RFLP –o un marcador RFLP y un alelo determinado de un gen– refleja la cercanía de los dos loci en un cromosoma. El descubrimiento de los RFLP

aumentó en gran medida la cantidad de marcadores disponibles para el mapeo del genoma humano. Los genetistas dejaron de estar limitados a las variaciones genéticas que producen diferencias fenotípicas evidentes (como, por ejemplo, enfermedades genéticas) o a diferencias en los productos proteicos.

Evaluación de conceptos



- 1. Suponga que realiza electroforesis con una muestra de DNA genómico aislado de un individuo y tratado con una enzima de restricción. Después de teñir el gel con un colorante de unión al DNA, ¿qué esperaría ver? Explique su respuesta.
- 2. Explique la razón por la cual los polimorfismos de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP) pueden servir como marcadores genéticos aunque no produzcan diferencias fenotípicas visibles.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 20-3

Se pueden mapear genomas completos a nivel del DNA

Ya en 1980, el biólogo molecular David Botstein y sus colaboradores propusieron que las variaciones en el DNA reflejadas en los RFLP podían servir como base para desarrollar un mapa muy detallado de todo el genoma humano. A partir de entonces, los investigadores emplearon estos marcadores junto con las herramientas y las técnicas de la tecnología del DNA para desarrollar mapas cada vez más detallados del genoma de varias especies.

El proyecto de mapeo más ambicioso hasta la fecha fue la secuenciación del genoma humano, que comenzó de forma oficial como el **Proyecto Genoma Humano** en 1990. Esta tarea finalizó en 2003 cuando se obtuvo la secuencia nucleotídica de la mayor parte del DNA de cada cromosoma humano (los 22 autosomas y el par de cromosomas sexuales). Organizado por un grupo internacional de investigadores que trabajaban en universidades e institutos de investigación, y auspiciado con fondos públicos, el proyecto avanzó a través de tres estadios que proporcionaron detalles cada vez mayores sobre el genoma humano: mapa genético (o de ligamiento), mapa físico y secuenciación del DNA (la entrevista con Eric Lander de las pp. 236-237 ofrece una visión personal del proyecto).

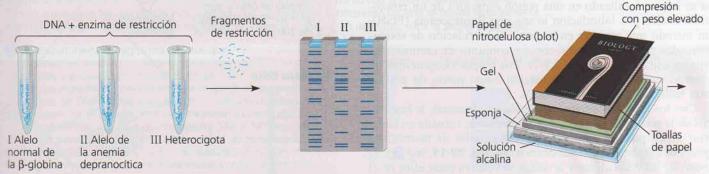
Además de mapear el DNA humano, los investigadores del Proyecto Genoma Humano también analizaron los genomas de otras especies importantes para la investigación biológica y pudieron completar las secuencias de *E. coli* y muchos otros procariontes, *Saccharomyces cerevisiae* (levadura), *Caenorhabditis elegans* (nematodo), *Drosophila melanogaster* (mosca de la fruta), *Mus musculus* (ratón), entre otros. Estos genomas son muy interesantes y, además, proporcionan datos importantes por su significación biológica general, como se comentará más adelante. Además, los esfuerzos iniciales para mapear estos genomas fue-

Figura 20-10

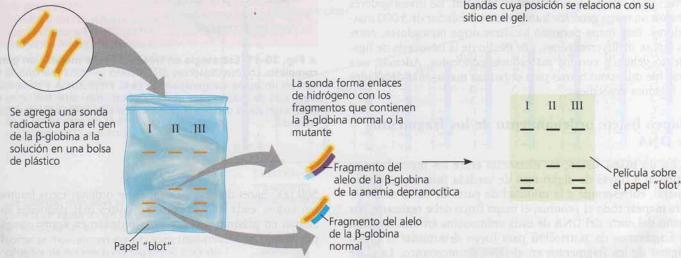
Método de investigación Southern blot de fragmentos de DNA

APLICACIÓN Con este método, los investigadores pueden detectar secuencias -nucleotídicas específicas dentro de una muestra de DNA. En particular, el Southern blot es útil para comparar los fragmentos de restricción producidos a partir de distintas muestras de DNA genómico.

TÉCNICA En este ejemplo se comparan muestras de DNA genómico provenientes de tres individuos: uno homocigoto para el alelo normal de la β-globina (I), uno homocigoto para el alelo mutante causante de la anemia drepanocítica (II) y uno heterocigoto (III).



- 1 Preparación de los fragmentos de restricción. Cada muestra de DNA se mezcla con la misma enzima de restricción, que en este caso es *Dde*I. La digestión de cada muestra permite obtener una mezcla de miles de fragmentos de restricción.
- 2 Electroforesis en gel. Los fragmentos de restricción presentes en cada muestra se separan por electroforesis formarndo un patrón de bandas característico (en realidad habría muchas más bandas que las que se muestran y éstas serían invisibles hasta agregar el colorante).
- 3 Blot. Con el gel dispuesto como se ilustra en la figura de arriba, la acción capilar tracciona la solución alcalina hacia arriba a través del gel y transfiere el DNA a una lámina de papel de nitrocelulosa (el "blot") mientras se desnaturaliza. Las cadenas simples de DNA unidas al papel forman bandas cuya posición se relaciona con su sitio en el gel.



- 4 Hibridación con una sonda radioactiva. Se expone el papel "blot" a una solución con la sonda radioactiva. En este ejemplo la sonda es una cadena simple de DNA complementaria con el gen de la β-globina. Las moléculas de la sonda se unen con los fragmentos de restricción que contienen una parte del gen de la β-globina a través del apareamiento de bases (las bandas todavía no serían visibles).
- 5 Autorradiografía. Se aplica una placa fotográfica sobre el papel "blot". La radioactividad en la sonda unida revela la película para formar una imagen que refleja las bandas formadas por el DNA apareado con la sonda.

Dado que los patrones de bandas de las tres muestras son diferentes, este método se puede usar para identificar portadores heterocigotos de un alelo causante de anemia drepanocítica (III) así como para detectar a los enfermos que tienen dos alelos mutantes (II) y a los individuos no comprometidos que tienen dos alelos normales (II). Los patrones de bandas de las muestras I y II se asemejan a los observados en los alelos purificados normal y mutante, respectivamente, que se ilustraron en la figura 20-9b. El patrón de bandas de la muestra heterocigota (III) es una combinación de los patrones de las dos muestras homocigotas (I y II).

ron útiles para desarrollar las estrategias, los métodos y las nuevas tecnologías necesarias para descifrar el genoma humano, que es mucho más extenso.

Mapeo genético (de ligamiento): ordenamiento relativo de los marcadores

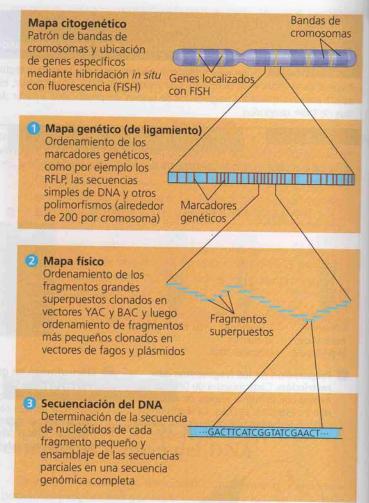
Incluso antes de que comenzara el Proyecto Genoma Humano, la investigación previa había revelado un bosquejo de la organización del genoma de muchos organismos. Por ejemplo, el cariotipo de una especie revela la cantidad de cromosomas y su patrón general de bandas (fig. 13-3). Y algunos genes ya se habían localizado en una región específica de un cromosoma entero por hibridación in situ con fluorescencia (FISH), un método que consiste en permitir la hibridación de sondas marcadas con fluorescencia con un conjunto de cromosomas enteros inmovilizados (fig. 15-1). Los mapas citogenéticos se basaron en este tipo de información como punto de partida para realizar mapas más detallados.

Con los mapas citogenéticos de los cromosomas, la fase inicial de la secuenciación de un genoma grande consiste en construir un mapa de ligamiento de varios miles de marcadores genéticos distribuidos en cada cromosoma (fig. 20-11, fase 1). El orden de los marcadores y la distancia relativa entre ellos en el mapa se determinaron en función de sus frecuencias de recombinación (véase cap. 15). Los marcadores pueden ser genes u otro tipo de secuencia identificable en el DNA, como, por ejemplo, los RFLP o la secuencia de DNA simple comentada en el capítulo 19. Basándose principalmente, sobre todo en la secuencia de DNA simple, que abunda en el genoma humano y tiene varios "alelos" que difieren en longitud, los investigadores crearon un mapa genético humano con alrededor de 5000 marcadores. Este mapa permitió localizar otros marcadores, entre los que se incluyeron genes, por medio de la búsqueda de ligamiento genético con los marcadores conocidos. Además, esta tarea fue útil como marco para organizar mapas más detallados de regiones específicas.

Mapeo físico: ordenamiento de los fragmentos de DNA

En un mapa físico, las distancias entre los marcadores se expresan a través de algún tipo de medida física, que, por lo general, corresponde a la cantidad de pares de bases de DNA. Para mapear todo el genoma, el mapa físico debe realizarse por medio del corte del DNA de cada cromosoma en una cantidad de fragmentos de restricción para luego determinar el orden original de los fragmentos en el DNA cromosómico. La clave consiste en crear fragmentos que se superpongan y luego emplear sondas o secuenciación automática de nucleótidos en los extremos para hallar las zonas superpuestas (fig. 20-11, fase 2). De esta manera, se puede desarrollar un orden secuencial de una cantidad creciente de fragmentos con el mismo orden que el hallado en el cromosoma.

Los fragmentos de DNA empleados para realizar el mapa físico se obtienen mediante clonación. Cuando se trabaja con genomas grandes, los investigadores realizan varios ciclos de corte, clonación y mapa físico del DNA. El primer vector de clonación suele ser un cromosoma artificial de levadura (YAC), que puede transportar fragmentos insertados de un millón de pares de bases de longitud, o un cromosoma bacteriano artificial (BCA), que es una versión artificial de un cromosoma bacteriano que puede transportar insertos de entre 100 000 y



▲ Fig. 20-11. Estrategia en tres fases para mapear un genoma completo. Los investigadores del Proyecto Genoma Humano se basaron en un mapa citogenético de cada cromosoma y desarrollaron tres fases de mapeo para alcanzar el objetivo definitivo, esto es, la obtención de la secuencia nucleotídica casi completa de cada cromosoma.

500 000 pares de bases. Después de ordenar estos fragmentos tan largos, cada uno se corta en partes más pequeñas que se clonan en plásmidos o fagos, se ordenan en forma sucesiva y por último se secuencian.

Secuenciación del DNA

El objetivo final del mapeo de un genoma es la determinación de la secuencia nucleotídica completa de cada cromosoma (fig. 20-11, fase 3). Si se dispone de un preparado puro de muchas copias de un fragmento de DNA de hasta 800 pares de bases de longitud, se puede determinar la secuencia del fragmento en una máquina de secuenciación. El científico británico Frederick Sanger desarrolló la técnica de secuenciación sistemática, que se describe en la figura 20-12; es la que se denomina con frecuencia método de terminación de la cadena por didesoxirribonucleótidos (o didesoxi como abreviatura). Incluso con la automatización la secuenciación, los 2 900 millones de pares de bases de un conjunto haploide de cromosomas humanos representó un desafío formidable. De hecho, como se

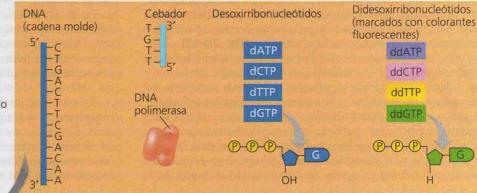
Figura 20-12

Método de in restigación Método didesoxi de terminación de la cadena para la secuenciación del DNA

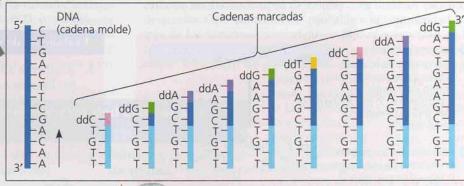
APLICACIÓN Se puede determinar con rapidez la secuencia de nucleótidos en cualquier fragmento de DNA clonado de unos 800 pares de bases de longitud con máquinas especiales que desarrollan reacciones de secuenciación y separan los productos de la reacción marcados en función de su longitud.

Este método permite sintetizar un conjunto de cadenas de DNA complementarias con el fragmento de DNA original. Cada cadena comienza con el mismo cebador y finaliza con un didesoxirribonucleótido (ddNTP), que es un nucleótido modificado. La incorporación de un ddNTP finaliza la cadena de DNA en crecimiento porque carece de un grupo 3'—OH, que es el sitio donde se inserta el siguiente nucleótido (fig. 16-13). En el conjunto de cadenas sintetizadas, la posición de cada nucleótido a lo largo de la secuencia original se representa en función de las cadenas que terminan en el punto con el ddNTP complementario. Debido a que cada tipo de ddNTP está marcado con un colorante fluorescente distinto se puede determinar la identidad de los nucleótidos de terminación de las cadenas nuevas y, en definitiva, toda la secuencia original.

1 Se desnaturaliza el fragmento de DNA que se desea secuenciar para obtener cadenas simples y se incuba en un tubo de ensayo con los ingredientes necesarios para la síntesis del DNA: un cebador para el par de bases con el extremo 3' conocido de la cadena molde, una DNA polimerasa, los cuatro desoxirribonucleótidos y los cuatro didesoxirribonucleótidos, cada uno marcado con una molécula fluorescente específica.



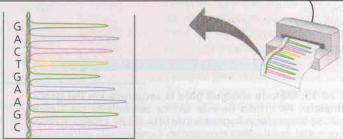
2 La síntesis de cada cadena nueva comienza en el extremo 3' del cebador y continúa hasta que se inserta al azar un didesoxirribonucleótido en lugar del equivalente normal desoxirribonucleótido. Esto impide la elongación adicional de la cadena. En definitiva se produce un conjunto de cadenas marcadas con distintas longitudes y el color de la marca representa el último nucleótido en la secuencia.



3 Las cadenas marcadas se separan cuando la mezcla atraviesa un gel de poliacrilamida en un tubo capilar, en el que las cadenas más cortas se mueven con mayor rapidez. Un detector de fluorescencia registra el color de cada marca fluorescente a medida que pasan las cadenas. Se pueden diferenciar cadenas con diferencias de longitud de hasta un nucleótido.



RESULTADOS El color de la marca fluorescente en cada cadena indica la identidad del nucleótido en su extremo. Los resultados pueden imprimirse como un espectrograma y la secuencia, que es complementaria con la de la cadena molde, puede leerse desde abajo facia arriba (se debe señalar que la secuencia ilustrada en la figura comienza después del cebador).



comenta en la entrevista de las pp. 236-237, uno de los principales elementos que permitió el desarrollo del Proyecto Genoma Humano fue el desarrollo de la tecnología de secuenciación más rápida junto con programas informáticos más sofisticados que permitieron analizar y ensamblar las secuencias parciales.

En la práctica, las tres etapas ilustradas en la figura 20-11 se superponen de una manera que la versión simplificada que se muestra no refleja, aunque representa con precisión la estrategia global empleada en el Proyecto Genoma Humano. En 1992, animado por los avances en la secuenciación y la tecnología informática, el biólogo molecular J. Craig Venter desarrolló un procedimiento alternativo para la secuenciación de genomas completos. Su idea era en esencia "saltarse" las fases de mapeo genético y el mapeo físico para iniciar el proceso con la secuenciación de fragmentos de DNA al azar. Entonces se desarrollaron programas informáticos poderosos que permitieron ensamblar la gran cantidad de secuencias cortas superpuestas resultantes en una sola secuencia continua (fig. 20-13).

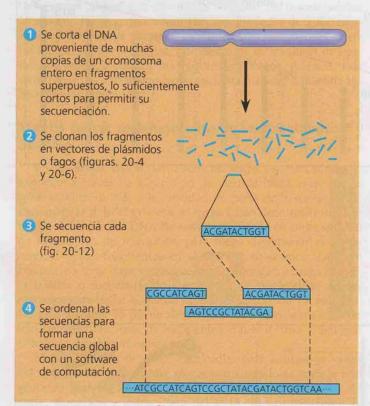
Pese al escepticismo de muchos científicos, la utilidad de la estrategia de Venter se evidenció en 1995 cuando este autor y sus colegas publicaron la primera secuencia completa del genoma de un organismo, la bacteria Haemophilus influenzae. En mayo de 1998, este científico creó una compañía, Celera Genomics, y prometió publicar la secuencia humana completa en tres años. Su enfoque de secuenciación del genoma completo por fragmentos escogidos al azar (shotgun) se evaluó con mayor profundidad en marzo de 2000 cuando se descubrió la

secuencia genómica completa de *Drosophila melanogaster*. Como prometió, en febrero de 2001, Celera anunció la secuenciación de más del 90% del genoma humano de forma simultánea con un anuncio similar del Proyecto Genoma Humano (que fue un proyecto público).

Los representantes del grupo público señalaron que Celera había empleado gran parte de sus mapas y sus datos sobre secuencias, que estaban disponibles para todos los investigadores, a diferencia de la información de Celera. Además, afirmaron que la infraestructura establecida por su técnica había facilitado bastante la tarea de Celera. En cambio, Venter confirmó la eficiencia y la economía de los métodos de Celera y, de hecho, el grupo público ha empleado estas técnicas en cierta médida. Es evidente que ambas estrategias son útiles y que contribuyeron a que se pudiera realizar la secuenciación completa del genoma de varias especies con rapidez.

En la actualidad, la secuenciación del genoma humano está casi completa, aunque todavía deben mapearse algunas regiones. Debido a la presencia de DNA repetitivo y a otras razones poco comprendidas, hay algunas partes de los cromosomas de los organismos multicelulares que se resisten al mapeo detallado a través de los métodos habituales.

En un nivel, las secuencias del genoma humano y de otros organismos son simples listas de bases nucleotídicas: millones de A, T, C y G en orden sucesivo. Pero a otro nivel, el análisis de estas secuencias en varias especies y las comparaciones entre las especies producen descubrimientos muy interesantes, que se comentarán más adelante.



▲ Fig. 20-13. Método shotgun para la secuenciación del genoma completo. Por medio de esta técnica desarrollada por Celera Genomics, se secuenciaron fragmentos de DNA al azar y luego se ordenaron por medio de su análisis comparativo. Compare este enfoque con el método jerárquico en tres fases que se ilustra en la figura 20-11.

Evaluación de conceptos 20-3

- 1. ¿Cuál es la diferencia principal entre un mapa genético (de ligamiento) y un mapa físico de un cromosoma?
- 2. En general, ¿cuál es la diferencia entre la estrategia empleada por el Proyecto Genoma Humano y el enfoque shotgun?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 20-4

Las secuencias genómicas proporcionan claves para responder a preguntas biológicas importantes

Ahora que disponemos de secuencias genómicas completas, los científicos pueden estudiar conjuntos completos de genes y sus interacciones a través de un sistema denominado **genómica**. Ésta permite obtener información nueva relacionada con preguntas fundamentales sobre la organización del genoma, la regulación de la expresión génica, el crecimiento y el desarrollo, y la evolución. Con los métodos de tecnología del DNA los genetistas pueden analizar genes en forma directa sin tener que deducir el genotipo a partir del fenotipo como lo hacían los genetistas clásicos. Pero el abordaje más nuevo se asocia con el problema opuesto, el de determinar el fenotipo a partir del genotipo. A par-

tie de una secuencia de DNA larga, ¿cómo pueden reconocerse los genes y determinar su función?

Identificación de los genes que codifican proteínas en las secuencias de DNA

Las secuencias de DNA se reúnen en bancos de datos en la memoria de un ordenador para estar disponibles para los investigadores de todo el mundo a través de Internet. Cuando los científicos desean identificar genes que codifican proteínas aún no conocidas, emplean programas para escanear estas secuencias almacenadas en busca de señales de inicio y de detención de la transcripción y la traducción, sitios de corte y empalme del RNA y otros signos presentes en los genes que codifican proteínas. El sistema también busca ciertas secuencias de codificación cortas similares a las presentes en los genes conocidos. En las bases de datos computarizadas existen miles de secuencias de este tipo, que se denominan etiquetas de secuencias expresadas o EST (del inglés "expressed sequence tags"). Este tipo de análisis identifica secuencias que pueden corresponder a genes "nuevos" que codifican proteínas, también denominados genes dudosos o genes candidatos.

Aunque el tamaño del genoma suele ser mayor en los eucariontes que en los procariontes, este hecho no siempre se correlaciona con la complejidad biológica observada en los eucariontes. Por ejemplo, el genoma de *Fritillaria assyriaca*, una planta fanerógama, contiene 120×10^9 pares de bases, casi 40 veces el tamaño del genoma humano. Además, la cantidad de genes de un organismo suele ser menor que el esperado en relación con el tamaño de su genoma. En particular, la cantidad estimada de genes humanos –alrededor de 25 000 o menos– es mucho menor que la cantidad (entre 50 000 y 100 000 que se había estimado con anterioridad y solo alrededor de 1,5 vez mayor que el número de genes de la mosca de la fruta y un

gusano nematodo (cuadro 20-1). En un principio, esto parece sorprendente debido a la gran diversidad de tipos celulares hallados en los seres humanos y en otros vertebrados y a su mayor complejidad biológica. En relación con los demás organismos evaluados hasta la fecha, los genes ocupan una fracción mucho menor del genoma humano. Gran parte de la enorme cantidad de DNA no codificante, que puede hallarse en el genoma humano, corresponde a DNA repetitivo, aunque los intrones muy largos también contribuyen de manera significativa.

En consecuencia, ¿qué determina que los seres humanos y otros vertebrados sean más complejos que las moscas o los gusanos? Una razón es que, en los vertebrados, la expresión de los genes se regula de modo más sutil y complicado que en los demás organismos. Parte de la gran cantidad de DNA no codificante presente en los vertebrados puede participar en estos mecanismos de regulación. Además, los genomas de los vertebrados tienden a aprovechar mejor sus secuencias codificantes debido al mecanismo de corte y empalme alternativo de los transcritos de RNA. Se debe recordar que este proceso produce más de una proteína funcional a partir de un solo gen (véase fig. 19-8). Por ejemplo, casi todos los genes humanos contienen muchos exones y se calcula que alrededor del 75% de estos genes multiexónicos se procesan de maneras alternativas. Si se acepta que cada gen humano cuyo RNA procesado de manera alternativa determina una producción promedio de tres polipéptidos diferentes, la cantidad total de polipéptidos humanos distintos ascendería a alrededor de 75 000. Además se produce una diversidad adicional en los polipéptidos debido a variaciones en la escisión postraduccional o al agregado de hidratos de carbono en distintos tipos de células o en diversos estadios del desarrollo. Otra contribución probable a la complejidad biológica de los vertebrados proviene de la mayor cantidad de interacciones posibles entre los productos génicos, a causa de la mayor diversidad de polipéptidos. Más adelante, veremos los

> métodos de experimentación que permiten descubrir estas interacciones.

La identidad de casi la mitad de los genes humanos se conoce desde antes del establecimiento del Proyecto Genoma Humano. Entonces, ¿cómo se descubrieron los otros genes nuevos que se revelaron a través del análisis de las secuencias del DNA? Algunas claves relacionadas con sus identidades provinieron de la comparación de las secuencias de los nuevos genes candidatos con las de genes conocidos de diversos organismos. En algunos casos, una secuencia de un gen recién identificado fue similar, por lo menos, parcialmente, a la de un gen con una función conocida. Por ejemplo, parte de un gen nuevo podría ser similar a un gen conocido que codifica una proteína cinasa, lo que sugiere que el gen nuevo también codifica esta proteína. Sin embargo, en otros casos, la secuencia del gen nuevo puede ser similar a una secuencia ya descubierta pero cuya función se desconoce. En otros casos, la secuencia puede ser totalmente distinta a las detectadas hasta el momento. En los organismos que han sido secuenciados hasta la fecha, muchos de los genes candidatos fueron completa-

Cuadro 20-1. Tamaños de los genomas y cantidad estimada de genes*

Organismo	Tamaño del genoma haploide (Mb)	Número de genes	Genes por Mb
Haemophilus influenzae (bacteria)	1,8	1 700	940
Escherichia coli (bacteria)	4,6	4 400	950
Saccharomyces cerevisiae (levadura)	12	5 800	480
Caenorhabditis elegans (nematodo)	97	19 000	200
Arabidopsis thaliana (planta)	118	25 500	215
Drosophila melanogaster (mosca de la fruta)	180	13 700	76
Oryza sativa (arroz)	430	60 000	140
Danio rerio (pez cebra)	1 700	22 000	13
Mus musculus (ratón doméstico)	2 600	25 000	11
Homo sapiens (ser humano)	2,900	25 000	10
Fritillaria assyriaca (planta)	120 000	ND	ND

^{*}Definido en forma estricta, "genoma" representa el genoma *haploide* de un organismo. Es probable que algunos valores presentados aquí cambien a medida que se continúe el análisis del genoma. Mb = millón de pares de bases. ND = no determinado.

mente nuevos. Por ejemplo, alrededor de una tercera parte de los genes de *E. coli*, el microorganismo mejor estudiado, son nuevos para los investigadores.

Determinación de la función génica

Entonces, ¿cómo determinan los científicos la función de un gen nuevo identificado por medio de la secuenciación del genoma y del análisis comparativo? Tal vez el procedimiento más útil es inhibir el gen y observar las consecuencias en la célula o el organismo. En una aplicación de este método, denominada mutagénesis in vitro, se introducen mutaciones específicas en la secuencia de un gen clonado y se inserta el gen mutado en una célula. Si las mutaciones introducidas alteran o destruyen la función del producto del gen, el fenotipo de la célula mutante podría ayudar a revelar la función de la proteína normal ausente en esa célula. Los investigadores incluso pueden introducir un gen mutado en células provenientes de embriones tempranos de un organismo multicelular (como, por ejemplo, un ratón) para evaluar el papel del gen en el desarrollo y el funcionamiento de todo el organismo.

Un método más simple y rápido de silenciar la expresión de genes específicos emplea el fenómeno de interferencia del RNA (RNAi), que se describió en el capítulo 19. Este método experimental emplea moléculas de RNA de doble cadena sintéticas complementarias de la secuencia de un gen específico para desencadenar su ruptura o para bloquear la traducción del RNA mensajero dependiente de ese gen. Hasta la fecha, la técnica de RNAi ha tenido un éxito limitado en células de mamíferos, incluso en células humanas en cultivo. Pero en otros organismos, como, por ejemplo, nematodos y la mosca de la fruta, la RNAi resultó útil para analizar las funciones de los genes a gran escala. En un estudio, la RNAi se empleó para evitar la expresión del 86% de los genes en embriones de nematodos en una fase embrionaria precoz de a un gen por vez. El análisis de los fenôtipos de los gusanos que se desarrollaron a partir de estos embriones permitió a los investigadores agrupar la mayor parte de los genes en una cantidad limitada de grupos funcionales. Este tipo de análisis de todo el genoma para determinar la función de los genes será más común a medida que los investigadores se concentren en la importancia de las interacciones entre los genes en el sistema considerado como unidad, que es la base de la biología de sistemas (véase cap. 1).

Estudio de la expresión de grupos de genes que interactúan entre sí

Un objetivo importante de la genómica es comprender la forma en que los genes funcionan de manera conjunta para producir y mantener un organismo en funcionamiento. Como se mencionó con anterioridad, es probable que parte de la explicación de la forma en que los seres humanos se manejan con tan pocos genes se encuentre en la complejidad de las redes de interacciones entre los genes y sus productos. Cuando las secuencias de todo el genoma de varios organismos casi se habían completado, algunos investigadores comenzaron a emplear estas secuencias para analizar los genes que se transcribían en distintas situaciones, por ejemplo, en los distintos tejidos o en los estadios del desarrollo. Además, quisieron determinar si los grupos de genes se expresaban de forma coordinada con el fin de identificar patrones o esquemas generales de expresión. Los resultados de estos estudios comenzarán a revelar la forma en que los genes interactúan como una red funcional en un organismo.

La estrategia básica en los estudios de expresión general consiste en aislar los mRNA sintetizados en células específicas, usar estas moléculas como moldes para sintetizar los cDNA correspondientes mediante transcripción inversa y luego comparar este conjunto de cDNA con las colecciones los fragmentos de DNA genómico. La tecnología del DNA posibilita este tipo de estudios: gracias a la automatización, este análisis puede llevarse a cabo a gran escala. En la actualidad, los científicos pueden medir la expresión de miles de genes de forma simultánea.

En este momento, el procedimiento principal para evaluar la expresión del genoma es el ensayo de micromatrices de DNA. Una micromatriz de DNA está compuesta por cantidades ínfimas de una gran cantidad de fragmentos de DNA de cadena simple que representan diversos genes, fijados sobre un portaobjetos en una matriz con espacios predeterminados (rejilla) (la matriz también se denomina microchip de DNA por su analogía con los chips de ordenador. En forma ideal, estos fragmentos representan todos los genes de un organismo, hecho que es posible en el caso de los organismos cuyos genomas han sido completamente secuenciados. En la **figura 20-14** se destaca la forma en que se evalúa la hibridación de los fragmentos de DNA en una micromatriz con muestras de moléculas de cDNA preparadas a partir de los mRNA de células específicas de interés y marcados con colorantes fluorescentes.

Por ejemplo, en un estudio, los investigadores realizaron ensayos de micromatrices en más del 90% de los genes de *C. elegans* durante todos los estadios de su ciclo vital. Los resultados revelaron que la expresión de casi el 60% de los genes cambiaba notablemente durante el desarrollo y que muchos genes se expresaban de acuerdo con un patrón específico para cada sexo. Estos estudios ilustran la utilidad de las micromatrices de DNA para revelar los perfiles generales de expresión génica durante la vida de un organismo.

Además de determinar las interacciones entre los genes y proporcionar claves relacionadas con la función de los genes, los ensayos con micromatrices de DNA pueden contribuir a comprender mejor ciertas enfermedades y a sugerir nuevas técnicas diagnósticas o terapias. Por ejemplo, la comparación de los patrones de expresión génica entre tumores de cáncer de mama y el tejido mamario no canceroso ha logrado establecer protocolos terapéuticos más informados y efectivos. En definitiva, la información proveniente de los ensayos de micromatrices de DNA debe proporcionar una visión más amplia de la forma en que los genes interactúan para formar un ser vivo.

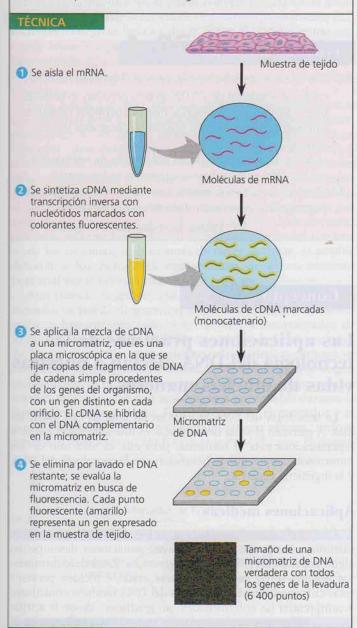
Comparación de los genomas de diferentes especies

En la primavera de 2004, se habían secuenciado en forma completa o casi completa los genomas de alrededor de 150 especies, con muchas otras en vías de finalización. De ellos, la gran mayoría corresponden a genomas de procariontes e incluyen 20 genomas del dominio Archaea. Entre las 20 especies de eucariontes del grupo hay vertebrados, invertebrados y plantas. El primer genoma eucarionte que se completó fue el de la levadura Saccharomyces cerevisiae, un microorganismo unicelular; el nematodo Caenorhabditis elegans, un gusano simple, fue el primer organismo multicelular en el que se secuenció el genoma. También se determinó la secuencia de la planta Arabidopsis thaliana, otro organismo importante para la investigación. Otras especies en las que ya se han secuenciado los genomas completos o que están en vías de secuenciación, son la abeja obrera, el perro, la rata, el pollo y la rana.

Figura 20-14

Método de investigación Ensayo de micromatrices de DNA de los niveles de expresión génica

APLICACIÓN Con este método, los investigadores pueden evaluar miles de genes de forma simultánea para determinar los que se expresan en un determinado tejido, en condiciones ambientales diferentes con estados patológicos diversos o en diferentes estadios del desarrollo. Además, los investigadores también pueden buscar la expresión coordinada de genes.



La intensidad de la fluorescencia en cada punto refleja la expresión del gen en la muestra de tejido representado por ese punto. Por lo general, se evalúan dos muestras distintas de forma simultánea por medio de la preparación de cDNA a partir de cada muestra marcada con una tinción fluorescente distinta. El color resultante en un punto revela los niveles relativos de expresión de un gen específico en las dos muestras, que pueden provenir de diferentes tejidos o del mismo tejido sometido a condiciones distintas.

La comparación entre las distintas secuencias de los genomas de las diversas especies permitió determinar las relaciones evolutivas entre estas especies. Cuanto más similar es la secuencia de un gen entre dos especies, más relacionadas están en su historia evolutiva. Además, la comparación de varios genes en diversas especies puede permitir clasificarlas en grupos más amplios que reflejan su relación evolutiva. De hecho, las comparaciones entre las secuencias genómicas completas de bacterias, Arqueas y eucariontes confirman la teoría de que estos son los tres dominios fundamentales de la vida.

Además de su utilidad en la biología evolutiva, los estudios comparativos entre los genomas confirman la importancia de la investigación en organismos más simples para comprender la biología en general y la biología humana en particular. Las similitudes entre los genes de organismos diferentes pueden ser sorprendentes, hasta el punto de que un investigador podría considerar a la mosca de la fruta como una "persona pequeña con alas". El genoma de la levadura también contribuyó bastante a la comprensión del genoma humano. Por ejemplo, la gran cantidad de DNA no codificante en el genoma humano primero obstaculizó la búsqueda de elementos de control de la regulación. Pero la comparación de las secuencias no codificantes en el genoma humano con estas mismas secuencias en el genoma mucho más pequeño de la levadura reveló que había regiones con secuencias muy conservadas; éstas resultaron ser secuencias reguladoras importantes en ambos organismos. En otro ejemplo, varios genes de la levadura que codifican proteínas son tan similares a ciertos genes que determinan el desarrollo de enfermedades en los seres humanos que los investigadores determinaron la función de estos genes a través de la evaluación de sus homólogos normales presentes en la levadura.

La comparación de los genomas de dos especies relacionadas también es bastante útil porque es probable que sus genomas estén organizados de forma similar. Una vez descubierta la secuencia y la organización de sus genomas, éstas pueden servir como base para establecer las secuencias del DNA de una especie relacionada, lo que acelera bastante el mapeo del segundo genoma. Por ejemplo, el genoma del ratón, que tiene un tamaño similar al genoma humano, se mapeó con rapidez porque se empleó la secuencia del genoma humano como guía. Este sistema es útil, en particular, cuando una de dos especies relacionadas tiene un genoma mucho más pequeño que la otra. Un ejemplo es la mosca tsé tsé, Glossina palpalis, que transmite el parásito causante de la enfermedad del sueño africana. El genoma de la mosca tsé tsé contiene 7 × 109 pares de bases (más del doble que el genoma humano), pero el genoma de una mosca parecida solo posee una décima parte de su tamaño. Los investigadores comenzaron a secuenciar primero el genoma más pequeño. Luego utilizarán sus conocimientos para secuenciar el genoma mucho más grande de la mosca tsé tsé a partir de las secuencias codificantes que se espera que compartan ambas especies.

La pequeña cantidad de diferencias en los genes entre especies relacionadas entre sí también facilita la correlación de las diferencias fenotípicas entre las especies con diversidades genéticas específicas. Por ejemplo, se evidenció que un gen que parece ser determinante del habla es distinto en los seres humanos y los chimpancés y esto explica que esta característica distinga a las dos especies. Y las similitudes genéticas entre los ratones y los seres humanos, que comparten un 80% de sus genes, pueden emplearse para evaluar algunas enfermedades genéticas humanas. Si los investigadores conocen o pueden

determinar el órgano o el tejido en el cual un gen defectuoso produce una enfermedad específica, pueden buscar los genes expresados en estos sítios en experimentos con ratones. Este sistema permitió descubrir varios genes humanos interesantes, como, por ejemplo, uno que podría estar comprometido en el síndrome de Down.

En la actualidad se desarrollan otros esfuerzos experimentales para ampliar los estudios genómicos a muchas más especies de microorganismos y a especies no estudiadas de diversas ramas del árbol de la vida. Estos estudios permitirán aumentar los conocimientos de todos los aspectos de la biología, como, por ejemplo, la salud, la ecología y la evolución.

Futuro de la genómica

El éxito de la secuenciación de los genomas y la evaluación de conjuntos completos de genes estimula a los científicos a intentar hacer un estudio sistemático similar de conjuntos completos de proteínas (proteomas) codificados por los genomas, en un sistema denominado proteómica. Debido a las razones mencionadas con anterioridad, la cantidad de proteínas presentes en los seres humanos y en otras especies relacionadas con ella supera sin lugar a dudas la cantidad de genes. Debido a que las proteínas y no los genes son las que desempeñan las actividades de la célula es importante evaluar el sitio y el momento en que se producen las proteínas en un organismo y también la manera en que interactúan entre sí para poder comprender el funcionamiento de las células y los organismos. El ensamblaje y el análisis de los proteomas supone algunas dificultades, experimentales pero los avances técnicos proporcionan las herramientas necesarias para resolver estos problemas.

La genómica y la proteómica permiten a los biólogos desarrollar el estudio de la vida desde una perspectiva cada vez más global. En la actualidad, los biólogos pueden desarrollar catálogos de genes y proteínas: una lista de todas las "partes" que contribuyen al funcionamiento de las células, los tejidos y los organismos. Con estos catálogos, los investigadores desviaron su atención de las partes individuales a la integración funcional de los sistemas biológicos. Un primer paso en la biología de sistemas consiste en definir circuitos de genes y redes de interacción entre las proteínas (fig. 1-10). Usando la informática y las matemáticas para procesar e integrar grandes cantidades de datos biológicos, los investigadores pueden detectar y cuantificar las combinaciones de interacciones.

Otra perspectiva interesante es la comprensión creciente del espectro de variaciones genéticas en los seres humanos. Como el tiempo de evolución de la especie humana es tan breve, la magnitud de variación del DNA entre los seres humanos es pequeña en comparación con la de muchas otras especies. La mayor parte de la diversidad en los seres humanos parece observarse en forma de polimorfismos de un único nucleótido (SNP) del inglés "single nucleotide polymorphisms"), que son variaciones en un solo par de bases del genoma, a menudo, detectadas durante la secuenciación. En el genoma humano, los SNP aparecen en promedio cada 1 000 pares de bases. En otras palabras, si se pudiera comparar la secuencia de DNA de una persona con la de otra del mismo género –sentadas una junto a la otra o en partes alejadas del mundo– se observaría que mantienen una similitud del 99,9%.

Los científicos realizan investigaciones para identificar la localización de los millones de SNP en el genoma humano. Éstos serán marcadores genéticos útiles para evaluar la evolución humana, las diferencias entre las poblaciones humanas y las vías migratorias de las poblaciones humanas a través de su evolución. Los SNP y otros polimorfismos en el DNA no codificante (y en el codificante) también serán útiles como marcadores para detectar genes que producen enfermedades y que afectan a la salud de maneras más sutiles. Es probable que esto modifique la práctica de la medicina a lo largo del siglo xxi. No obstante, las aplicaciones de la investigación y la tecnología del DNA ya afectan a nuestras vidas de numerosas maneras, como se comentará en la sección final del capítulo.

Evaluación de conceptos

20-4

- 1. Los cálculos actuales establecen que el genoma humano contiene alrededor de 25 000 genes, pero hay evidencias que indican que hay muchos más polipéptidos humanos diferentes. ¿Qué procesos podrían explicar esta discrepancia?
- 2. ¿Cuál es la principal utilidad del análisis de micromatrices de DNA para evaluar la expresión de los genes?
- 3. ¿Por qué la variación genética es mucho menor entre las personas que entre individuos de otras especies?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 20-5

Las aplicaciones prácticas de la tecnología del DNA afectan a nuestras vidas de muchas maneras

La tecnología del DNA aparece en las noticias casi todos los días. A menudo el tema de la noticia es una aplicación nueva y esperanzadora para la medicina, pero éste es solo uno de los numerosos campos que se benefician con la tecnología del DNA y la ingeniería genética.

Aplicaciones médicas

Un beneficio evidente de la tecnología del DNA consiste en identificar los genes humanos cuyas mutaciones desempeñan algún papel en las enfermedades genéticas. Estos descubrimientos pueden servir para diagnosticar, tratar e incluso prevenir estas enfermedades. La tecnología del DNA también contribuye a comprender las enfermedades "no genéticas", desde la artritis hasta el SIDA, porque los genes de una persona influyen en la susceptibilidad a desarrollar estas enfermedades. Además, todos los tipos de enfermedades implican cambios en la expresión de los genes dentro de las células comprometidas y, a menudo, en el sistema inmunitario del paciente. Con el empleo de los ensayos de micromatrices de DNA o de otras técnicas para comparar la expresión de los genes en tejidos sanos y enfermos, los investigadores esperan hallar muchos de los genes que se activan o inactivan en enfermedades específicas. Estos genes y sus productos son objetivos potenciales para la prevención o el trata-

Diagnóstico de enfermedades

La tecnología del DNA y, de forma específica, el uso de la PCR y las sondas de ácidos nucleicos marcadas para rastrear patógenos determinados ha creado un nuevo capítulo en el diagnóstico de las enfermedades infecciosas. Por ejemplo, puesto que se conoce la secuencia del material genético (RNA) del HIV, se puede emplear la PCR para amplificar y de esta manera detectar el RNA del HIV en muestras de sangre o de tejido. El RNA no puede amplificarse con PCR directamente, pero el genoma en forma de RNA se puede convertir en cDNA de doble cadena por medio de la acción de una transcriptasa inversa (RT, en inglés). Luego se lleva a cabo PCR con el cDNA y se usa una sonda específica para uno de los genes de HIV. Esta técnica, denominada *RT-PCR*, suele representar la mejor manera de detectar una infección que, de lo contrario, sería difícil de diagnosticar.

En la actualidad, los científicos pueden diagnosticar cientos de trastornos genéticos humanos con PCR y cebadores correspondientes a los genes clonados de ciertas enfermedades humanas, para luego secuenciar el producto amplificado y determinar la mutación causante de la enfermedad. Entre los genes clonados que se relacionan con enfermedades humanas se encuentran el de la anemia drepanocítica, el de la hemofilia, el de la fibrosis quística, el de la enfermedad de Huntington y el de la distrofia muscular de Duchenne. Los individuos afectados por estas enfermedades pueden identificarse antes del comienzo de los síntomas, incluso antes de nacer. Además, es posible detectar a los portadores asintomáticos de alelos recesivos potencialmente nocivos (fig. 20-10).

Aún cuando el gen de una enfermedad todavía no se haya clonado, se puede diagnosticar la presencia de un alelo anormal con bastante precisión si se cuenta con un marcador de RFLP relacionado (fig. 20-15). Los alelos de la enfermedad de Huntington y de otras enfermedades genéticas primero se detectaron de esta manera indirecta. Si el marcador y el gen propiamente dicho están bastante cerca, el entrecruzamiento entre el marcador y el gen será bastante improbable durante la formación de los gametos. En consecuencia, el marcador y el gen se heredarán en forma conjunta casi con certeza, incluso aunque el marcador de RFLP no forme parte del gen. El mismo



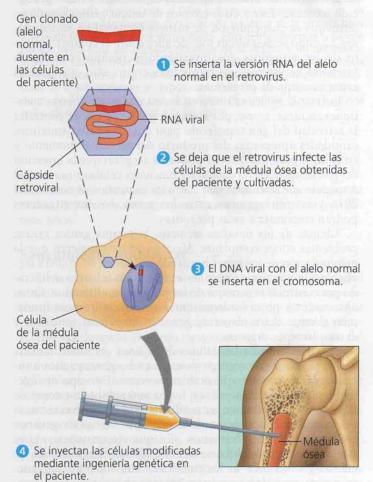
A Fig. 20-15. RFLP como marcadores de alelos causantes de enfermedades. Este diagrama ilustra segmentos de DNA homólogos procedentes de una familia en la cual algunos miembros tienen una enfermedad genética. En esta familia se encuentran diversas versiones de un marcador de RFLP en los miembros no afectados y en los que experimentan la enfermedad. Si un miembro de la familia heredó la versión del marcador de RFLP con dos sitios de restricción cerca del gen (en lugar de uno), existe una alta probabilidad de que el individuo también haya heredado el alelo que causa la enfermedad.

principio se aplica a todos los tipos de marcadores, incluso a los SNP.

Terapia génica en los seres humanos

La **terapia génica** —la alteración de los genes de un individuo afectado— es muy esperanzador para el tratamiento de trastornos producidos por un solo gen defectuoso. En teoría, se podría insertar un alelo normal del gen defectuoso en las células somáticas del tejido comprometido por la enfermedad.

Para que la terapia génica de las células somáticas sea permanente, las células que reciben el alelo normal deben ser las que se multiplican durante toda la vida del paciente. Las células de la médula ósea, que incluyen a las células madre que originan todas las células sanguíneas y el sistema inmunitario, son los candidatos principales. En la **figura 20-16** se ilustra un posible procedimiento para llevar a cabo la terapia génica en un individuo, cuyas células de la médula ósea no producen



▲ Fig. 20-16. Terapia génica que emplea un vector retroviral. En este procedimiento se utiliza un retrovirus que se ha modificado para no producir daño al individuo; se aprovecha la capacidad del retrovirus de insertar un transcrito de DNA de su genoma de RNA en el DNA cromosómico de la célula huésped (fig. 18-10). Si se expresa el gen extraño transportado por el vector retroviral, la célula y sus descendientes van a albergar el producto del gen y el paciente podría curarse. Las células que se reproducen durante toda la vida, como, por ejemplo, las de la médula ósea, son los candidatos ideales para la terapia génica.

403

una enzima vital debido a la presencia de un solo gen defectuoso. Esta clase de defecto produce un tipo de inmunodeficiencia combinada grave (IDCS). Si el tratamiento tiene éxito, las células de la médula ósea del paciente comienzan a produ-

cir la proteína que falta y el paciente se cura.

El procedimiento ilustrado en la figura 20-16 se utilizó en el primer ensayo de terapia génica para la IDCS, que comenzó en 1990. Sin embargo, los resultados clínicos de este estudio, y de otros posteriores realizados durante la década de 1990, no demostraron de manera concluyente la efectividad del tratamiento. En otro ensayo que comenzó en el año 2000 se trataron diez niños pequeños con IDCS con el mismo procedimiento. Nueve de los diez pacientes experimentaron una mejoría significativa y definitiva a los dos años y éste fue el primer éxito indiscutible de la terapia génica. No obstante, dos de los pacientes desarrollaron leucemia, un tipo de cáncer de las células de la sangre, en un período posterior. Los investigadores descubrieron que en ambos casos, el vector retroviral utilizado para transportar el alelo normal hacia las células de la médula ósea se había insertado cerca de un gen comprometido en la proliferación y el desarrollo de las células sanguíneas de la sangre y había producido leucemia. Éste y otros ensayos de terapia génica basada en retrovirus se suspendieron de manera temporal en varios países. Cuando se descubran más detalles sobre el comportamiento de los retrovirus, los investigadores podrán controlar la inserción de los vectores retrovirales en un sitio que permita evitar este tipo de problemas.

La terapia génica también se asocia con muchas otras cuestiones técnicas, como, por ejemplo, ¿cómo se puede controlar la actividad del gen transferido para que las células sinteticen cantidades apropiadas del producto del gen en el momento y en el lugar precisos? ¿Cómo podemos asegurar que la inserción del gen terapéutico no daña otras funciones celulares necesarias? A medida que se conoce más sobre los elementos de control del DNA y las interacciones entre los genes, los investigadores

podrán responder a estas preguntas.

Además de los desafíos técnicos, la terapia génica genera problemas éticos complejos. Algunos críticos sugieren que la manipulación de los genes humanos conducirá de manera inevitable a la práctica de eugenesia, que es un esfuerzo deliberado por controlar la genética de las poblaciones humanas. Otros observadores no consideran que haya una diferencia fundamental entre el trasplante de genes en las células somáticas y

el trasplante de órganos.

El tratamiento de las células de la línea germinal humana con la esperanza de corregir defectos en las generaciones futuras también se asocia con problemas éticos. Este tipo de ingeniería genética se desarrolla en forma sistemática en ratones de laboratorio y, finalmente, se resolverían los problemas técnicos que impiden la aplicación de un tipo de ingeniería genética similar en los seres humanos. ¿En qué circunstancias, si es que existe alguna válida, se debería alterar el genoma de las células germinales o de los embriones humanos? Por un lado, se podría considerar que esta técnica afecta a la evolución. Desde una perspectiva biológica, la eliminación de alelos no deseados de un conjunto de genes podría ser contraproducente. La variación genética es un ingrediente necesario para la supervivencia de las especies, a medida que las condiciones ambientales se modifican. Los genes que se dañan en ciertas condiciones pueden ser beneficiosos en otras (un ejemplo es el del alelo causante de la anemia drepanocítica, que se comentó en el capítulo 14). ¿Estamos dispuestos a arriesgarnos a crear cambios genéticos que podrían ser desfavorables para la especie en el futuro? Será necesario enfrentarse a esta pregunta en breve.

Productos farmacéuticos

En una sección previa de este capítulo se comentó la clonación del DNA y los sistemas de expresión necesarios para producir grandes cantidades de proteínas que de forma natural solo se sintetizan en concentraciones muy bajas. Las células huésped utilizadas por estos sistemas de expresión pueden manipularse con ingeniería genética para que secreten una proteína a medida que se sintetiza y, de esta manera, simplificar la tarea de purificarla por los métodos bioquímicos tradicionales.

Entre los primeros productos farmacéuticos "sintetizados" de este modo se encuentran la insulina humana y la hormona de crecimiento humana (HGH). Hay cerca de 2 millones de personas con diabetes en los Estados Unidos que dependen del tratamiento con insulina para controlar su enfermedad. La hormona de crecimiento humana representó una bendición para los niños nacidos con una forma de enanismo debido a la síntesis de concentraciones inadecuadas de HGH. Otro producto farmacéutico importante producido por ingeniería genética es el activador tisular del plasminógeno (TPA). Si se administra este compuesto poco después de un infarto de miocardio, contribuye a disolver los cóagulos de sangre y reduce el riesgo de que se desarrollen infartos de miocardio subsiguientes.

Los avances más recientes en los productos farmacéuticos consisten en formas realmente originales para luchar contra varias enfermedades que no responden a los tratamientos farmacológicos convencionales. Un procedimiento consiste en el uso de proteínas modificadas mediante ingeniería genética para bloquear o asemejarse a receptores de superficie de las membranas celulares. Un fármaco experimental de este tipo imita a una proteína receptora a la que se une el HIV penetrando en los glóbulos blancos. El HIV se une a las moléculas del fármaco y

no puede penetrar en las células de la sangre.

La tecnología del DNA también puede utilizarse para producir vacunas que estimulan el sistema inmunitario de defensa contra patógenos específicos (véase cap. 43). Las vacunas tradicionales son de dos tipos: de microorganismos inactivados (muertos) y de microorganismos viables pero debilitados (atenuados) que no suelen producir la enfermedad. La mayoría de los patógenos tienen una o varias proteínas específicas en su superficie que desencadenan una respuesta inmunitaria contra el patógeno. Este tipo de proteína producida mediante técnicas de DNA recombinante puede emplearse como vacuna contra el patógeno. También pueden usarse métodos de ingeniería genética para modificar el genoma del patógeno y atenuarlo.

Evidencia forense

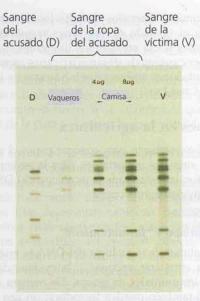
En escenarios donde se producen crímenes violentos pueden quedar fluidos corporales o pequeños fragmentos de tejido en la escena o en las prendas u otras posesiones de la víctima o del asaltante. Si hay una cantidad suficiente de sangre, semen o tejido, los laboratorios forenses pueden determinar el tipo de sangre o de tejido con anticuerpos que detectan proteínas específicas de la superficie celular. Sin embargo, este tipo de pruebas requiere muestras recientes y concentraciones relativamente altas. Además, debido a que muchas personas tienen el mismo tipo de sangre o de tejido, este método solo puede excluir a un sospechoso; no puede proporcionar evidencia suficiente para establecer la culpabilidad.

En cambio, la evaluación del DNA puede identificar al individuo culpable con un alto grado de certeza porque la secuencia de DNA de cada persona es única (excepto en gemelos idénticos). El análisis de RFLP por Southern blot es un método muy útil para detectar similitudes y diferencias en las muestras de DNA y solo requiere cantidades muy escasas de sangre o de otro tejido (alrededor de 1 000 células). Por ejemplo, en un caso de asesinato, este método puede servir para comparar muestras de DNA del sospechoso, la víctima y una pequeña cantidad de sangre hallada en la escena del crimen. El científico forense suele buscar cinco marcadores de RFLP; en otras palabras, solo se analizan unas pocas porciones elegidas del DNA. Sin embargo, incluso este pequeño conjunto de marcadores de una persona puede proporcionar una huella genética o patrón específico de bandas para uso forense porque la probabilidad de que dos personas (que no sean gemelos idénticos) tengan el mismo grupo de marcadores de RFLP es muy baja. La autorradiografía de la figura 20-17 muestra el tipo de evidencia presentada a los jurados en los juicios por asesinato.

Las huellas de DNA también pueden ser útiles para establecer la paternidad. Una comparación entre el DNA de una madre, su hijo y el supuesto padre puede establecer la paternidad de forma concluyente. A veces, la paternidad tiene un interés histórico: las huellas de DNA proporcionaron evidencias definitivas de que Thomas Jefferson o uno de sus parientes masculinos más cercanos fue el padre de, por lo menos, uno de los hijos de su esclava Sally Hemings.

En la actualidad, en lugar de RFLP, se emplean las variaciones en la longitud de determinadas secuencias de bases repetidas como marcadores para obtener las huellas de DNA. Estas secuencias de DNA repetitivas son muy variables y proporcionan una cantidad incluso mayor de marcadores que la RFLP. Por ejemplo, una persona puede tener la unidad ACA repetida 65 veces en un locus genómico, 118 veces en un segundo loci y otras tantas veces en los demás loci, mientras que es probable que otro individuo tenga una cantidad de repeticiones diferente en estos loci. Estos loci genéticos polimorfos suelen denominarse repeticiones simples en tándem (STR). Cuanto mayor sea la cantidad de marcadores que se examinan en una muestra de DNA, más probable es que la huella genética sea única de ese individuo. Por lo general, se utiliza PCR para amplificar STR específicas u otros marcadores antes de la electroforesis. La PCR es útil, en particular, cuando el DNA está dañado o solo se dispone de una cantidad muy escasa. Una muestra de tejido tan pequeña como de 20 células puede ser suficiente para la amplificación con PCR.

¿Cuál es la fiabilidad de la huella genética? En la mayoría de los casos forenses, la probabilidad de hallar dos personas con huellas genéticas idénticas oscila entre 1 en 100 000 y 1 en mil millones. La cifra exacta depende de la cantidad de marcadores comparados y de la frecuencia de aparición de esos marcadores en la población general. Es esencial conocer la frecuencia de los distintos marcadores en los distintos grupos étnicos porque éstas pueden variar de forma considerable entre las diversas etnias y entre un grupo étnico específico y la población general. Gracias a la disponibilidad creciente de datos sobre frecuencia, los científicos forenses pueden realizar cálculos estadísticos muy precisos. Por tanto, pese a que todavía surgen problemas debido a la ausencia de cierta información, errores humanos o falsas evidencias, los expertos legales y los científicos aceptan que las huellas genéticas son evidencias concluyentes. En realidad, el análisis del DNA en mues-



▲ Fig. 20-17. Huellas genéticas de un caso de homicidio. Esta autorradiografía muestra que el DNA hallado en la sangre presente en la ropa del acusado coincide con la huella genética de la víctima pero difiere de la huella genética del acusado. Esto demuestra que la sangre hallada en la ropa del acusado proviene de la víctima y no del mismo individuo. Las tres muestras de DNA se sometieron a Southern blot con sondas radioactivas (fig. 20-10). Las bandas de DNA resultantes después de la electroforesis se expusieron a sondas para diversos marcadores de RFLP sucesivos, con el cuidado de eliminar la sonda previa antes de exponer el material a la siguiente.

tras forenses almacenadas ha proporcionado la evidencia necesaria para resolver muchos "casos congelados" en los últimos años.

Saneamiento ambiental

En la actualidad se emplea en forma creciente la capacidad notable de algunos microorganismos para transformar compuestos químicos y, de esta manera, limpiar el medio ambiente. Los científicos contemporáneos manipulan estas capacidades metabólicas que luego se emplean para tratar algunos problemas del medio ambiente. Por ejemplo, muchas bacterias pueden extraer metales pesados, como, por ejemplo, cobre, plomo y níquel, del ambiente e incorporarlos en compuestos como sulfato de cobre o sulfato de plomo, que pueden reciclarse con facilidad. Los microorganismos modificados por ingeniería genética podrían adquirir importancia tanto para obtener minerales (sobre todo, a medida que las reservas de minerales se acaban) y para eliminar desechos de minería muy tóxicos. Los biotecnólogos también intentan modificar a los microorganismos para que puedan degradar hidrocarburos clorados y otros compuestos nocivos. Estos microorganismos podrían emplearse en plantas de tratamiento de desechos de agua o por los fabricantes, antes de que los compuestos se eliminen hacia el medio ambiente.

Un área de investigación relacionada con ésta es la identificación y la modificación mediante ingeniería de microorganismos capaces de detoxificar desechos tóxicos específicos en derrames tóxicos o en basurales. Por ejemplo, se han desarrollado cadenas bacterianas que pueden degradar algunos de los productos químicos liberados durante los derrames de petróleo. Mediante el traslado de los genes responsables de estas transformaciones hacia organismos diferentes, los bioingenieros pueden ser capaces de desarrollar cepas capaces de sobrevivir a las condiciones ambientales inhóspitas de los desastres y detoxificar los residuos.

Aplicaciones en la agricultura

Los científicos trabajan para conocer mejor el genoma de las plantas y los animales importantes para la agricultura y, desde hace varios años, han empleado la tecnología del DNA para mejorar la productividad agropecuaria.

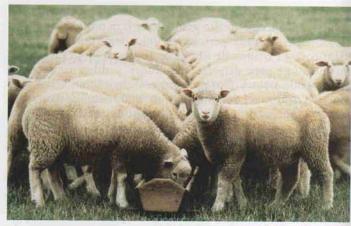
Producción animal y "farmacéuticos"

En la actualidad, la tecnología del DNA se emplea de forma habitual para sintetizar vacunas y hormonas de crecimiento para tratar a los animales de granja. De manera experimental, los científicos también pueden introducir un gen de un animal en el genoma de otro, lo que convierte al segundo animal en **transgénico**. Con este fin, los científicos obtienen óvulos de una hembra y los fertilizan in vitro. Mientras tanto, clonan el gen de interés de otro organismo e inyectan el DNA clonado directamente en el núcleo de los óvulos fertilizados. Algunas de las células integran el DNA extraño, es decir, el transgén, en sus genomas y son capaces de expresar el gen extraño. Los embriones manipulados se implantan en una madre sustituta mediante cirugía. Si se desarrolla un embrión con éxito, el resultado es un animal transgénico que contiene un gen de un tercer "padre", que podría incluso pertenecer a otra especie.

Los objetivos de la creación de un animal transgénico suelen ser los mismos que los de la crianza tradicional; por ejemplo, crear una oveja con mejor calidad de lana, un cerdo con carne más magra o una vaca que se desarrolle en menos tiempo. Por ejemplo, los científicos podrían identificar y clonar un gen que produzca el desarrollo de músculos más grandes (los músculos constituyen la mayor parte de la carne que ingerimos) en una variedad de ganado y transferirlo a otra variedad, o incluso, a una oveja.

Los animales transgénicos también se han manipulado genéticamente para ser "fábricas" farmacéuticas: productores de una gran cantidad de una sustancia biológica que se emplea en medicina y aparece con escasa frecuencia de forma natural. Por ejemplo, se puede insertar un transgén que codifica una proteína humana específica, como una hormona o un factor de coagulación de la sangre, en el genoma de un mamífero de granja, de manera tal que el producto del transgén se secrete a través de la leche del animal (fig. 20-18). Luego, es posible purificar la proteína de la leche generalmente con mayor facilidad que de un cultivo de células. En una etapa reciente, los investigadores han creado pollos transgénicos que expresan grandes cantidades del producto transgénicos en sus huevos. Su éxito sugiere que los pollos transgénicos podrán representar fábricas de fármacos relativamente económicas en un futuro próximo.

Las proteínas humanas producidas por los animales de granja pueden diferir en ciertos sentidos de las proteínas humanas naturales correspondientes. Por tanto, estas proteínas deben evaluarse con cuidado para garántizar que no produzcan reacciones alérgicas u otros efectos adversos en los pacientes que las reciben. Además, la salud y el bienestar de los animales de granja portadores de genes de seres humanos y de otras especies son temas importantes que se deben analizar; la escasa fertilidad o



▲ Fig. 20-18. Animales "farmacéuticos". Estas ovejas transgénicas son portadoras de un gen que codifica una proteína de la sangre humana que se secreta a través de la leche. Esta proteína inhibe a una enzima que contribuye al daño de los pulmones en los pacientes con fibrosis quística y con otras enfermedades respiratorias crónicas. La proteína se purifica con facilidad de la leche de la oveja y en la actualidad se evalúa como tratamiento de la fibrosis quística.

el aumento de la susceptibilidad a las enfermedades son frecuentes.

Ingeniería genética en las plantas

Los científicos especialistas en agricultura han dotado a una gran cantidad de plantas de cultivo con genes que les confieren características deseables, como, por ejemplo, retraso en la maduración y resistencia al daño y a la enfermedad. Es sorprendente que las plantas sean más fáciles de modificar por ingeniería genética que la mayoría de los animales. En muchas especies de plantas, una sola célula tisular cultivada puede originar una planta adulta (fig. 21-5). Por tanto, las manipulaciones genéticas pueden llevarse a cabo sobre una sola célula y esta célula puede usarse para producir un organismo con los rasgos nuevos.

El vector empleado con mayor frecuencia para introducir genes nuevos en células vegetales es un plásmido denominado plásmido Ti, que proviene de la bacteria del suelo Agrobacterium tumefaciens. Este plásmido integra un segmento de su DNA, conocido como T DNA, en el DNA cromosómico de las células de la planta huésped. Para mejorar el vector, los investigadores trabajan con una versión del plásmido que no produce enfermedades, puesto que la versión de tipo salvaje sí lo hace. En la figura 20-19 se ilustra un método que permite usar el plásmido Ti para obtener plantas transgénicas. Los científicos pueden introducir plásmidos Ti recombinantes en las células vegetales mediante electroporación. En forma alternativa, el plásmido recombinante puede volver a insertarse en Agrobacterium; luego las plantas o las células vegetales en cultivo susceptibles son infectadas con las bacterias que contienen el plásmido recombinante.

La ingeniería genética reemplaza con rapidez los programas de cosecha tradicionales, en especial, para agregar rasgos útiles, como, por ejemplo, resistencia contra herbicidas o plagas, que dependen de un gen o de unos pocos genes. Por ejemplo, las plantas modificadas con un gen bacteriano que las hace resistentes a los herbicidas pueden crecer mientras que las malezas se destruyen. Asimismo, el hecho de que se puedan manipular

Figura 20-19

Métado de investigación Uso del plásmido Ti para producir plantas transgénicas

APLICACIÓN

Se pueden transferir genes que confieren rasgos útiles, como, por ejemplo, resistencia contra plagas o herbicidas, retraso de la maduración y aumento del valor nutritivo, desde una variedad o una especie de planta a otra utilizando el plásmido Ti como vector.

TÉCNICA

- Se aisla el plásmido Ti de la bacteria Agrobacterium tumefaciens. El segmento del plásmido que se integra en el genoma de las células huésped se denomina T DNA.
- 2 Se incuban los plásmidos aislados y el DNA extraño que contiene el gen de interés con una enzima de restricción que corta el T DNA por la mitad. Después del apareamiento de bases entre los extremos cohesivos de los plásmidos y los fragmentos de DNA extraño se agrega DNA ligasa. Algunos de los plásmidos recombinantes estables resultantes contienen el gen de interés.
- 3 Se pueden introducir los plásmidos recombinantes en células vegetales en cultivo mediante electroporación o los plásmidos pueden volver a insertarse en Agrobacterium, que luego se aplican en forma de suspensión líquida en las hojas de las plantas susceptibles para infectarlas. Una vez que la célula vegetal absorbió el plásmido, su DNA se integra en el DNA cromosómico de la célula.

RESULTADOS Las células transformadas portadoras del transgén de interés se transforman en plantas que exhiben el rasgo nuevo conferido por el transgén.



Agrobacterium tumefaciens

DNA T

Plásmido

Ti

Sitio donde

restricción realiza el corte

DNA con

estudiado

Plásmido Ti

recombinante

el gen

la enzima de

las plantas mediante ingeniería genética para poder resistir la acción de microorganismos e insectos destructivos redujo la necesidad de utilizar insecticidas químicos.

La ingeniería genética también es muy útil para mejorar el valor nutritivo de las plantas empleadas en agricultura. Por ejem-

plo, los científicos desarrollaron plantas de arroz que producen granos de arroz amarillo con beta-caroteno, que nuestro cuerpo utiliza para sintetizar vitamina A (fig. 38-16). Este arroz "dorado" podría ayudar a evitar la deficiencia de vitamina A en la mitad de la población mundial que depende del arroz como alimento principal. En la actualidad gran cantidad de niños pequeños del sudeste asiático sufre deficiencia de vitamina A, que desencadena alteraciones de la vista y aumenta la susceptibilidad para sufrir enfermedades.

En un giro novedoso, la industria farmacéutica comenzó a desarrollar plantas "farmacéuticas", análogas a los animales "farmacéuticos". Aunque las plantas naturales han sido fuente de alimentación desde hace mucho tiempo, los investigadores actuales crearon plantas que desarrollan proteínas humanas para uso médico y proteínas virales para emplear como vacunas. Varios de estos productos se evalúan en ensayos clínicos, como, por ejemplo, vacunas contra la hepatitis B y un anticuerpo producido en plantas de tabaco transgénicas que interfiere con las bacterias que ocasionan las caries. Se podrían sintetizar grandes cantidades de estas proteínas en forma más económica que en cultivos de células.

Seguridad y cuestiones éticas relacionadas con la tecnología del DNA

Las primeras preocupaciones relacionadas con los riesgos potenciales de la tecnología del DNA recombinante se concentraron en la posibilidad de que se crearan nuevos patógenos peligrosos. ¿Qué pasaría, por ejemplo, si se transfirieran genes de células neoplásicas a bacterias o virus? Para protegerse contra estos microorganismos nocivos, los científicos establecieron un conjunto de pautas que se adoptaron como regla gubernamental formal en los Estados Unidos y en algunos otros países. Una medida de seguridad consiste en crear procedimientos de laboratorio estrictos para proteger a los investigadores de la infección por los microorganismos manipulados y para evitar que los microorganismos salgan del laboratorio de manera accidental. Además, en las cepas de microorganismos empleadas en los experimentos de DNA recombinante se generan anomalías genéticas para que las cepas no puedan sobrevivir fuera del laboratorio. Por último, se prohibieron algunos experimentos claramente peligrosos.

En la actualidad, la mayor parte de la preocupación pública no se encuentra en los microorganismos recombinantes sino en los **organismos genéticamente modificados (OGM)** empleados como alimentos. En el lenguaje común, un OGM es un organismo que ha adquirido uno o más genes de la misma especie o de otras mediante métodos artificiales. Por ejemplo, el salmón se ha modificado a través del agregado de un gen de la hormona de crecimiento del salmón más activa. Sin embargo, la mayoría de los OGM que contribuyen a nuestra alimentación no son animales, sino plantas de cultivo.

Algunos países han sido cautelosos en relación con la revolución de los OGM y se han preocupado, sobre todo, por la seguridad de estos alimentos y las posibles consecuencias ambientales del cultivo de plantas con modificaciones genéticas. Por ejemplo, en 1999, la Unión Europea suspendió la introducción de los nuevos cultivos genéticamente modificados hasta que se desarrollara una nueva legislación. A comienzos de 2000, las negociaciones entre 130 países (entre ellos, los Estados Unidos) desarrollaron un Protocolo de Bioseguridad que obliga a los exportadores a identificar los OGM en los envíos y permite que los países importadores decidan si estos alimentos producen riesgos ambientales o para la salud.

Los defensores de un abordaje cauteloso con respecto a los cultivos genéticamente modificados temen que las plantas transgénicas puedan transmitir sus genes nuevos a especies relacionadas en áreas salvajes cercanas. Por ejemplo, se sabe que el césped y los pastos de cultivo intercambian genes con especies salvajes relacionadas a través del polen. Si las plantas de cultivo portadoras de genes que confieren resistencia contra herbicidas, enfermedades o plagas de insectos envían su polen hacia especies salvajes, la descendencia podría convertirse en "supermalezas" difíciles de controlar. Otro riesgo posible, sugerido por un estudio realizado en un laboratorio, es que un transgén que codifica una proteína pesticida podría causar la producción de polen tóxico para las mariposas. Sin embargo, los científicos del Agricultural Research Service (Servicio de Investigación en Agricultura) realizaron un estudio durante dos años y llegaron a la conclusión de que las mariposas tenían escasas probabilidades de exponerse a niveles tóxicos de polen.

En relación con los riesgos de los alimentos genéticamente modificados para la salud humana, algunas personas temen que los productos proteicos de los transgenes puedan producir reacciones alérgicas. Aunque hay algunas evidencias compatibles con este hecho, los defensores de estos productos afirman que las proteínas deben evaluarse para determinar su capacidad de

desencadenar reacciones alérgicas.

En la actualidad, los gobiernos y las agencias reguladoras de todo el mundo intentan determinar la forma de facilitar el empleo de la biotecnología en la agricultura, la industria y la medicina y, a su vez, garantizar que los nuevos productos y procedimientos sean seguros. En los Estados Unidos, varias agencias reguladoras, como, por ejemplo, la Food and Drug Administration (Administración de Alimentos y Fármacos), la Enviromental Protection Agency (Agencia de Protección 'Ambiental), los National Institutes of Health (Institutos Nacionales de la Salud)

y el Departamento de Agricultura evalúan estas aplicaciones de la biotecnología. Estas agencias sufren muchas presiones de algunos grupos de consumidores. Mientras tanto, las mismas agencias y el público deben considerar las consecuencias éticas de la biotecnología.

A modo de ejemplo, cuando se completó el mapa del genoma humano, surgieron cuestiones éticas significativas. ¿Quién tiene derecho para examinar los genes de otra persona? ¿Cómo debe usarse esa información? ¿Debe emplearse el genoma de una persona para determinar si es apta para un trabajo o un seguro? Es probable que las consideraciones éticas y las preocupaciones relacionadas con los posibles riesgos ambientales y de la salud enlentezcan algunas de las aplicaciones de la biotecnología. Siempre existe el peligro de que demasiada legislación impida el desarrollo de la investigación básica y de sus beneficios potenciales. No obstante, el poder de la tecnología del DNA y de la ingeniería genética—nuestra capacidad de alterar las especies que evolucionaron desde hace miles de años en forma significativa y rápida— exige que procedamos con humildad y precaución.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cuál es la ventaja de usar células madre en terapia génica?
- Enumere por lo menos tres propiedades diferentes que han adquirido las plantas de cultivo a través de la ingeniería genética.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 20

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 20-1

La clonación del DNA permite la producción de múltiples copias de un gen específico o de un fragmento de DNA

- Clonación del DNA y sus aplicaciones: presentación preliminar (pp. 385-386). La clonación del DNA y otras técnicas denominadas de forma colectiva tecnología del DNA pueden emplearse para manipular y analizar el DNA y, de esta manera, producir productos y organismos nuevos y beneficiosos.
- ▶ Utilización de las enzimas de restricción para producir DNA recombinante (p. 386). Las enzimas de restricción bacterianas cortan moléculas de DNA dentro de secuencias de nucleótidos cortas específicas para obtener un conjunto de fragmentos de DNA de doble cadena con extremos cohesivos de cadena única. Los extremos cohesivos en los fragmentos provenientes de una fuente de DNA pueden aparearse con los extremos cohesivos complementarios de moléculas de DNA diferentes; la unión defi-

nitiva de los fragmentos de pares de bases por medio de la acción de la DNA ligasa produce moléculas de DNA recombinante.

- Clonación de un gen eucarionte en un plásmido bacteriano (pp. 386-388). Un plásmido recombinante se crea por medio de la inserción de fragmentos de restricción a partir de DNA que contiene el gen de interés en cuestión en un vector plásmido cortado y abierto por la misma enzima. La clonación de genes se logra cuando el plásmido recombinante se introduce en una célula bacteriana huésped y los genes extraños se replican junto con el cromosoma bacteriano cuando se reproduce la célula huésped. Un clon de células portadoras de un gen puede identificarse con una sonda de ácidos nucleicos marcada con material radioactivo que posee una secuencia complementaria con la del gen.
- Almacenamiento de genes clonados en genotecas de DNA (pp. 388-390). Una genoteca genómica es una acumulación de clones de vectores recombinantes producidos por medio de la clonación de fragmentos de DNA pertenecientes a un genoma completo. Una genoteca de cDNA (DNA complementario) se construye por medio de la clonación de DNA in vitro mediante la transcripción inversa de todo el mRNA producido por un tipo específico de célula.

- Clonación y expresión de los genes eucariontes (pp. 390-391). Hay varias dificultades técnicas que pueden impedir la expresión de los genes eucariontes clonados en las células bacterianas huésped. El uso de células eucariontes en cultivo como células huésped y de cromosomas artificiales de levadura (YAC) como vectores contribuye a evitar estos problemas.
- Amplificación del DNA in vitro: reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (pp. 391-392). La PCR puede producir muchas copias de un segmento específico de DNA por medio del empleo de cebadores que engloban la secuencia deseada y una DNA polimerasa resistente al calor.

Concepto 20-2

El análisis de los fragmentos de restricción detecta diferencias en el DNA que afectan a los sitios de restricción

- ▶ Electroforesis en gel y Southern blot (pp. 392-394). Los fragmentos de restricción del DNA con diferentes longitudes pueden separarse mediante electroforesis en gel. Los fragmentos específicos pueden identificarse por medio de Southern blot con sondas marcadas que se unen con el DNA inmovilizado en un "punto" ("blot") del gel.
- Diferencias en la longitud de los fragmentos de restricción como marcadores genéticos (p. 394). Los polimorfismos en la longitud de fragmentos de restricción (RFLP) son diferencias en las secuencias de DNA en cromosomas homólogos que determinan la creación de fragmentos de restricción de distintas longitudes evidenciables mediante Southern blot. Los miles de RFLP presentes en el DNA eucarionte pueden servir como marcadores genéticos.

Concepto 20-3

Se pueden mapear genomas completos a nivel del DNA

- Mapeo genético (de ligamiento): ordenamiento relativo de los marcadores (p. 396). Es posible determinar el orden de los genes y de otros marcadores hereditarios en el genoma y las distancias relativas entre ellos a partir de sus frecuencias de recombinación.
- Mapeo físico: ordenamiento de los fragmentos de DNA (p. 396). Un mapa físico se construye por medio del corte de una molécula de DNA en muchos fragmentos cortos y su ordenamiento de acuerdo con la identificación de los fragmentos superpuestos. Un mapa físico permite establecer la distancia real en pares de bases entre los marcadores.
- Secuenciación del DNA (pp. 396-398). Fragmentos de DNA relativamente cortos pueden secuenciarse por medio del método de terminación de la cadena o didesoxi, que es factible en máquinas de secuenciación automáticas.

Concepto 204

Las secuencias genómicas proporcionan claves para responder a preguntas biológicas importantes

- ▶ Identificación de los genes que codifican proteínas en las secuencias de DNA (pp. 399-400). El análisis computarizado de las secuencias genómicas ayuda a los investigadores a identificar las secuencias que pueden codificar proteínas. Los cálculos actuales indican que el genoma humano contiene alrededor de 25 000 genes, pero la cantidad de proteínas humanas es mucho mayor. La comparación de las secuencias de los genes "nuevos" con las de los genes conocidos en otras especies puede ayudar a identificar genes todavía desconocidos.
- Determinación de la función génica (p. 400). Cuando se desconoce la función de un gen, su inactivación experimental y la obser-

- vación de los efectos fenotípicos resultantes pueden proporcionar claves con respecto a su función.
- ➤ Estudio de la expresión de grupos de genes que interactúan entre si (p. 400). Los ensayos de micromatrices de DNA permiten que los investigadores comparen patrones de expresión de los genes en diversos tejidos, en distintos tiempos o bajo condiciones diferentes.
- Comparación de los genomas de diferentes especies (pp. 400-402). Los estudios comparativos de los genomas de especies relacionadas y muy diferentes proporcionan información muy útil en muchos campos de la biología.
- Futuro de la genómica (p. 402). La genómica es el estudio sistemático de genomas completos; la proteómica es el estudio sistemático de todas las proteínas codificadas por un genoma. Los polimorfismos de un único nucleótido (SNP) proporcionan marcadores útiles para evaluar las variaciones genéticas humanas.

Concepto 20-5

Las aplicaciones prácticas de la tecnología del DNA afectan a nuestras vidas de muchas maneras

- Aplicaciones médicas (pp. 402-404). La tecnología del DNA se emplea cada vez más para el diagnóstico de enfermedades genéticas y de otros tipos y podría mejorar el tratamiento de ciertos trastornos genéticos o incluso permitir su curación definitiva.
- Productos farmacéuticos (p. 404). La tecnología del DNA posibilita la producción a gran escala de hormonas humanas y otras proteínas con fines terapéuticos como, por ejemplo, vacunas más seguras.
- Evidencia forense (pp. 404-405). Las huellas genéticas obtenidas por análisis de tejidos o líquidos corporales que se encuentran en la escena de un crimen pueden proporcionar evidencia definitiva para establecer la culpabilidad o no de un sospechoso. Estas huellas genéticas también son útiles para establecer la paternidad.
- Saneamiento ambiental (pp. 404-405). La ingeniería genética puede emplearse para modificar el metabolismo de los microorganismos de manera que puedan usarse para extraer minerales del ambiente o para degradar varios tipos de materiales de desecho potencialmente tóxicos.
- Aplicaciones en la agricultura (pp. 406-407). El objetivo de desarrollar plantas y animales transgénicos es mejorar la productividad de la agricultura y la calidad de los alimentos.
- ➤ Seguridad y cuestiones éticas relacionadas con la tecnología del DNA (pp. 407-408). Los beneficios potenciales de la ingeniería genética deben compararse de manera cuidadosa con los riesgos potenciales de la creación de productos o del desarrollo de procedimientos peligrosos para los seres humanos o el ambiente.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- ¿Cuáles de las siguientes herramientas de la tecnología del DNA recombinante están apareadas en forma incorrecta con su uso?
 - a. Enzima de restricción: producción de RFLP
 - b. DNA ligasa: enzima que corta el DNA y crea los extremos cohesivos de los fragmentos de restricción
 - c. DNA polimerasa: se usa en la reacción en cadena de la polimerasa para amplificar secciones del DNA
 - d. Transcriptasa inversa: producción de cDNA a partir de mRNA
 - e. Electroforesis: separación de fragmentos de DNA

- 2. ¿Cuáles de las siguientes afirmaciones *no* sería verdadera sobre el cDNA producido a partir de tejido cerebral humano?
 - a. Se podría amplificar por medio de reacción en cadena de la polimerasa
 - b. Se podría emplear para producir una genoteca genómica completa.
 - c. Se produce a partir de mRNA con transcriptasa inversa.
 - d. Se podría usar como sonda para localizar genes expresados en el
 - e. Carece de intrones de genes humanos y en consecuencia es probable que pueda introducirse en vectores fagos.
- Las plantas se manipulan con mayor facilidad mediante ingeniería genética que los animales porque:
 - a. Los genes de las plantas no tienen intrones.
 - b. Hay más vectores para transferir DNA recombinante en las células vegetales.
 - c. Una célula vegetal somática puede originar una planta completa.
 - d. Los genes pueden insertarse en las células vegetales mediante microinyección.
 - e. Las células de las plantas tienen núcleos más grandes.
- 4. Un paleontólogo recuperó un fragmento de tejido de piel de un dodo (especie de ave) extinguidos, preservado durante 400 años. El investigador querría comparar el DNA de la muestra con el de aves vivas, ¿Cuáles de las siguientes herramientas serían útiles para aumentar la cantidad de DNA del ave disponible para la evaluación?
 - a. Análisis de RFLP.
 - b. Reacción en cadena de la polimerasa (PCR).
 - c. Electroporación.
 - d. Electroforesis en gel.
 - e. Hibridación por Southern blot.
- 5. La expresión de un gen eucarionte clonado en una célula procarionte se asocia con muchas dificultades. El uso de mRNA y de la transcriptasa inversa forma parte de una estrategia para resolver el problema del:
 - a. Procesamiento postranscripcional.
 - b. Electroporación.
 - c. Procesamiento postraduccional.
 - d. Hibridación de ácidos nucleicos.
 - e. Ligadura de fragmentos de restricción.
- 6. La tecnología del DNA se asocia con muchas aplicaciones médicas. ¿Cuáles de las siguientes acciones no se lleva a cabo en forma sistemática en la actualidad?
 - a. Producción de hormonas para tratar la diabetes y el enanismo.
 - b. Producción de subunidades virales para vacunas.
 - c. Introducción de genes sometidos a ingeniería genética en gametos humanos.
 - d. Identificación prenatal de genes asociados con enfermedades genéticas.
 - e. Evaluación genética en busca de portadores de alelos nocivos.
- 7. ¿Cuál de las siguientes especies tiene el genoma más grande y la menor cantidad de genes por millón de pares de bases?
 - a. Haemophilus influenzae (bacteria).
 - b. Saccharomyces cerevisiae (levadura).
 - c. Arabidopsis thaliana (planta).
 - d. Drosophila melanogaster (mosca de la fruta).
 - e. Homo sapiens (ser humano).

- 8. ¿Cuál de las siguientes secuencias de DNA de doble cadena tiene más posibilidades de ser reconocida como sitio de corte por una enzima de restricción?
 - a. AAGG b. AGTC c. GGCC d. ACCA e. AAAA TTCC TCAG CCGG TGGT TTTT
- 9. En los métodos de DNA recombinante el término *vector* puede representar:
 - a. La enzima que corta el DNA en fragmentos de restricción.
 - b. El extremo cohesivo de un fragmento de DNA.
 - c. Un marcador RFLP.
 - d. Un plásmido usado para transferir DNA en una célula viva.
 - e. Una sonda de DNA usada para identificar un gen específico.
- **10.** Cuando se emplea el método *shotgun* para el mapeo genómico los investigadores llevan a cabo:
 - a. Mapeo de ligamiento de cada cromosoma.
 - b. Mapeo físico extenso de cada cromosoma a partir de fragmentos cromosómicos grandes.
 - c. Secuenciación de fragmentos pequeños del DNA y luego ordenamiento de los fragmentos para determinar la secuencia general de nucleótidos.
 - d. ayb.
 - e. a, by c.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Si el empleo de las tecnologías del DNA se disemina, ¿cómo podría modificar la forma en que se produce la evolución en comparación con los mecanismos evolutivos naturales que se han desarrollado durante los últimos 4 mil millones de años?

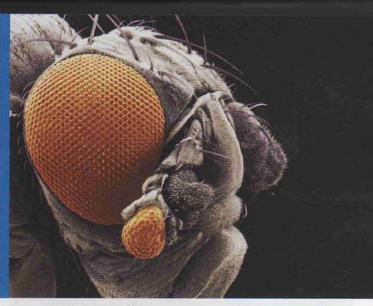
Problemas científicos

Usted espera evaluar un gen que codifica una proteína neurotransmisora en células cerebrales humanas y conoce la secuencia de aminoácidos de la proteína. Explique la forma en que podría a) identificar los genes expresados en un tipo específico de célula cerebral, b) identificar el gen del neurotransmisor, c) producir muchas copias del gen para su evaluación y d) producir una cantidad del neurotransmisor para evaluar su potencial como fármaco.

Ciencia, tecnología y sociedad

¿Puede generarse discriminación basada en la evaluación de genes "peligrosos"? ¿Qué programas sugeriría para evitar estos abusos?

Bases genéticas del desarrollo



▲ Fig. 21-1. Drosophila mutante con un ojo pequeño adicional en su antena.

Conceptos clave

- 21-1 El desarrollo embrionario implica la división celular, la diferenciación celular y la morfogénesis
- 21-2 Los distintos tipos celulares son resultado de la expresión génica diferenciada en células con el mismo DNA
- 21-3 La formación de patrones en los animales y en las plantas se debe a mecanismos genéticos y celulares similares
- 21-4 Los estudios comparativos contribuyen a explicar la manera en que la evolución del desarrollo conduce a la diversidad morfológica

Panorama general

De una sola célula a un organismo multicelular

ste capítulo aplica gran parte de los conocimientos aprendidos sobre moléculas, células y genes a uno de los 🗸 temas más importantes de la biología: la forma en que se desarrolla un organismo multicelular complejo a partir de una sola célula. La utilización del análisis genético y la tecnología del DNA para el estudio del desarrollo ha revolucionado este campo. En una forma bastante similar a la que emplearon con las mutaciones para determinar las vías del metabolismo celular, los investigadores volvieron a basarse en esto para establecer las vías del desarrollo. En un ejemplo sorprendente, varios investigadores suizos demostraron en 1995 que un gen determinado funcionaba como elemento de control principal para desencadenar el desarrollo del ojo en Drosophila (mosca de la fruta). La microfotografía electrónica de barrido que se presenta en la figura 21-1 muestra parte de la cabeza anormal de una

mosca que tiene un pequeño ojo adicional en cada antena. En esta mosca, el gen principal que desencadena el desarrollo del ojo se expresó en sitios corporales anormales y produjo el desarrollo de ojos adicionales. Un gen similar activa el desarrollo del ojo en los ratones y otros mamíferos. De hecho, los biólogos especialistas en desarrollo descubrieron similitudes notables entre los mecanismos que forman los diversos organismos.

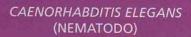
El estudio científico del desarrollo se inició hace casi 130 años, más o menos en la misma época en la que comenzó la genética. Sin embargo, durante varias décadas, las dos disciplinas avanzaron por vías bastante divergentes. Los biólogos especialistas en desarrollo se concentraron en la embriología, que es el estudio de los estadios del desarrollo que determinan que un óvulo fecundado se convierta en un organismo totalmente formado. Estos investigadores estudiaron a los animales que ponen sus huevos en el agua, incluyendo a los invertebrados marinos y vertebrados anfibios de agua dulce, como por ejemplo, las ranas. Por medio del estudio de éstos y de otros animales, así como también de plantas, los biólogos pudieron describir el desarrollo animal (véase cap. 47) y vegetal (véase cap. 35) a

nivel macroscópico y microscópico.

Durante los últimos años, los científicos han aplicado los conceptos y las herramientas de la genética molecular al estudio de la biología del desarrollo, con resultados muy fructiferos. En este capítulo se presentan algunos de los mecanismos básicos que controlan el desarrollo en los animales y las plantas, poniendo énfasis especial en los conceptos basados en los estudios moleculares y genéticos. Después de describir los principales procesos celulares en los que se basa el desarrollo, se comentará la forma en que las células se diferencian entre sí y los factores que establecen el patrón espacial de estos distintos tipos celulares en el embrión. Luego se examinarán con mayor detalle los fundamentos moleculares de los diversos fenómenos específicos a modo de ejemplo de algunos principios generales del desarrollo. Por último, se explicará la manera en que los investigadores pueden conocer mejor la evolución por medio de la comparación de los procesos del desarrollo en distintas especies.

Exploración Organismos modelo para los estudios genéticos sobre el desarrollo

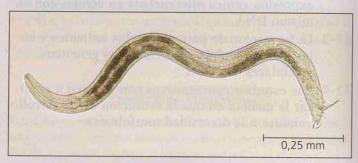
DROSOPHILA MELANOGASTER (MOSCA DE LA FRUTA)





Los investigadores pueden obtener mucha información de la mosca de la fruta Drosophila melanogaster (que a menudo se denomina simplemente Drosophila), uno de los organismos modelo más importantes en la genética del desarrollo. El genetista pionero T. H. Morgan eligió a Drosophila como organismo modelo por primera vez a comienzos del siglo XX y, a partir de entonces, varias generaciones de genetistas la evaluaron de forma exhaustiva. Este organismo es pequeño y fácil de desarrollar en el laboratorio y tiene un tiempo de generación de solo dos semanas. Además produce muchos descendientes y los embriones se desarrollan fuera del cuerpo de la madre; ambos rasgos son beneficiosos para los estudios que evalúan el desarrollo. La secuenciación del genoma de Drosophila se completó en 2000; tiene 180 × 106 pares de bases (180 millones de bases, Mb) y alrededor de 13 700 genes. Aunque el desarrollo temprano de las moscas de la fruta es bastante diferente del de muchos otros animales, al menos desde un punto de vista superficial, la investigación sobre el desarrollo de Drosophila proporcionó un conocimiento profundo sobre los principios básicos del desarrollo de los animales.

El nematodo terrestre Caenorhabditis elegans (o C. elegans) prolifera con facilidad en el laboratorio en placas de petri. Este gusano mide alrededor de 1 mm de longitud, tiene un cuerpo sencillo y transparente con solo unos pocos tipos de células, y se desarrolla a partir de un cigoto para transformarse en un adulto maduro en tres días y medio. El genoma del nematodo tiene una longitud de 97 Mb y contiene alrededor de 19 000 genes. La mayoría de los individuos son hermafroditas y producen tanto óvulos como espermatozoides. Los hermafroditas son adecuados para los estudios genéticos porque las mutaciones recesivas son fáciles de detectar. Si un gusano con el fenotipo de tipo salvaje se autofertiliza y una cuarta parte de su progenie tiene un fenotipo mutante (homocigoto para un alelo recesivo), el padre debe ser heterocigoto para el alelo mutante recesivo. Aun cuando los homocigotos con mutaciones recesivas no se reproduzcan, la mutación puede mantenerse en los heterocigotos. Otra ventaja de C. elegans es que todos los hermafroditas adultos tienen exactamente 959 células somáticas, que se originan a partir del cigoto casi de la misma manera en todos los individuos. Con un microscopio que controló todas las divisiones celulares inmediatamente después de la formación del cigoto los biólogos pudieron reconstruir la estirpe completa de todas las células del cuerpo



Cuando el objetivo principal de la investigación es comprender los principios biológicos generales, el organismo elegido para el estudio se denomina organismo modelo. Los investigadores escogen organismos modelo que les permiten evaluar un tema específico, son representativos de un grupo más grande y crecen con facilidad en el laboratorio. Con el fin de descubrir las conexiones entre los genes y el desarrollo, los biólogos emplean organismos con tiempos de generación relativamente cortos y genomas pequeños, cuyo funcionamiento se conoce bastante bien. Estos tipos de organismos son ideales para el análisis genético. Entre los organismos modelo favoritos en la genética del desarrollo se encuentran la mosca de la fruta Drosophila melanogaster, el nematodo Caenorhabditis elegans, el ratón Mus musculus, el pez cebra Danio rerio, y la planta Arabidopsis thaliana. Antes de proseguir, le sugerimos que lea la información sobre los organismos modelo en la figura 21-2. En este capítulo se comentarán los principios relacionados con el desarrollo establecidos a través del estudio de estos organismos.

Concepto 21-1

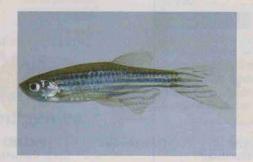
El desarrollo embrionario implica la división celular, la diferenciación celular y la morfogénesis

En el desarrollo embrionario de la mayoría de los organismos, un cigoto unicelular (óvulo fertilizado) origina muchos tipos de células diferentes, cada tipo con una estructura diferente y una función correspondiente. Por ejemplo, un animal tiene células musculares que le permiten moverse y células nerviosas que transmiten señales hacia las células musculares; una planta tiene células mesófilas que desarrollan la fotosíntesis y células de sostén alrededor de los estomas (poros) que regulan el paso de los gases hacia el interior y el exterior de las hojas. Dentro de un



Entre los vertebrados hay dos que son especialmente adecuados para el análisis genético del desarrollo, el ratón y el pez cebra. El ratón Mus musculus tiene una larga historia como mamífero modelo y se sabe bastante acerca de su biología. El genoma del ratón tiene una longitud aproximada de 2 600 Mb con alrededor de 25 000 genes, casi la misma cantidad que el genoma humano. En la actualidad, los investigadores manipulan genes de ratón para producir ratones transgénicos y ratones con "inactivación génica" (knocked out) de genes específicos mediante una mutación. Sin embargo, los ratones tienen un tiempo de generación de alrededor de nueve semanas y sus embriones se desarrollan en el útero materno, es decir ocultos de la vista científica, ambas desventajas para los estudios del desarrollo.

Muchas de las desventajas del ratón como vertebrado modelo están ausentes en el pez cebra Danio rerio. Estos peces pequeños (2-4 cm de longitud) son fáciles de criar en el laboratorio y los embriones transparentes se desarrollan fuera del cuerpo de sus madres. Aunque el tiempo de generación es relativamente largo (entre dos y cuatro meses), el desarrollo temprano se produce de manera rápida: 24 horas después de la fecundación, la mayor parte de los tejidos y los rudimentos de los órganos ya están formados y, a los dos días, un pez pequeño sale del huevo. El genoma del pez cebra (que se calcula de una longitud aproximada de 1700 Mb) todavía está siendo mapeado y secuenciado, pero los investigadores ya han identificado muchos genes comprometidos en el desarrollo de este animal.





Para estudiar la genética molecular del desarrollo de las plantas, los investigadores suelen usar una pequeña planta fanerógama de la familia de las mostazas denominada Arabidopsis thaliana (o solo Arabidopsis). Una de estas plantas puede crecer en un tubo de ensayo y producir miles de plantas hijas después de ocho a diez semanas; como en las plantas de guisante de Mendel, cada flor produce sus propios óvulos y espermatozoides. Para evaluar la función de los genes, los científicos pueden crear plantas de Arabidopsis transgénicas (véase fig. 20-19). En comparación con algunas otras especies de plantas, Arabidopsis tiene un genoma relativamente pequeño, con alrededor de 118 Mb y aproximadamente 25 500 genes.

organismo multicelular, los distintos tipos de células forman tejidos, los tejidos constituyen órganos, los órganos forman sistemas de órganos y los sistemas de órganos se asocian para crear el organismo completo. Por tanto, el proceso de desarrollo embrionario no solo debe originar distintos tipos de células, sino que además debe crear estructuras de mayor nivel dispuestas en una forma tridimensional específica.

Las fotografías de la **figura 21-3** ilustran la gran transformación que sufre un cigoto para convertirse en un organismo. Esta transformación se debe a tres procesos interrelacionados: división celular, diferenciación celular y morfogénesis. Por medio de una sucesión de divisiones celulares mitóticas, el cigoto da origen a una gran cantidad de células. Sin embargo, la división celular solo produciría un gran número de células idénticas, que no se parecerían en nada a un animal o una planta. Durante el desarrollo embrionario, no solo aumenta la cantidad de células, sino que además se produce la **diferenciación celular**, que es el proceso a través del cual las células adquieren una estructura y una

función especializadas. Además, los distintos tipos de células no se distribuyen de forma aleatoria, sino que se organizan en tejidos y órganos. Los procesos físicos que dan forma al organismo constituyen la **morfogénesis**, que significa "creación de la forma".

Los procesos de división y diferenciación celular, y de morfogénesis se pueden producir al mismo tiempo (fig. 21-4). Los acontecimientos morfogéneticos determinan el plan corporal básico en un momento muy temprano del desarrollo embrionario porque establecen, por ejemplo, qué extremo del embrión de animal se convertirá en la cabeza o qué extremo del embrión vegetal se transformará en las raíces. Estos acontecimientos iniciales determinan los ejes corporales del organismo, tal como el eje anteroposterior (cabeza-cola) y el eje dorsoventral (dorsovientre). Los acontecimientos morfogenéticos más tardíos establecen la localización relativa de las estructuras dentro de regiones más pequeñas del embrión, como, por ejemplo, los apéndices en el cuerpo de una mosca, las aletas de un pez o los



(a) Huevos de rana fecundados



(b) Renacuajo que sale de un huevo

▲ Fig. 21-3. Del óvulo fecundado al animal: la diferencia que puede representar una semana. La división y la diferenciación celular, y la morfogénesis tardan solo una semana en transformar cada uno de los óvulos de rana fecundados mostrados en (a) en un renacuajo en eclosión como el que se muestra en (b). Una cubierta gelatinosa protectora rodea los huevos y el renacuajo.

dedos en la extremidad de un vertebrado, y luego dentro de regiones todavía más pequeñas.

La división y la diferenciación celular desempeñan papeles importantes en la morfogénesis de todos los organismos, de la misma manera que la muerte celular programada de ciertas células en el momento oportuno. No obstante, los esquemas generales que rigen la morfogénesis de los animales y las plantas tienen diferencias significativas. Si bien hay muchos mecanismos compartidos, el desarrollo de los animales y las plantas difiere en dos elementos principales:

- ► En los animales, pero no en las plantas, se deben producirse movimientos de las células y los tejidos para que los embriones iniciales adquieran la forma tridimensional, característica del organismo.
- ► En las plantas, pero no en los animales, la morfogénesis y el crecimiento en el tamaño global no se limitan a los períodos embrionario y juvenil, sino que se producen durante toda la vida de la planta.

Las estructuras responsables del crecimiento continuo de la planta y de la formación permanente de órganos nuevos son los

(a) Desarrollo animal. La mayoría de los animales experimentan ciertas variaciones en los estadios de blástula y gástrula. La blástula es una esfera de células que rodea a una cavidad llena de líquido. La gástrula se forma cuando una región de la blástula se invagina y forma un tubo —o sea, un intestino rudimentario—. Una vez que el animal madura, la diferenciación se limita a la sustitución de las células dañadas o perdidas.

Cigoto (óvulo fecundado)

Ocho células

Blástula (corte transversal)

(corte transversal)

Cigoto (corte transversal)

Morfogénesis

Diferenciación celular observable

Hojas seminales

Meristema apical del brote

Cigoto (óvulo fecundado)

Dos células

Embrión dentro de la semilla

Planta

(b) Desarrollo vegetal. En las plantas con semillas se desarrolla un embrión completo dentro de la semilla. La morfogénesis, que abarca la división celular y la expansión de la pared celular en vez del movimiento de células o tejidos se produce durante toda la vida de la planta. Los meristemas apicales (de color púrpura) se forman de manera continua y se desarrollan en los diversos órganos de las plantas a medida que éstas crecen en forma ilimitada.

▲ Fig. 21-4. Algunos estadios clave del desarrollo de los animales y las plantas. La división celular, la morfogénesis y la diferenciación celular forman parte del desarrollo de los animales y de los vegetales. Los acontecimientos moleculares que conducen a la diferenciación celular comienzan en una fase tan temprana como el estadio de dos células, pero no se evidencian diferencias observables hasta mucho más adelante.

meristemas apicales, que son regiones embrionarias perpetuas que están presentes en las puntas de los brotes y las raíces. En condiciones normales, el desarrollo continuo de los animales adultos se limita a la producción de células que deben reemplazarse de forma permanente durante toda la vida del animal. Algunos ejemplos de estas células son las células sanguíneas, las de la piel y las que recubren los intestinos.

Durante la diferenciación y la morfogénesis, las células embrionarias se comportan y funcionan de diferentes maneras, aunque todas provienen de la misma célula: el cigoto. En la siguiente sección se explicará la forma en que se produce este desarrollo.

Evaluación de conceptos

- 1. Como se explicó en el capítulo 12, la mitosis origina dos células hijas con genes idénticos a los de la célula madre. Sin embargo, aunque usted es el producto de muchas divisiones mitóticas, no es solo un conjunto de células idénticas. ¿Por qué?
- 2. ¿Cuáles son las diferencias fundamentales entre las plantas y los animales en relación con sus mecanismos de desarrollo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

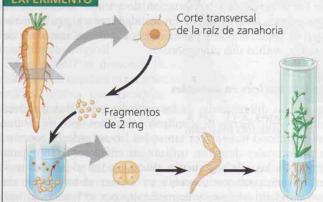
Los distintos tipos celulares son resultado de la expresión génica diferenciada en células con el mismo DNA

En los capítulos anteriores se explicó que las diferencias entre las células de un organismo multicelular se debían casi en su totalidad a divergencias en la expresión génica, no a diferencias en los genomas de las células (hay pocas excepciones, como, por ejemplo, células productoras de anticuerpos; véase figura 43-11). Además se mencionó que estas diferencias se producen durante el desarrollo, a medida que los mecanismos reguladores activan e inactivan los genes específicos. Ahora se analizará parte de la evidencia relacionada con estas afirmaciones.

Evidencia que respalda la equivalencia genómica

Los resultados de muchos experimentos respaldan la conclusión de que casi todas las células de un organismo tienen equivalencia genómica; es decir, todas tienen los mismos genes. ¿Qué pasa con estos genes cuando una célula comienza a diferenciarse? Se puede empezar a definir esta cuestión si se determina si los genes se inactivan de manera irreversible durante la diferenciación. Por ejemplo, ¿una célula epidérmica de un dedo contiene un gen funcional que especifica el color de los ojos o este gen está destruido o inactivado de manera permanente en esta célula?

Figura 21-5 Investigación ¿Una célula vegetal diferenciada, puede desarrollarse hasta convertirse en una planta completa? EXPERIMENTO



Fragmentos cultivados en un medio con nutrientes; la agitación separa las células a dividirse. individuales en el medio líquido.

Las células separadas libres en la suspensión comienzan

La planta embrionaria se desarrolla a partir de una sola célula cultivada

La plantilla se cultiva en un medio con agar. Luego se planta en la tierra

RESULTADOS

Una sola célula somática (no reproductiva) de la zanahoria se desarrolla hasta convertirse en una planta de zanahoria madura. La planta nueva es un duplicado genético (clon) de la planta "madre"



Por lo menos algunas células diferenciadas (somáticas) vegetales son totipotenciales, o sea, capaces de revertir su diferenciación y originar todos los tipos de células de una planta

Totipotencialidad en las plantas

Un enfoque experimental que permite evaluar la equivalencia genómica consiste en determinar si una célula diferenciada puede producir un organismo completo. F. C. Steward y sus alumnos de la Cornell University realizaron experimentos de este tipo durante la década de 1950 en plantas de zanahoria (fig. 21-5), que les permitieron establecer que las células diferenciadas obtenidas de la raíz (la zanahoria) y colocadas en un medio de cultivo podían convertirse en plantas adultas normales, cada una con genes idénticos a los de la planta "madre". Estos resultados revelan que la diferenciación no se asocia necesariamente con cambios irreversibles en el DNA. Por lo menos, en las plantas, las células maduras pueden desdiferenciarse y originar todos los tipos de

células especializadas del organismo maduro. Todas las células con este potencial se denominan totipotenciales.

La utilización de una o varias células somáticas procedentes de un organismo multicelular para crear otro individuo genéticamente idéntico se denomina clonación y cada individuo nuevo formado de esta manera se denomina clon (del griego klon, vástago). En la actualidad la clonación de plantas se emplea de manera extensa en agricultura. En realidad, si en algún momento usted ha generando una planta nueva a partir de una rama de otra planta, realizó una clonación.

Trasplante nuclear en animales

Las células diferenciadas de los animales no suelen dividirse en cultivo y, aún menos desarrollar los distintos tipos de células de un organismo nuevo. Por tanto, los investigadores especialistas en animales debieron utilizar un enfoque distinto para determinar si las células animales diferenciadas podían ser totipotenciales. Su enfoque consistió en extraer el núcleo de un óvulo fecundado o cigoto y reemplazarlo por el núcleo de una célula diferenciada, un método denominado *trasplante nuclear*. Si el núcleo del donante diferenciado conserva toda su capacidad genética completa debe ser capaz de dirigir el desarrollo del óvulo receptor para que se formen todos los tejidos y los órganos apropiados del organismo.

Robert Briggs y Thomas King llevaron a cabo estos experimentos en ranas en la década de 1950 y John Gurdon los amplió en la década de 1980. Estos investigadores trasplantaron un núcleo de una célula embrionaria o de un renacuajo a un óvulo enucleado de la misma especie. A menudo, el núcleo trasplantado fue capaz de mantener el desarrollo normal del huevo para que se convirtiera en un renacuajo (fig. 21-6). Sin embargo, la "potencia" de los núcleos trasplantados para dirigir el desarrollo normal se relacionó de forma inversa con la edad del donante: cuanto mayor era la antigüedad del núcleo de la célula donante, menor era el porcentaje de renacuajos con desarrollo normal.

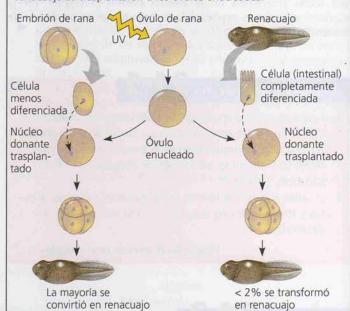
A partir de estos resultados se puede determinar que hay algo en el núcleo que cambia cuando las células animales se diferencian. En las ranas y en la mayoría de los animales, la potencia nuclear tiende a limitarse cada vez más a medida que progresan el desarrollo embrionario y la diferenciación celular. Los investigadores demostraron que aunque la secuencia de bases del DNA no suele modificarse, la estructura de la cromatina se altera de forma específica, que, por lo general, implica modificaciones químicas de las histonas o metilación del DNA (véase cap. 19). Sin embargo, estos cambios en la cromatina, a veces son reversibles y los biólogos coinciden en que los núcleos de las células animales más diferenciadas tienen todos los genes necesarios para constituir todo el organismo. En otras palabras, los distintos tipos de células del cuerpo de un animal tienen estructuras y funciones diferentes no porque contengan otros genes sino porque expresan distintos grupos de genes pertenecientes al mismo genoma.

Clonación reproductiva en los mamíferos. Hay evidencias que indican que todas las células de un organismo tienen el mismo DNA que también provienen de experimentos realizados en mamíferos. Desde hace tiempo, los investigadores son capaces de clonar mamíferos al utilizar núcleos o células procedentes de varios tipos de embriones tempranos. Sin embargo, antes no se sabía si un núcleo de una célula totalmente diferenciada podía "reprogramarse" para que fuera totipotencial. No obstante, en 1997, los investigadores escoceses fueron los protagonistas de los titulares de los periódicos cuando anunciaron el nacimiento de

Figura 21-6

Invertigación ¿El núcleo de una célula animal diferenciada puede dirigir el desarrollo de un organismo?

EXPERIMENTO Los investigadores enuclearon óvulos de rana mediante su exposición a luz ultravioleta, que destruye los núcleos. Los núcleos de las células de los embriones hasta el estadio de renacuajo se trasplantaron a los óvulos enucleados.



La mayor parte de los óvulos receptores se convirtieron en renacuajos cuando los núcleos trasplantados provenían de embriones tempranos, porque sus células son relativamente indiferenciadas. Sin embargo, con los núcleos de las células intestinales totalmente diferenciadas de un renacuajo, menos del 2% de los óvulos se transformaron en renacuajos normales y la mayoría de los embriones murieron en un estadio del desarrollo mucho más temprano.

El núcleo de una célula diferenciada de rana puede desarrollar un renacuajo de forma directa. Sin embargo, su capacidad de hacerlo disminuye a medida que la célula donante se diferencia más, probablemente debido a cambios en el núcleo.

Dolly, un cordero clonado a partir de una oveja adulta por medio del trasplante nuclear a partir de una célula diferenciada (fig. 21-7). Estos investigadores lograron la desdiferenciación necesaria de los núcleos donantes por medio del cultivo de células de mamífero en un medio deficiente en nutrientes. Luego, los investigadores fusionaron estas células con óvulos de oveja cuyos núcleos se habían extraído con anterioridad. Las células diploides resultantes se dividieron formando embriones tempranos que se implantaron en madres sustitutas. Uno de los varios centenares de embriones implantados completó su desarrollo normal con éxito y nació Dolly.

Los análisis posteriores demostraron que el DNA cromosómico de Dolly era idéntico al del núcleo donante (su DNA mitocondrial provenía del donante del óvulo, como se esperaba). En el 2003, a los 6 años, Dolly sufrió complicaciones secundarias por una enfermedad pulmonar que suele observarse en ovejas

Figura 21-7

Metodo de investigación Clonación reproductiva de un mamífero por medio de trasplante nuclear

APLICACIÓN Este método se usa para producir animales clonados, cuyos genes nucleares son idénticos a los del animal donante que aporta el núcleo.

TÉCNICA

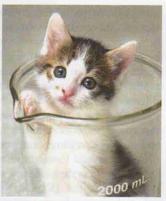
En la figura se ilustra el procedimiento empleado para producir a Dolly, el primer caso comunicado de un mamífero clonado con el núcleo de una célula diferenciada.



El animal clonado tiene el mismo aspecto y la misma composición genética que el animal donante que aportó el núcleo, pero es diferente del donante del óvulo y de la madre sustituta.

mucho mayores, por lo que se decidió aplicarle la eutanasia. Su muerte prematura y su condición artrítica condujeron a especular que sus células eran "mayores" que las de una oveja normal, lo que posiblemente refleja una reprogramación incompleta del núcleo trasplantado original.

Desde 1997 se demostró la clonación en muchos otros mamíferos, como, por ejemplo, ratones, gatos, vacas, caballos y cerdos. En la mayor parte de los casos, el objetivo del experimento era producir indivi-



▲ Fig. 21-8. Copy Cat, el primer gato clonado.

duos nuevos, lo que se conoce como clonación reproductiva. Con anterioridad comentamos varios datos obtenidos a partir de estos experimentos. Por ejemplo, los animales clonados de la misma especie no siempre tienen el mismo aspecto o se comportan de la misma manera. En una manada de vacas clonadas, a partir de la misma línea celular, algunas vacas fueron dominantes y otras más sumisas. Otro ejemplo es el primer gato clonado, denominado Copy Cat ("gato copiado") (fig. 21-8). Se trata de una gata que tenía un pelaje de varios colores ("calicó") igual al de su única madre pero con un color y un patrón distintos debido a la inactivación al azar del cromosoma X, que es un acontecimiento normal durante el desarrollo embrionario (véase fig. 15-10). Es evidente que las influencias ambientales y algunos fenómenos aleatorios pueden desempeñar papeles significativos durante el desarrollo.

La clonación exitosa de varios mamíferos ha generado especulaciones relacionadas con la clonación de seres humanos. A comienzos de 2004, algunos investigadores de Corea del Sur informaron la realización satisfactoria del primer paso en la clonación reproductiva de seres humanos. En este estudio se trasplantaron núcleos de células humanas diferenciadas a óvulos no fertilizados cuyos núcleos habían sido eliminados. Se estimuló la división de estos óvulos y algunos alcanzaron el estadio de blastocisto, que es un estadio embrionario temprano similar al de blástula, que se muestra en la figura 21-4. Aunque no se permitió que los embriones se desarrollaran más allá de este estadio, el estudio de estos investigadores avanzó un paso hacia la posibilidad de la clonación reproductiva de seres humanos, lo que plantea temas éticos sin precedentes. Sin embargo, los problemas asociados con el proceso de clonación nos proporcionan un poco más de tiempo para pensar.

Problemas asociados con la clonación animal. En la mayor parte de los estudios de trasplante nuclear realizados hasta ahora, solo un pequeño porcentaje de los embriones clonados se desarrolla con normalidad hasta el nacimiento. Al igual que Dolly, muchos animales clonados tienen varios defectos. Por ejemplo, los ratones clonados revelan una tendencia especial a desarrollar obesidad, neumonía, insuficiencia hepática y muerte prematura. Los científicos creen que incluso los animales clonados que parecen normales probablemente tienen defectos sutiles.

En los últimos años se comenzaron a analizar las razones que determinan la baja eficiencia de la clonación y la elevada incidencia de anomalías. En los núcleos de las células totalmente diferenciadas hay un pequeño conjunto de genes que se activa y la expresión del resto se reprime. Esta regulación suele ser el

resultado de cambios epigenéticos en la cromatina, como, por ejemplo, la acetilación de las histonas o la metilación del DNA (véase fig. 19-4). Muchos de estos cambios deben invertirse en el núcleo del animal donante para que se expresen o repriman los genes apropiados en estadios tempranos del desarrollo. Los investigadores descubrieron que, al igual que el DNA de las células diferenciadas, el DNA de las células de los embriones clonados solía tener más grupos metilo que el de células equivalentes de embriones no clonados de las mismas especies. Este hallazgo indicó que la reprogramación de los núcleos donantes no siempre es completa. Como la metilación del DNA contribuye a regular la expresión de los genes, los grupos metilo ubicados en sitios inapropiados del DNA del núcleo donante podrían interferir sobre el patrón de expresión génica necesario para el desarrollo normal del embrión.

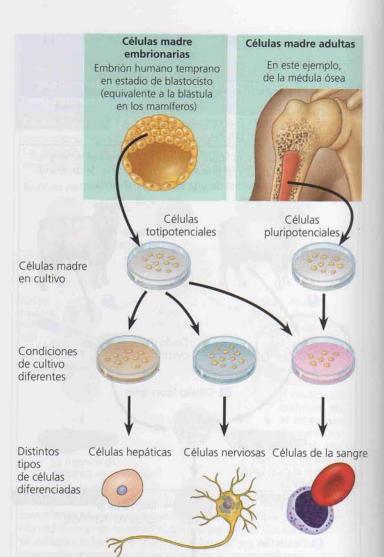
Células madre de los animales

El estudio de un grupo de células denominadas células madre respaldó de forma adicional la idea de que las células se diferenciaban a través de la expresión de grupos distintos de genes presentes en genomas idénticos. Una célula madre es una célula relativamente no especializada que puede tanto reproducirse en forma indefinida como, en condiciones apropiadas, diferenciarse en células especializadas de a uno o varios tipos. Por tanto, las células madre tienen la capacidad de reabastecer a su propia población de células y de producir células que experimenten diversas vías de diferenciación.

Los embriones tempranos de muchos animales tienen células madre totipotenciales que pueden originar células diferenciadas de todas las clases. Las células madre pueden aislarse de embriones temprenos, en el estadio de blástula, o en su equivalente humano, el estadio de blastocisto (fig. 21-9). En cultivo, estas células madre embrionarias se reproducen de forma indefinida y, de acuerdo con las condiciones del cultivo, pueden diferenciarse para convertirse en células especializadas, incluso en óvulos y espermatozoides.

El cuerpo adulto también posee células madre que sirven para reemplazar a las células especializadas que no se reproducen cuando es necesario. A diferencia de las células madre embrionarias totipotenciales, las células madre adultas se consideran pluripotenciales porque son capaces de originar muchos tipos celulares pero no todos. Por ejemplo, las células madre de la médula ósea pueden dar origen a todos los tipos de células sanguíneas (véase fig. 21-9) y las que se encuentran en la pared del intestino regeneran las diversas células que forman la pared intestinal. Para sorpresa de muchos investigadores, recientemente hemos descubierto que el cerebro adulto contiene células madre que siguen produciendo algunas clases de células nerviosas. Aunque los animales adultos solo tienen pequeñas cantidades de células madre, los científicos intentan aprender a identificar y aislar estas células de diversos tejidos y, en ciertos casos, a cultivarlas. Ampliando esta investigación, los científicos pudieron descubrir que con las condiciones de cultivo adecuadas (por ejemplo, agregando factores de crecimiento específicos), las células madre cultivadas provenientes de animales adultos pueden diferenciarse en varios tipos de células especializadas.

La experimentación con células madre embrionarias o adultas proporciona información muy útil sobre la diferenciación y aporta aplicaciones médicas potenciales. El objetivo final es obtener células para reparar órganos lesionados o enfermos: por ejemplo, células pancreáticas productoras de insulina para pacientes con diabetes o ciertas clases de células cerebrales para pacientes con la enfermedad de Parkinson o de Huntington. En la actualidad, las



▲ Fig. 21-9. Experimentación con células madre. Las células madre animales, que pueden aislarse de embriones tempranos o de tejidos adultos y cultivarse, son células relativamente indiferenciadas que se autoperpetúan. Las células madre embrionarias son más fáciles de cultivar que las células madre adultas y, en teoría, pueden originar todos los tipos celulares. El espectro de tipos celulares que pueden formarse a partir de las células madre adultas todavía no se conoce totalmente.

células madre embrionarias son más prometedoras que las adultas para este tipo de aplicaciones, pero, como las células provienen de embriones humanos, su utilización plantea cuestionamientos éticos y políticos.

Hoy las células madre embrionarias se obtienen de embriones donados por mujeres sometidas a tratamientos de infertilidad o de cultivos de células durante períodos prolongados que se establecieron de forma original a partir de células aisladas de embriones donados. Con la reciente clonación de embriones humanos hasta el estadio de blastocisto, los científicos podrían usar estos clones como fuente de células madre embrionarias en el futuro. Cuando el objetivo principal de la clonación es producir células madre embrionarias para tratar enfermedades, el proceso se denomina clonación terapéutica. Aunque la mayoría de las personas creen que la clonación reproductiva de seres humanos no es ética, hay opiniones encontradas en torno a la naturaleza moral de la clonación terapéutica. Algunos consideran que está mal

crear embriones que serán destruidos, mientras que otros, en palabras del investigador que creó a Dolly, creen que "la clonación puede conseguir beneficios tan grandes que sería inmoral no llevarla a cabo".

Las evidencias que comentamos demuestran que casi todas las células de una planta o un animal contienen el mismo conjunto de genes. A continuación se explicarán los procesos principales que originan los distintos tipos celulares; esto es, la base molecular de la diferenciación celular.

Regulación transcripcional de la expresión génica durante el desarrollo

A medida que los tejidos y los órganos de un embrión adquieren su forma, las células se diferencian de forma evidente tanto en su estructura como con su función. Estos cambios visibles en realidad son el resultado de la historia del desarrollo de una célula que se remonta a las primeras divisiones mitóticas del cigoto. Sin embargo, los cambios más tempranos que determinan que una célula avance a través de una vía de especialización determinada son sutiles y solo se manifiestan a nivel molecular. Antes de que los biólogos conocieran mucho acerca de las modificaciones moleculares que se producen en los embriones, se había acuñado el término determinación para describir los acontecimientos que conducían a la diferenciación evidente de una célula. Al final de este proceso, una célula embrionaria está comprometida de manera irreversible a alcanzar su destino final y se dice que está determinada. Si una célula comprometida se coloca de manera experimental en otro sitio del embrión, continuará diferenciandose en el tipo celular para el que estaba destinada.

En la actualidad, la determinación se entiende en términos de cambios moleculares. El resultado de la determinación —diferenciación celular observable— depende de la expresión de genes para proteínas específicas del tejido. Estas proteínas solo se encuentran en un tipo determinado de célula y proporcionan a la célula su estructura y su función características. La primera evidencia de diferenciación es la aparición del mRNA correspondiente a estas proteínas. Eventualmente, esta diferenciación se evidencia con un microscopio en forma de cambios en la estructura celular. En la mayor parte de los casos, el patrón de expresión de los genes de una célula diferenciada se controla a nivel de la transcripción.

Las células diferenciadas son especialistas en la síntesis de proteínas específicas del tejido. Por ejemplo, como resultado de la regulación transcripcional, las células hepáticas se especializan en la producción de albúmina y las células del cristalino en la síntesis de cristalinas (véase fig. 19-7). En realidad, las células del cristalino dedican el 80% de su capacidad de síntesis de proteínas a producir proteínas del cristalino, lo que permite que esta estructura transmita y enfoque la luz. Las células musculares esqueléticas son otro ejemplo. Las "células" del músculo esquelético son fibras largas que tienen muchos núcleos dentro de una sola membrana plasmática. Poseen concentraciones elevadas de tipos musculares específicos de las proteínas contráctiles miosina y actina, además de proteínas receptoras de membrana que detectan las señales de las células nerviosas.

Las células musculares se desarrollan a partir de células precursoras embrionarias que tienen el potencial para transformarse en varios tipos alternativos de células, como, por ejemplo, células cartilaginosas o células adiposas, pero las condiciones específicas del medio las comprometen a transformarse en células musculares. Aunque las células comprometidas parecen no haber sufrido cambios en el examen microscópico, se ha producido la determinación y las células se convirtieron en *mioblastos*. Finalmente, los mioblastos empiezan a sintetizar grandes cantidades de proteínas específicas del músculo y se fusionan para formar células musculares esqueléticas multinucleadas en forma de huso maduras (**fig. 21-10**, izquierda).

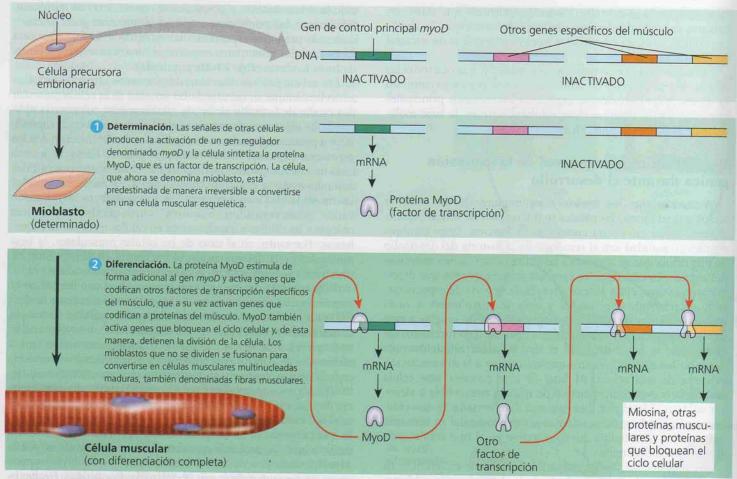
Los investigadores dilucidaron los sucesos que se desarrollan a nivel molecular durante la determinación de la célula muscular por medio de la proliferación de mioblastos en cultivo y la aplicación de algunas de las técnicas que comentamos en el capítulo 20. En primer lugar, se creó una genoteca de cDNA con todos los genes que expresan los mioblastos en cultivo. Luego se insertó cada uno de los genes clonados en una célula precursora embrionaria distinta y se evaluó su diferenciación en mioblastos y células musculares. De esta manera, los investigadores identificaron varíos "genes reguladores maestros", cuyos productos proteicos obligan a las células a transformarse en células musculares esqueléticas. Por tanto, en el caso de las células musculares, la base molecular de la determinación se encuentra en la expresión de uno o varios de estos genes reguladores principales.

Para comprender mejor la forma en que se produce el compromiso en la diferenciación de las células musculares se describirá de forma más detallada el gen regulador principal denominado myoD (véase fig. 21-10, derecha). Este gen codifica la proteína MyoD, un factor de transcripción que se une a elementos de control específicos en los amplificadores (enhancer) de varios genes diana y estimula su expresión (véase fig. 19-6). Algunos genes diana para la myoD codifican otros factores de transcripción específicos del músculo. La proteína MyoD también estimula la expresión del gen myoD propiamente dicho, lo que perpetúa su efecto para mantener el estado diferenciado de la célula. Es probable que todos los genes activados por la MyoD tengan potenciadores reconocidos por la MyoD y, por tanto, se controlen de forma coordinada. Por último, los factores de transcripción secundarios activan genes que codifican proteínas, como, por ejemplo, la miosina y la actina, que confieren las propiedades únicas de las células musculares esque-

La proteína MyoD es muy poderosa. Los investigadores la utilizaron para cambiar algunos tipos de células no musculares con diferenciación completa, como, por ejemplo, células adiposas y hepáticas, y convertirlas en células musculares. ¿Por qué este mecanismo no funciona en todas las células? Una explicación probable es que la activación de los genes específicos del músculo no solo depender de la proteína MyoD, sino que además requiere una combinación específica de proteínas reguladoras, algunas de las cuales no aparecen en las células que no responden a MyoD. La determinación y la diferenciación de otros tipos de tejidos podrían funcionar de manera similar.

Determinantes citoplasmáticos y señales intercelulares en la diferenciación celular

La explicación de la función del gen *myoD* en la diferenciación de la célula muscular está bastante alejada de la explicación del desarrollo de un organismo. La teoría del *myoD* lleva de inmediato a que los investigadores se pregunten qué desencadena la expresión de *ese* gen y luego una serie de preguntas similares que vuelven a concentrar la atención en el cigoto. ¿Qué produce las *primeras* diferencias entre las células de un embrión temprano? ¿Y qué controla la morfogénesis y la diferenciación de todos los tipos celulares diferentes a medida que avanza el desarrollo? Como se vio en el caso de las células musculares, esta cuestión deriva la atención hacia los genes que se transcriben en



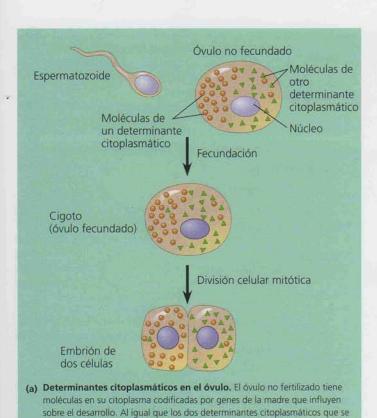
▲ Fig. 21-10. Determinación y diferenciación de las células musculares. Esta figura ilustra una versión simplificada de la manera en que se forman las células musculares esqueléticas a partir de células embrionarias. Estas células precursoras se asemejan a fibroblastos (véase la fotografía de la figura 12-15).

las células de un organismo en vías de desarrollo. Hay dos fuentes de información, empleadas en diversos grados en distintas especies, y que le "dicen" a una célula los genes que debe expresar en un momento determinado durante el desarrollo embrionario.

Una fuente de información importante en un momento temprano del desarrollo procede del citoplasma del óvulo, que contiene tanto RNA como proteínas codificadas por el DNA de la madre. El citoplasma de un óvulo no fecundado no es homógeneo. En cambio, hay RNA mensajero, proteínas, otras sustancias y orgánulos distribuidos en forma irregular; esta heterogeneidad ejerce un impacto profundo sobre el desarrollo del futuro embrión en muchas especies. Las sustancias maternas del óvulo, que influyen sobre la evolución del desarrollo inicial del futuro embrión, se denominan determinantes citoplasmáticos. Después de la fecundación, las primeras divisiones mitóticas distribuyen el citoplasma del cigoto en diversas células. En consecuencia, los núcleos de muchas de esas células quedan expuestos a distintos determinantes citoplasmáticos, dependiendo de la porción del citoplasma del cigoto que recibió la célula (fig. 21-11a). El conjunto de determinantes citoplasmáticos que recibe una célula específica determina su destino evolutivo al regular la expresión de los genes de la célula durante la diferenciación celular.

La otra fuente de información importante para el desarrollo, que adquiere más importancia a medida que aumenta la cantidad de células embrionarias, es el ambiente que rodea a la célula. Las señales que actúan sobre una célula embrionaria y provienen de otras células embrionarias vecinas son de gran importancia. En los animales, estas señales incluyen el contacto de moléculas de la superficie celular con las células vecinas y la unión de factores de crecimiento secretados por esas mismas células. En las plantas, las uniones intercelulares denominadas plasmodesmas permiten el paso de moléculas señal de una célula a otra. Las moléculas que transportan estas señales son proteínas expresadas por los genes propios del embrión. Las moléculas señal producen cambios en las células diana vecinas a través de un proceso denominado inducción (fig. 21-11b). En general, las moléculas que transmiten señales envían una célula a una vía de desarrollo específica al producir un cambio en su expresión génica que determina modificaciones celulares evidentes. Por tanto, las interacciones entre las células embrionarias inducen la diferenciación de los muchos tipos de células especializadas que constituyen un organismo nuevo.

Estudiaremos los determinantes citoplasmáticos y la inducción en la próxima sección, en la que se comentarán algunos mecanismos genéticos y celulares importantes para el desarrollo en tres organismos modelo: *Drosophila*, *C. elegans y Arabidopsis*.

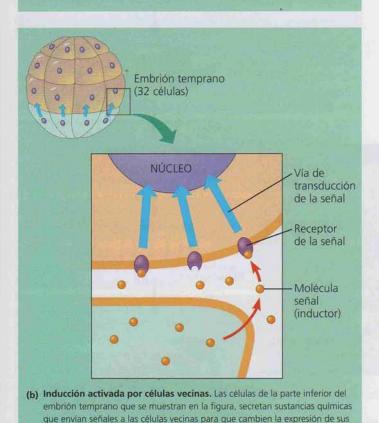


muestran aguí, muchos de ellos se encuentran distribuidos de manera.

núcleos celulares del embrión se exponen a diferentes grupos de

heterogénea en el óvulo. Después de la fertilización y la división mitótica, los

determinantes citoplasmáticos y, como consecuencia, expresan genes distintos.



▲ Fig. 21-11. Orígenes de la información asociada con el desarrollo temprano del embrión.

Evaluación de conceptos 21-2

- ¿Por qué una célula madre embrionaria individual no puede desarrollarse en un embrión?
- 2. Si se clona una zanahoria, ¿tendrán todas las plantas de la progenie ("clones") el mismo aspecto? Justifique su respuesta
- 3. Las moléculas señal producidas por una célula embrionaria pueden inducir cambios en una célula vecina sin entrar en la célula. ¿Cómo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 21-3

La formación de patrones en los animales y en las plantas se debe a mecanismos genéticos y celulares similares

Antes de que la morfogénesis pueda dar forma a un animal o a una planta se debe establecer el plan corporal del organismo: su disposición tridimensional global. Los determinantes citoplasmáticos y las señales inductoras contribuyen a este proceso, pero ¿qué funciones cumplen? Se analizará este tema en el contexto de la formación del patrón, que es el desarrollo de una organización espacial en la que todos los tejidos y los órganos de un organismo se encuentran en sus localizaciones características. En la vida de una planta, el patrón de formación se produce de manera continua en los meristemas apicales (véase fig. 21-4b). En los animales, el patrón de formación está limitado en gran medida a los embriones y los jóvenes, excepto en las especies que pueden regenerar partes perdidas.

En los animales, la formación del patrón comienza en el embrión temprano, cuando se establecen los ejes principales del animal. Antes de comenzar la construcción de un edificio nuevo se debe determinar la posición del frente, la parte posterior y los laterales. De la misma manera, antes de que aparezcan los tejidos o los órganos especializados se deben determinar las posiciones relativas de la cabeza y la cola del animal, los lados derecho e izquierdo y las partes frontal y ventral, para así establecer los tres ejes corporales principales. En las plantas se determina el eje raíz-brote en un estadio del desarrollo temprano similar. Las claves moleculares que controlan la formación del patrón, que se denominan de forma colectiva información posicional, provienen de determinantes citoplasmáticos y de señales inductoras (véase fig. 21-11). Estas claves determinan la posición de la célula en relación con el eje corporal y con las células vecinas y cómo responderán la célula y su progenie a las señales moleculares a las que se expondrán en el futuro.

El desarrollo de *Drosophila*: una cascada de activaciones de genes

La formación del patrón se ha evaluado de forma más amplia en *Drosophila melanogaster*, en la que las técnicas genéticas tuvieron gran éxito. Estos estudios establecieron que los genes controlan el desarrollo y permitieron comprender las funciones principales que desempeñan ciertas moléculas específicas en la definición de la posición y la dirección de la diferenciación. Por medio de la combinación de métodos anatómicos, genéticos y bioquímicos para el estudio del desarrollo de *Drosophila*, los investigadores descubrieron los principios del desarrollo comunes a muchas otras especies, incluida la humana.

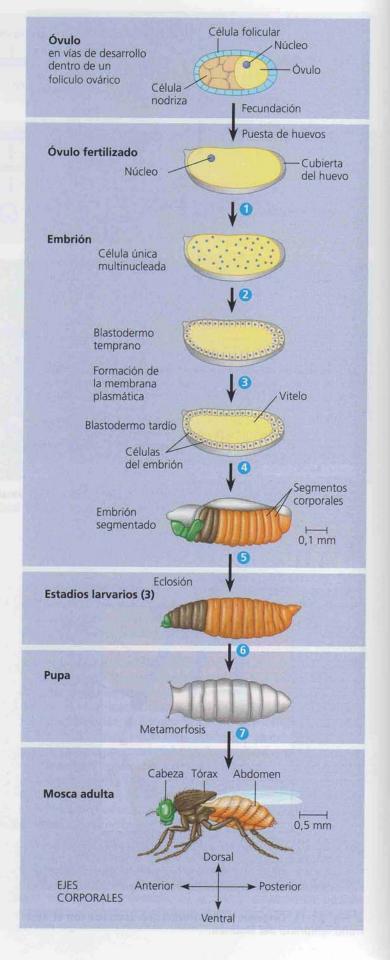
Ciclo de vida de Drosophila

Las moscas de la fruta y los demás artrópodos tienen una estructura segmentada, o sea, con una serie ordenada de segmentos. Estos segmentos constituyen las tres partes principales del cuerpo: la cabeza, el tórax (parte media del cuerpo, de donde se extienden las alas y las patas) y el abdomen. Al igual que otros animales con simetría bilateral, *Drosophila* tiene un eje anteroposterior (cabeza-cola) y un eje dorsoventral (dorso-vientre). En *Drosophila*, los determinantes citoplasmáticos que se encuentran en el óvulo no fecundado proporcionan información posicional para la ubicación de estos dos ejes incluso antes de la fertilización. Después de la fertilización, la información posicional que funciona en una escala cada vez más meticulosa establece una cantidad específica de segmentos orientados de forma correcta y, por último, desencadena la formación de las estructuras características de cada segmento.

El óvulo de *Drosophila* se desarrolla en el ovario femenino y está rodeado por células ováricas denominadas células nodrizas y células foliculares (**fig. 21-12**, parte superior). Estas células proporcionan los nutrientes, el mRNA y otras sustancias necesarias para el desarrollo de los óvulos y constituyen la cubierta del huevo. Después de la fecundación y la puesta de los huevos se producen los siguientes acontecimientos (véanse números de referencia en la figura 21-12):

- 1 Las primeras diez divisiones mitóticas poseen dos características notables. En primer lugar, estas divisiones iniciales se producen con mucha rapidez y solo constituyen las fases S y M, sin crecimiento, lo que implica que la cantidad de citoplasma no se modifica. En segundo lugar, no se produce citocinesis. Como consecuencia, el embrión inicial de *Drosophila* es una célula multinucleada grande (a diferencia de los embriones de los vertebrados; véase figura 21-4).
- Durante la décima división nuclear, los núcleos comienzan a migrar hacia la periferia del embrión y forman un estadio similar al de blástula temprana, que se denomina blastodermo.
- 3 Durante la decimotercera división, las membranas plasmáticas terminan de separar los aproximadamente 6 000 núcleos en células separadas que forman el blastodermo tardío. Aunque todavía no es evidente en el microscopio, en este momento ya se ha determinado el plan corporal básico, incluyendo los ejes corporales y los límites segmentarios. Un vitelo central nutre al embrión y la cubierta del huevo lo protege.
- 4 Los acontecimientos posteriores que se producen en el embrión generan segmentos claramente visibles que en un primer momento se parecen bastante.

▶ Fig. 21-12. Acontecimientos clave del desarrollo en el ciclo de vida de *Drosophila*. El óvulo de color amarillo (superior) está rodeado por otras células que forman una estructura denominada folículo dentro de uno de los ovarios maternos. Las células nodrizas se encogen y, por último, desaparecen; el óvulo crece y madura y, finalmente llena la cubierta secretada por las células foliculares. El óvulo se fecunda dentro de la madre, que luego pone los huevos. En el texto se describen los pasos 1 al 7, que generan la mosca adulta segmentada, donde cada segmento posee un apéndice característico.



- 5 Luego algunas células se trasladan a posiciones nuevas, se forman órganos y una larva con forma de gusano (juvenil) eclosiona de la cubierta. *Drosophila* experimenta tres estadios larvarios, durante los cuales la larva se alimenta, crece y sufre mudas (se desprende su cubierta dura externa).
- 6 En el tercer estadio larvario se recubre por una cubierta y se forma la pupa.
- 7 Dentro de la pupa se produce la metamorfosis, que es la transformación de la larva para convertirse en la mosca adulta, y finalmente emerge la mosca.

En la mosca adulta, cada segmento es diferente desde el punto de vista anatómico y tiene apéndices característicos (véase fig. 21-12, parte inferior). Por ejemplo, el primer segmento torácico posee un par de patas, el segundo segmento torácico tiene un par de patas y un par de alas y el tercer segmento torácico tiene un par de patas y un par de órganos del equilibrio denominados halterios o balancines.

Análisis genético del desarrollo temprano: investigación científica

Durante la primera mitad del siglo xx, los embriólogos clásicos realizaron observaciones anatómicas detalladas del desarrollo embrionario en varias especies y llevaron a cabo experimentos en los que manipularon tejidos embrionarios. Aunque esta investigación sentó las bases para comprender los mecanismos del desarrollo, no reveló las moléculas específicas que guiaban el desarrollo o determinaban la forma en que se establecían los patrones. Luego, en la década de 1940, un biólogo estadounidense "visionario", Edward B. Lewis, demostró que un método génetico —el estudio de los organismos mutantes— podía ser útil para investigar el desarrollo de *Drosophila*.

Lewis estudió moscas mutantes raras con defectos en el desarrollo que tenían alas o patas adicionales en sitios anómalos (fig. 21-13). Este autor localizó las mutaciones en el mapa genético de la mosca y de esta manera asoció las anomalías del desarrollo con genes específicos. Esta investigación aportó la primera evi-

dencia que indicaba que de alguna manera los genes dirigían los procesos del desarrollo analizados por los embriólogos. Los genes que descubrió Lewis controlan la formación de patrones en los embriones avanzados; más adelante se volverá a tratar este tema.

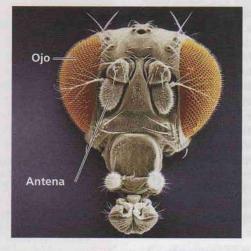
No se obtuvieron conocimientos sobre la formación de patrones durante el desarrollo inicial del embrión hasta 30 años después, cuando dos investigadores de Alemania, Christiane Nüsslein-Volhard y Eric Wieschaus, identificaron todos los genes que afectan a la formación de segmentos en Drosophila. El proyecto fue desalentador debido a tres razones. En primer lugar, la cantidad de genes de Drosophila era muy grande y ahora se sabe que hay a alrededor de 13 700. Los genes que participan en la segmentación podrían ser mínimos o tan numerosos y variados que los científicos serían incapaces de identificarlos. En segundo lugar, las mutaciones que afectan a un proceso tan fundamental como la segmentación

seguramente son letales para el embrión, es decir, mutaciones asociadas con fenotipos que producen la muerte en el estadio embrionario o larvario. Como los organismos con mutaciones letales para el embrión nunca se reproducen, no pueden ser criados para su evaluación. En tercer lugar, se sabía que los determinantes citoplasmáticos en el óvulo cumplían un papel en la formación de los ejes, por lo que los investigadores consideraron que debían estudiar los genes de la madre además de los genes del embrión.

Para resolver el problema de la letalidad del embrión, Nússlein-Volhard y Wieschaus buscaron mutaciones recesivas que pudieran transmitirse a moscas heterocigotas. Su estrategia básica consistía en exponer las moscas a productos químicos mutagénicos para generar mutaciones en los gametos y luego buscar entre los descendientes de las moscas, embriones (o larvas) muertos con segmentación anormal. Si se realizaban los cruces apropiados podían identificar portadores heterocigóticos vivos de un alelo mutante letal para el embrión y de un alelo normal del mismo gen. Los investigadores esperaban que las anomalías visibles en los embriones homocigóticos muertos sugirieran la forma en que funcionaban los genes comprometidos en condiciones normales.

Nüsslein-Volhard y Wieschaus identificaron casi 1200 genes esenciales para el desarrollo embrionario. De estos genes, 120 eran esenciales para la formación de los patrones que conducían a la segmentación normal. Durante varios años, los investigadores pudieron agrupar estos genes de segmentación de acuerdo con sus funciones generales, mapearlos y clonar varios de ellos. El resultado fue una comprensión molecular detallada de los primeros pasos en la formación de patrones en *Drosophila*.

Cuando se combinaron los resultados de Nüsslein-Volhard y Wieschaus con el estudio anterior de Lewis se obtuvo un cuadro coherente del desarrollo de *Drosophila*. Como reconocimiento de sus descubrimientos, los tres investigadores recibieron el Premio Nobel en 1995. Antes de comentar cómo funcionan los genes de segmentación se debe retroceder para analizar los determinantes citoplasmáticos depositados en el óvulo por la madre porque ellos controlan la expresión de esos genes.



Tipo salvaje



Mutante

▲ Fig. 21-13. Formación de patrones anormales en *Drosophila*. Las mutaciones en ciertos genes, denominadas mutaciones homeóticas, producen una alteración de la posición de las estructuras en el animal. Estas microfotografías muestran las diferencias entre la cabeza de una mosca del tipo salvaje, que tiene un par de antenas pequeñas, y la de un mutante homeótico, que tiene un par de patas en lugar de antenas.

Establecimiento de los ejes

Como se mencionó previamente, los determinantes citoplasmáticos en el óvulo son las sustancias que inician el establecimiento de los ejes del cuerpo de *Drosophila*. Estas sustancias están codificadas por genes de la madre que se denominan genes de efecto materno. Un **gen de efecto materno** es un gen que cuando muta en la madre produce un fenotipo mutante en la descendencia independientemente de su propio genotipo. En el desarrollo de la mosca de la fruta, el mRNA o los productos proteicos de los genes de efecto materno se acumulan en el óvulo cuando todavía se encuentra en el ovario materno. Cuando la madre tiene una mutación en uno de estos genes, los productos de dichos genes son defectuosos (o no se obtienen productos de ellos) y sus óvulos son defectuosos; cuando estos óvulos son fertilizados no pueden desarrollarse de manera apropiada.

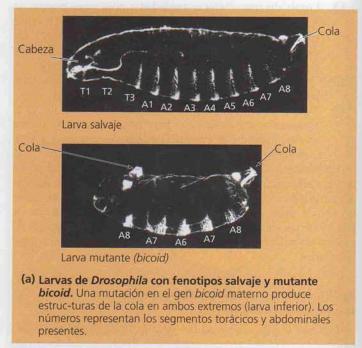
Como controlan la orientación (polaridad) de los óvulos y, en consecuencia, de las moscas, los genes de efecto materno también se denominan genes de la polaridad del huevo. Un grupo de estos genes establece el eje anteroposterior del embrión, mientras que un segundo grupo determina el eje dorsoventral. Al igual que las mutaciones en los genes asociados con la segmentación, las mutaciones en los genes de efecto materno suelen ser letales para el embrión.

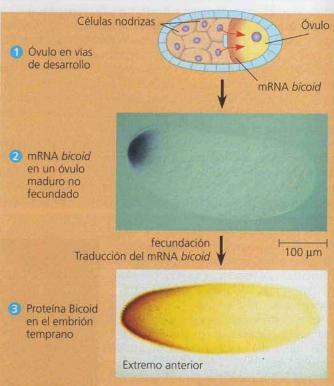
Para explicar la forma en que los genes de efecto materno determinan los ejes corporales de la descendencia se describirá un gen de ese tipo, denominado bicoid, término que significa "dos colas". Un embrión cuya madre tiene un gen bicoid mutante carece de la mitad frontal de su cuerpo y desarrolla estructuras posteriores en ambos extremos (fig. 21-14a). Este fenotipo condujo a que los investigadores consideraran que el producto del gen bicoid materno era esencial para el establecimiento del extremo anterior de la mosca y que podía estar concentrado en el futuro extremo anterior. Esta hipótesis representa un ejemplo específico de la hipótesis del gradiente propuesta originalmente por embriólogos que vivieron hace un siglo. De acuerdo con esta idea, los gradientes de concentración de las sustancias denominadas morfogénicas establecen los ejes del embrión y otras características relacionadas con su forma.

La tecnología del DNA y otros métodos bioquímicos modernos permitieron que los investigadores evaluaran si el producto del gen bicoid en realidad era una sustancia morfogénica que determinaba el extremo anterior de la mosca. Los investigadores clonaron el gen bicoid y utilizaron una sonda de ácido nucleico derivada del gen para determinar la ubicación del mRNA del bicoid en los óvulos producidos por moscas hembra de tipo salvaje. De acuerdo con lo predicho por la hipótesis, el mRNA del bicoid estaba muy concentrado en el extremo anterior del óvulo maduro (fig. 21-14b). Después de la fecundación, el mRNA se traduce en proteína. Entonces, la proteína Bicoid se difunde desde el extremo anterior hacia el posterior, lo que determina un gradiente de concentración de la proteína en el embrión inicial con la concentración máxima en el extremo anterior. Estos resultados son compatibles con la hipótesis de que la proteína Bicoid es responsable de la especificación del extremo anterior de la mosca. Para analizar la hipótesis de forma más específica, los científicos inyectaron mRNA puro de bicoid en varias regiones de embriones tempranos. La proteína producida por la traducción del mRNA determinó la aparición de estructuras anteriores en los sitios donde se aplicaron las inyecciones.

La investigación relacionada con el gen bicoid es importante debido a varias razones. En primer lugar, condujo a la identificación

Fig. 21-14. Efecto del gen bicoid, un gen de efecto materno (o de polaridad del huevo) en Drosophila.





(b) Gradientes de concentración del mRNA de bicoid y de la proteína Bicoid en óvulos normales y en embriones tempranos. Del gen bicoid materno se transcribe en las cé-lulas nodrizas, y el mRNA bicoid resultante llega al óvulo a través de puentes citoplasmáticos; queda anclado en el citoes-queleto en el extremo anterior del óvulo a medida que crecé y las células nodrizas desaparecen. Se usó DNA de bicoid marcado (de color azul oscuro) como sonda para localizar el mRNA bicoid en el extremo anterior del óvulo. Se Después de la fecundación se traduce el mRNA. En este embrión temprano, el gradiente de color (marrón) revela un gradiente de concentración de la proteína Bicoid. Esta proteína solo representa una de los muchas sus-tancias morfogénicas que intervienen en la especificación de los ejes.

de una proteína específica necesaria para algunos de los primeros pasos la formación del patrón. En segundo lugar, aumentó el conocimiento sobre la función crítica de la madre en las fases iniciales del desarrollo embrionario (como ha dicho un biólogo especialista en desarrollo: "La madre le dice a su hijo dónde esta la parte de arriba"). Por último, se demostró que el principio de que un gradiente de concentración de moléculas puede determinar la polaridad y la posición es un concepto clave para el desarrollo de varias especies, tal como pensaban los primeros embriólogos. En *Drosophila*, los gradientes de concentración de proteínas específicas determinan la ubicación del extremo anterior así como del posterior y también son responsables del establecimiento del eje dorsoventral.

Patrón de segmentación

La proteína Bicoid y otras proteínas codificadas por los genes de polaridad del huevo regulan la expresión de algunos de los genes del embrión. Los gradientes de concentración de estas proteínas producen diferencias regionales en la expresión de los **genes de segmentación**, que son los genes embrionarios cuyos productos dirigen la formación de segmentos después de la definición de los ejes corporales principales del embrión.

En una cascada de activación génica, la activación secuencial de tres grupos de genes de segmentación proporciona la información posicional relacionada con detalles cada vez más delicados del plan corporal modular del animal. Los tres grupos se denominan genes

gap, genes de regla par y genes de polaridad de segmentos.

Los productos de muchos genes de segmentación, como por ejemplo los genes de polaridad del huevo, son factores de transcripción que activan de manera directa el siguiente conjunto de genes, en el esquema jerárquico de la formación de patrones. Otros genes de segmentación funcionan de manera más indirecta manteniendo el funcionamiento de los factores de transcripción de diversas formas. Por ejemplo, algunos genes forman parte de vías de señalización celular, que abarcan las moléculas señal empleadas en la comunicación intercelular y los receptores de membrana que las reconocen (véase cap. 11). Las moléculas de señalización celular son muy importantes, una vez que se han dividido las membranas plasmáticas del embrión en compartimentos celulares separados.

De la misma manera que el gen bicoid, cuando los productos de los genes de polaridad del huevo trabajan en forma conjunta, regulan la expresión regional de los genes gap, que controlan la expresión localizada de los genes de regla par, que a su vez activan genes de polaridad de segmentos específicos en distintas partes de cada segmento. Esto permite el establecimiento de los limites y los ejes de los segmentos. En la jerarquía de activaciones de genes responsables de la formación de patrones, los siguientes genes que se expresan determinan la anatomía específica de cada segmento en el eje longitudinal del embrión.

Identidad de las partes del cuerpo

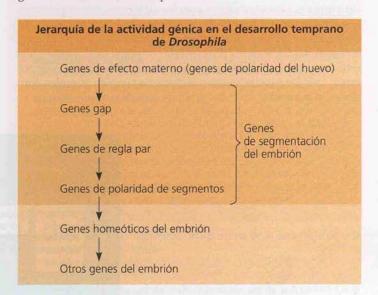
En una mosca normal, las estructuras como las antenas, las patas y las alas se desarrollan en los segmentos apropiados. La identidad anatómica de los segmentos depende de genes reguladores maestros, denominados genes homeóticos. Éstos son los genes descubiertos por Edward Lewis. Una vez que los genes de segmentación delimitan los segmentos de la mosca, los genes homeóticos especifican los tipos de apéndices y de otras estructuras que formará cada segmento. Las mutaciones de los genes homeóticos pueden provocar que una estructura completa característica de un segmento

específico del animal se transforme en un segmento erróneo, como había observado Lewis en las moscas (véase fig. 21-13).

Como muchos de los genes de la polaridad del huevo y de segmentación, los genes homeóticos codifican factores de transcripción específicos. Estas proteínas reguladoras son activadoras o represoras de genes que controlan la expresión de los genes responsables de estructuras anatómicas específicas. Por ejemplo, una proteína homeótica sintetizada en las células de un determinado segmento cefálico específica el desarrollo de las antenas. En cambio, una proteína homeótica presente en un determinado segmento torácico activa de manera selectiva los genes que establecen el desarrollo de las patas. Una versión mutante del gen que codifica la proteína homeótica torácica determina que la proteína también se exprese en el segmento cefálico. En este sitio se superpone con la proteína normal activadora del gen de las antenas y designa al segmento como "torácico" en lugar de como "cefálico", lo que produce el desarrollo de patas en vez de antenas.

Los científicos contemporáneos están tratando de identificar los genes activados por las proteínas homeóticas, genes que especifican las proteínas que determinan la producción de las estructuras de las alas. El siguiente esquema resume la cascada de actividad de los

genes del embrión de Drosophila:



Aunque este resumen simplificado sugiere una serie secuencial estricta de las acciones de los genes, la realidad es más compleja. Por ejemplo, los genes de cada grupo no solo activan al siguiente conjunto de genes sino que además mantienen su propia expresión en la mayor parte de los casos.

De forma sorprendente se pudo determinar que muchas de las moléculas y los mecanismos descubiertos por los investigadores en la formación de patrones de las moscas tienen contrapartidas en todo el reino animal. Los genes homeóticos y sus productos revelan este tipo de similitudes de una forma más llamativa. Este tema se volverá a comentar en este capítulo cuando se considere la evolución del desarrollo.

C. elegans: el papel de la señalización celular

El desarrollo de un organismo multicelular requiere una comunicación estrecha entre las células. De hecho, incluso antes de la fecundación de *Drosophila*, las moléculas sintetizadas en las células nodrizas vecinas determinan la localización del mRNA *bicoid* en un extremo del huevo, lo que contribuye a establecer el extremo anterior del futuro embrión. Una vez que el embrión se convierte en un organismo multicelular, con membranas que rodean cada núcleo y el citoplasma que lleva asociado, la señalización inductora entre las células del embrión adquiere una importancia creciente. Como se comentó con anterioridad, el fundamento de las diferencias entre las células es la regulación transcripcional, la activación y la inactivación de genes específicos. La inducción, que transmite señales desde un grupo de células a otro grupo adyacente, determina la diferenciación. En ciertos casos, la señalización celular también desencadena la muerte programada de células específicas, un fenómeno que es esencial para el desarrollo embrionario normal.

El nematodo *C. elegans* es un organismo modelo muy útil para investigar las funciones de la señalización, la inducción y la muerte celular programada en el desarrollo (véase fig. 21-2). Los investigadores conocen todos los ancestros de las células del cuerpo de *C. elegans* adulto, o sea, la **estirpe celular** completa del organismo. Esta información puede representarse en un diagrama de estirpe celular, algo similar al pedigrí, que muestra el destino de todas las células del embrión en vías de desarrollo **(fig. 21-15)**.

Como la estirpe de cada célula de *C. elegans* es tan reproducible, los científicos creyeron en un primer momento que ésta debía determinarse al comienzo del desarrollo, lo que sugería que los determinantes citoplasmáticos eran los elementos más importantes que establecían el destino de las células de los nematodos. Sin embargo, aunque los determinantes citoplasmáticos desempeñan un papel fundamental en el desarrollo temprano de *C. elegans*, una combinación de métodos genéticos, bioquímicos y embriológicos reveló que los acontecimientos inductores también cumplen funciones importantes.

Inducción

Cuando C. elegans se encuentra en el estadio de cuatro células, la señalización celular contribuye a guiar a las células hijas hacia las vías apropiadas. Por ejemplo, como se ilustra en la figura 21-16a, una señal proveniente de la célula 4 actúa sobre la célula 3, de manera que una de las células hijas de la célula 3 originará el intestino. La señal se encuentra en una proteína de la superficie celular sintetizada por la célula 4, que puede ser reconocida y unida por una proteína receptora de la superficie celular presente en la célula 3. Esta interacción desencadena una serie de acontecimientos dentro de la célula 3 que determinan que uno de los extremos de la célula (el extremo posterior) se diferencie del otro extremo. Cuando la célula 3 se divida, la célula hija posterior continuará con la formación del intestino mientras que la célula hija anterior tendrá un destino diferente. Si se elimina la célula 4 de forma experimental en un momento temprano del estadio de 4 células, no se forma el intestino, pero si se recombinan las células 3 y 4 aisladas, el intestino se desarrolla de forma normal. Estos resultados ayudaron a los investigadores a reconocer la función de la inducción en el desarrollo temprano de los nematodos.

La inducción también es importante en el desarrollo tardío del nematodo cuando el embrión pasa por los tres estadios larvarios para convertirse en adulto. La vulva, que es la abertura diminuta a través de la que la larva expulsa sus huevos, se origina en seis células presentes en la superficie ventral del segundo estadio larvario (fig. 21-16b). Una sola célula de la gónada embrionaria, la célula de anclaje, inicia una cascada de señales inductoras que establece el destino de las seis células precursoras de la vulva. Si de forma

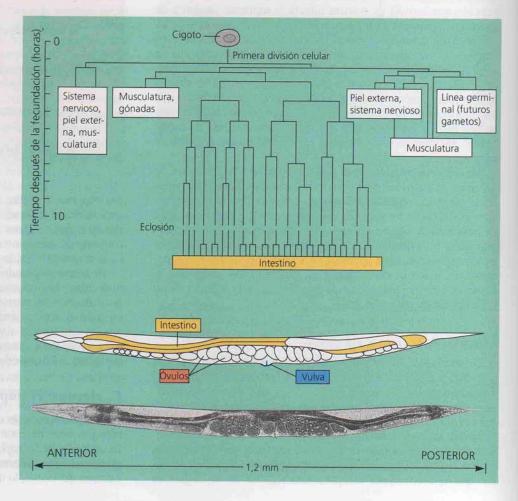
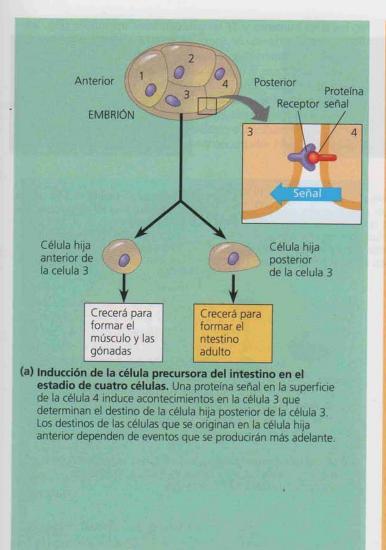
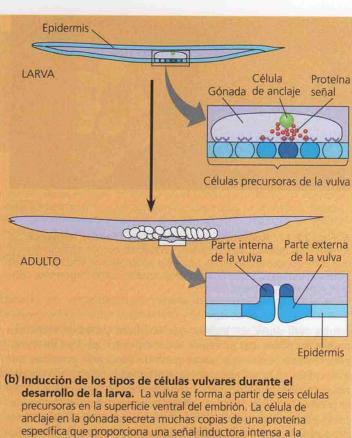


Fig. 21-15. Estirpe celular en C. elegans. El embrión de Caenorhabditis elegans es transparente, lo que posibilita que los investigadores rastreen la estirpe de cada célula desde el cigoto hasta el gusano adulto (MO). El diagrama muestra una estirpe detallada que solo corresponde al intestino (color dorado), que deriva exclusivamente de una de las primeras cuatro células formadas a partir del cigoto. La estirpe de células intestinales no incluye ninguna muerte celular programada, un aspecto importante de las estirpes de algunas otras partes del animal. Las células blancas grandes son óvulos, que se fecundarán en el interior del cuerpo y se liberarán a través de la vulva.





▲ Fig. 21-16. Señalización e inducción celular durante el desarrollo del nematodo. En ambos ejemplos, una proteína de la superficie de una célula envía una señal hacia una o varias células diana vecinas para inducir la diferenciación de estas células.

experimental se destruye la célula de anclaje con un haz de láser, la vulva no puede formarse y las células precursoras simplemente pasan a ser parte de la epidermis de la larva.

Los mecanismos de señalización en ambos ejemplos son similares a los comentados en el capítulo 11. Los factores de crecimiento secretados o las proteínas de la superficie celular se unen con un receptor de la célula receptora y desencadenan las vías intracelulares de transducción de la señal. La regulación transcripcional y la expresión diferencial de los genes en la célula inducida son los resultados habituales.

Estos dos ejemplos de inducción durante el desarrollo del nematodo ilustran varios conceptos importantes que se aplican a otros estadios del desarrollo de *C. elegans* y de muchos otros animales:

- ► En el embrión en vías de desarrollo, las inducciones secuenciales conducen a la formación de los órganos.
- ► El efecto de un inductor puede depender de su concentración (de la misma manera que se comentó para los determinantes citoplasmáticos en *Drosophila*).
- Los inductores producen sus efectos a través de vías de transducción de señales similares a las que funcionan en las células adultas.

La respuesta de la célula inducida suele ser la activación (o la inactivación) de los genes –regulación transcripcional– que, en definitiva, establece el patrón de actividad génica característico de una clase específica de célula diferenciada.

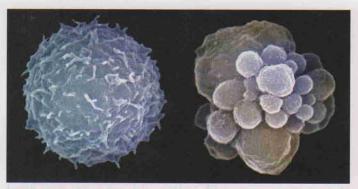
célula precursora más cercana (de color azul oscuro), lo que determina que ésta forme la parte interna de la vulva. Las dos células adyacentes (de color azul intermedio) reciben una señal más débil y son inducidas a formar la parte externa de la vulva. Las tres células precursoras remanentes (de color azul claro) están demasiado lejos para recibir la señal; originan células epidérmicas. Hay otras señales entre las células precursoras que no se ilustran aquí y que cumplen otras funciones en el

Muerte celular programada (apoptosis)

desarrollo de la vulva.

El análisis de la estirpe de *C. elegans* ha subrayado otro resultado de la señalización celular esencial para el desarrollo del animal: la muerte celular programada o **apoptosis**. El suicidio programado de las células se produce exactamente 131 veces durante el desarrollo normal de *C. elegans*, en los mismos momentos de la estirpe celular de todos los gusanos. En ésta y en otras especies, la apoptosis depende de señales que activan una cascada de proteínas "suicidas" en las células destinadas a morir. Durante la apoptosis, la célula se encoge y adquiere lobulaciones (denominadas "ampollas"), el núcleo se condensa y el DNA se fragmenta (**fig. 21-17**, p. 428). Las células vecinas engloban y digieren con rapidez los restos cubiertos por membrana y no dejan rastros de la célula.

La evaluación genética de C. elegans reveló dos genes principales asociados con la apoptosis, ced-3 y ced-4 (ced significa muerte



2 1100

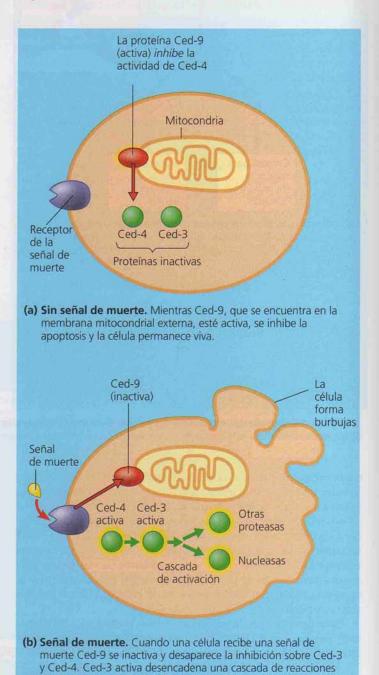
▲ Fig. 21-17. Apoptosis de los glóbulos blancos humanos. Se compara un glóbulo blanco normal (izquierda) con un glóbulo blanco que sufre apoptosis (derecha). La célula apoptótica se encoge y forma lóbulos ("burbujas"), que finalmente se separan como fragmentos celulares rodeados por membrana.

celular, "cell death" en inglés), que codifican proteínas esenciales para la apoptosis. Las proteínas se denominan Ced-3 y Ced-4, respectivamente. Éstas y la mayor parte de las demás proteínas que intervienen en la apoptosis se encuentran en la célula todo el tiempo, pero de forma inactiva; en consecuencia, en este caso se regula la actividad de la proteína y no la transcripción o la traducción. En C. elegans, una proteína de la membrana mitocondrial externa denominada Ced-9 (el producto del gen ced-9) sirve como regulador principal de la apoptosis y actúa como freno en ausencia de una señal que promueva este proceso (fig. 21-18). Cuando la célula recibe una señal de muerte, la vía de la apoptosis activa a las proteasas y nucleasas, que son enzimas que degradan las proteínas y el DNA de la célula. Las proteasas principales que actúan en la apoptosis se denominan caspasas; en el nematodo, la caspasa principal es Ced-3.

En los seres humanos y otros mamíferos, hay varias vías diferentes en las que participan alrededor de 15 caspasas distintas que pueden producir la apoptosis. La vía empleada depende del tipo de célula y de la señal específica que desencadena la apoptosis. Una vía importante abarca proteínas mitocondriales. Las proteínas u otras señales que participan en esta vía producen de alguna manera un aumento de la permeabilidad de la membrana mitocondrial externa, lo que libera proteínas que promueven la apoptosis. Es sorprendente que entre estas proteínas se encuentre el citocromo c, que participa en la cadena de transporte de electrones en las mitocondrias en las células sanas (véase fig. 9-15), pero actúa como un factor de muerte celular cuando sale de la mitocondria. La apoptosis mitocondrial en los mamíferos emplea proteínas homólogas a las proteínas Ced-3, Ced-4 y Ced-9 del gusano. Las células de los mamíferos toman "decisiones" de vida o muerte al integrar de alguna manera las señales que reciben de una manera específica, tanto señales de "muerte" como señales de "vida", como, por ejemplo, factores de crecimiento.

En el desarrollo de todos los animales es esencial un mecanismo de suicidio celular. Las similitudes entre los genes apópticos en los nematodos y los mámíferos, así como observación de que los hongos multicelulares y las levaduras unicelulares desarrollan apoptosis, indican que este mecanismo básico se desarrolló en un momento temprano de la evolución de los animales. En los vertebrados, la apoptosis es crucial para el desarrollo normal del sistema nervioso central, para el funcionamiento normal del sistema inmunitario y para la morfogénesis normal de las manos y los pies

en los seres humanos y de las patas en otros mamíferos (fig. 21-19). Un nivel reducido de apoptosis en las extremidades en vías de desarrollo es responsable de las patas palmeadas de los patos y otras aves acuáticas, a diferencia de los pollos y otras aves terrestres no palmípedas. En el caso de los seres humanos, la incapacidad de desarrollar una apoptosis apropiada puede producir membranas interdigitales en las manos y los pies. Además, los investigadores analizan la posibilidad de que ciertas enfermedades degenerativas del sistema nervioso se deban a una activación ina-

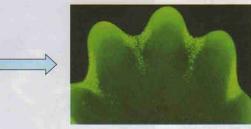


de estas enzimas determina los cambios observados en las células apoptósicas y, en definitiva, la muerte de la célula. **Fig. 21-18. Fundamentos moleculares de la apoptosis en C. elegans.** Hay tres proteínas, Ced-3, Ced-4 y Ced-9, que son fundamentales para la apoptosis y su regulación en el nematodo. En los mamíferos, la apoptosis es más complicada pero implica la participación

de proteínas similares a las del nematodo.

que conducen a la activación de nucleasas y proteasas. La acción







1 mm

▲ Fig. 21-19. Efecto de la apoptosis durante el desarrollo de una pata del ratón. En los ratones, los seres humanos y otros mamíferos, al igual que en las aves terrestres, la región embrionaria que se transforma en pies o manos tiene al principio una estructura sólida similar a

una placa. La apoptosis elimina las células en las regiones interdigitales y de esta manera se forman los dedos. Las patas del embrión de ratón que se muestran aquí están teñidas para que las células que sufrieron apoptosis aparezcan de color verde brillante. La apoptosis de las células

comienza en el borde de cada región interdigital (izquierda), desarrolla su actividad máxima cuando el tejido de esas regiones se reduce (región media) y desaparece cuando no hay más tejido interdigital.

propiada de los genes apoptósicos y que algunos cánceres se asocien con un error en el suicidio celular. En condiciones normales, las células que han experimentado daños irreparables, como, por ejemplo, alteraciones del DNA que podrían producir cáncer, sintetizan señales *internas* que desencadenan la apoptosis.

Sydney Brenner, John E. Sulston y H. Robert Horvitz comenzaron a realizar estudios sobre la función de la inducción y la apoptosis durante el desarrollo de *C. elegans* hace menos de 30 años. La importancia de sus estudios se destacó en 2003, cuando estos investigadores obtuvieron el Premio Nobel de Medicina por ampliar de forma significativa los conocimientos sobre la forma en que los genes regulan el crecimiento de los órganos (como, por ejemplo, la vulva del nematodo) y el proceso de muerte celular programada.

El desarrollo de las plantas: señalización celular y regulación transcripcional

El análisis genético del desarrollo de las plantas a través de un organismo modelo como *Arabidopsis* (véase fig. 21-2) quedó rezagado con respecto al de los animales modelo solo porque hay menos investigadores trabajando con plantas. Por ejemplo, en 2000, cuando se completó la secuencia de DNA de *Arabidopsis*, menos del 5% de sus genes se habían definido por medio del análisis de mutaciones, mientras que más del 25% de los genes de *Drosophila* y de *C.*

elegans habían sido identificados de esta manera. Recientemente se está empezando a comprender la base molecular del desarrollo de las plantas de forma detallada. Gracias a la tecnología del DNA y a las claves obtenidas de la investigación con animales, el estudio de los vegetales comienza a progresar con rapidez.

Mecanismos del desarrollo en las

plantas

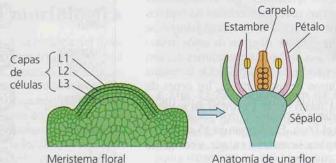
En general, la estirpe celular es mucho menos importante para el patrón de formación en las plantas que en los animales. Como se comentó, muchas células vegetales son totipotenciales y sus destinos dependen más de la información posicional que de la estirpe celular. En conse-

cuencia, los mecanismos principales que regulan el desarrollo son la señalización celular (inducción) y la regulación transcripcional.

El desarrollo embrionario de la mayor parte de las plantas se produce dentro de la semilla y, por tanto, su evaluación es relativamente inaccesible (una semilla madura ya contiene un embrión totalmente formado). Sin embargo, otros aspectos importantes del desarrollo de las plantas pueden observarse durante toda su vida en los meristemas, particularmente, en los meristemas apicales presentes en las puntas de los brotes. En este sitio, la división celular, la morfogénesis y la diferenciación originan nuevos órganos, como, por ejemplo, hojas o pétalos de flores. A continuación se comentarán dos aspectos del patrón de formación en los meristemas florales, que son los meristemas apicales que producen flores.

Formación de patrones en las flores

Las señales ambientales, como, por ejemplo, la duración del día y la temperatura, desencadenan vías de transducción de las señales que convierten a los meristemas de brotes ordinarios en meristemas florales, lo que determina que la planta florezca. Los investigadores combinaron un método genético con el trasplante de tejido para evaluar la inducción en el desarrollo de las flores del tomate. Como se ilustra en la **figura 21-20**, un meristema floral es una protuberancia compuesta por tres capas de células (L1-L3). Las tres capas participan en la formación de una flor,





Flor del tomate

▲ Fig. 21-20. Desarrollo de la flor. Una flor se desarrolla a partir de tres capas de células (L1-L3) en un meristema floral. Un patrón específico de división celular, diferenciación y aumento de tamaño produce una flor. Los cuatro tipos de órganos (carpelos, estambres, pétalos y sépalos) que constituyen una flor, están dispuestos en círculos concéntricos (verticilos). Cada especie tiene una cantidad característica de órganos en cada verticilo. El tomate tiene seis sépalos, seis pétalos, seis estambres y cuatro carpelos.

que es una estructura reproductiva con cuatro clases de órganos: carpelos (que contienen los óvulos), estambres (que contienen polen con espermatozoides), pétalos y sépalos (estructuras en forma de hojas situadas por fuera de los pétalos). En una planta madura, los cuatro tipos de órganos están dispuestos en forma radial en lugar de en la forma lineal característica de las estructuras del cuerpo de *Drosophila*.

Las plantas de tomate homocigotas para un alelo mutante denominado fasciated (f) producen flores con una cantidad anormalmente grande de órganos. Para evaluar los elementos que controlan el número de órganos, los investigadores realizaron el experimento de injerto ilustrado en la figura 21-21. Durante el experimento injertaron tallos de las plantas mutantes en plantas de tipo salvaje (FF, homocigotas para el alelo normal) y luego cultivaron nuevas plantas a partir de los brotes que aparecieron cerca de los sitios de los injertos. Muchas de las plantas nuevas eran quimeras, o sea, organismos con una mezcla de células genéticamente diferentes. Algunas quimeras produjeron meristemas florales en los cuales las tres capas de células no provenían del mismo "progenitor". Los investigadores identificaron los orígenes de las capas del meristema por medio del control de otros marcadores genéticos como, por ejemplo, una mutación no relacionada que producía hojas amarillas. Los resultados demostraron que el hecho de que la cantidad de órganos florales fuera normal o estuviera aumentada de forma anormal dependía de si la capa L3 provenía de células del tipo salvaje o mutantes. Por tanto, la capa de células L3 inducía a las capas L1 y L2 suprayacentes a formar una cantidad específica de órganos. El mecanismo de señalización intercelular que determina esta inducción todavía no se conoce pero está en proceso de estudio.

Además de los genes que controlan la cantidad de órganos en las flores, hay genes que controlan la identidad de los órganos. Un gen de identidad de órganos determina el tipo de estructura que crecerá a partir de un meristema; por ejemplo, si un brote específico de un meristema floral se convertirá en un pétalo o en un estambre. La mayor parte de nuestros conocimientos sobre los genes de identidad de órganos provienen de la investigación

sobre el desarrollo de las flores en Arabidopsis.

Los genes de identidad de órganos son análogos a los genes homeóticos de los animales y suelen denominarse genes homeóticos de las plantas. De la misma manera que una mutación en un gen homeótico de la mosca de la fruta puede producir el crecimiento de patas en lugar de antenas, una mutación en un gen de identidad de los órganos puede determinar el crecimiento de carpelos en lugar de sépalos. Por medio de la recolección y la evaluación de mutantes con flores anormales, los investigadores pudieron identificar y clonar varios genes de identidad de órganos florales. En las plantas con una mutación "homeótica" faltan o se repiten órganos específicos (fig. 21-22). Algunos de estos fenotipos mutantes se asemejan a los asociados con mutaciones del gen bicoid o de otra formación de patrón en Drosophila. De la misma manera que los genes homeóticos de los animales, los genes de identidad de órganos de las plantas codifican factores de transcripción que regulan genes diana específicos, por medio de la unión a sus amplificadores en el DNA. En el capítulo 35 se describirá un modelo actual que explica la manera en que estos genes controlan el desarrollo de los órganos.

Es evidente que los mecanismos del desarrollo empleados por las plantas son similares a los utilizados por las dos especies de animales analizadas con anterioridad. En la próxima sección se comentará lo que se puede aprender a partir de la comparación de las estrategias del desarrollo y los mecanismos moleculares en todos los organismos multicelulares.

Figura 21-21

Investigación ¿Qué capas celulares del meristema floral determinan la cantidad de órganos florales?

EXPERIMENTO Las plantas de tomate con la mutación fasciated (ff) desarrollan órganos florales adicionales.



Los investigadores injertaron tallos de plantas mutantes en plantas salvajes. Luego plantaron los brotes que surgieron cerca de los sitios injertados, muchos de los cuales eran quimeras.

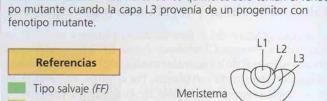


fenotipo de la flor: salvaje o mutante. El análisis con otros marcadores genéticos identificó la fuente parental de cada una de las tres capas de células del meristema floral (L1-L3) en las quimeras.

RESULTADOS

Las flores de las quimeras solo tenían el fenotio la capa L3 provenía de un progenitor con

Ouimeras



Planta	Flor	Fenotipo	Meristema floral
Progenitor salvaje		Tipo salvaje	
Progenitor mutante (ff)		Mutante	
Quimera 1		Mutante	
Quimera 2		Mutante	
Quimera 3		Tipo salvaje	CON

Las células de la capa L3 inducen a las capas L1 y L2 a formar flores con una cantidad específica de órganos (la naturaleza de la señal inductora proveniente de L3 no se definió en forma completa).



Tipo salvaje

Mutante

▲ Fig. 21-22. Mutaciones en los genes de identidad de órganos florales. Arabidopsis salvaje tiene cuatro sépalos, cuatro pétalos, seis estambres y dos carpelos. Si hay una mutación en un gen de identidad de órgano denominado apetala2, las identidades de órganos en los cuatro verticilos son carpelos, estambres, estambres y carpelos (no hay pétalos ni sépalos).

Evaluación de conceptos 21

- ¿Por qué los genes de efecto materno de la mosca de la fruta también se denominan genes de polaridad del huevo?
- Si un investigador elimina la célula de anclaje de un embrión de C. elegans, la vulva no se forma, ni siquiera aunque estén presentes todas las células que la constituyen. Explique la razón.
- 3. Explique por qué el experimento que consiste en cortar una planta y dejar que eche raíces para luego plantarla de forma satisfactoria proporciona evidencias compatibles con la totipotencialidad de las células vegetales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

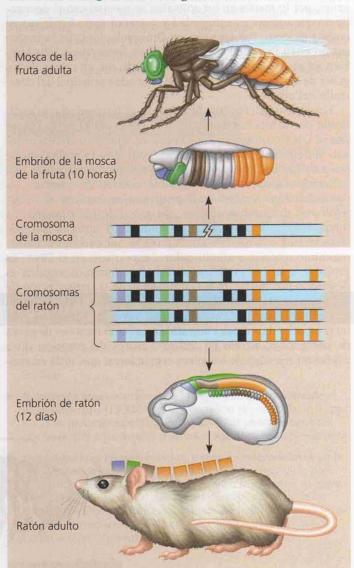
Concepto 21-4

Los estudios comparativos contribuyen a explicar la manera en que la evolución del desarrollo conduce a la diversidad morfológica

Los biólogos especializados en el campo de la biología del desarrollo evolutivo, o "evo-devo" (del inglés evolutionary developmental biology) como suele llamarse, comparan los procesos relacionados con el desarrollo de los distintos organismos multicelulares. Su objetivo es comprender la forma en que evolucionan los procesos del desarrollo y la manera en que los cambios en estos procesos pueden modificar las características del organismo o producir nuevos rasgos. Gracias al desarrollo de técnicas moleculares y a la aparición reciente de la información genómica se comienza a descubrir que los genomas de especies relacionadas con formas muy diferentes solo tienen divergencias leves en la secuencia de genes o en su regulación. El descubrimiento de la base molecular que determina estas diferencias contribuye a explicar el modo en que surgió la enorme cantidad de formas diferentes que cohabitan en este planeta, lo que permite ampliar el estudio de la evolución.

Amplia conservación de los genes del desarrollo entre los animales

El análisis molecular de los genes homeóticos de *Drosophila* demostró que todos poseen una secuencia de 180 nucleótidos denominada caja homeótica (homeobox), que especifica un homeodominio de 60 aminoácidos en la proteína. Se descubrió una secuencia nucleótica idéntica o muy similar en los genes homeóticos de muchos invertebrados y vertebrados. De hecho, incluso los genes de vertebrados homólogos a los genes homeóticos de las moscas de la fruta mantienen la misma disposición cromosómica (fig. 21-23) (los genes homeóticos de los ani-



▲ Fig. 21-23. Conservación de los genes homeóticos en una mosca de la fruta y en un ratón. Los genes homeóticos que controlan la forma de las estructuras anteriores y posteriores del cuerpo se presentan en la misma secuencia lineal en los cromosomas de *Drosophila* y del ratón. Cada banda coloreada en los cromosomas mostrados en la figura representa un gen homeótico. En las moscas de la fruta, todos los genes homeóticos se encuentran en un cromosoma. El ratón y otros mamíferos tienen el mismo conjunto de genes o conjuntos similares en cuatro cromosomas. El código de color indica las partes de los embriones en las que se expresan estos genes y las regiones del cuerpo adulto resultantes. Todos estos genes son casi idénticos en las moscas y los ratones, excepto los representados por las bandas negras, que son menos parecidos entre los dos animales.

males se denominan con frecuencia genes *Hox*). Además, se hallaron secuencias relacionadas en genes reguladores de eucariontes mucho menos relacionados, como, por ejemplo, en plantas y levaduras, e incluso en procariontes. A partir de estas similitudes se puede deducir que la secuencia de DNA de la caja homeótica evolucionó en un momento muy temprano de la historia de la vida y fue lo bastante útil para los organismos como para que se conservara en los animales y las plantas de una manera casi constante durante millones de años.

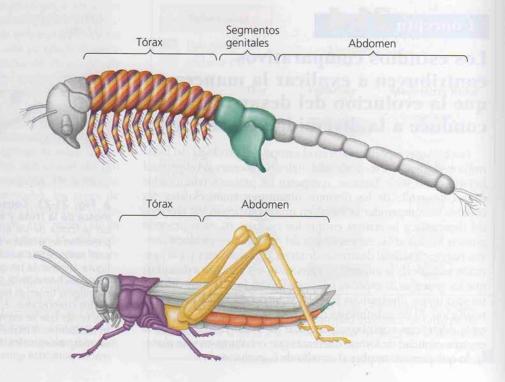
No todos los genes que contienen cajas homeóticas son homeóticos, o sea, algunos no controlan directamente la identidad de las partes del cuerpo. Sin embargo, casi todos estos genes, por lo menos en los animales, se asocian con el desarrollo, lo que sugiere su antigüedad y su importancia fundamental en este proceso. Por ejemplo, en *Drosophila*, las cajas homeóticas no están presentes solo en los genes homeóticos, sino también en el gen de polaridad del huevo *bicoid*, en varios de los genes de segmentación y en el gen regulador principal del desarrollo del ojo.

Los investigadores encontraron que el homeodominio codificado por la caja homeótica es la parte de una proteína que se une al DNA cuando funciona como un regulador transcripcional. Sin embargo, la forma del homeodominio permite que se una a cualquier segmento de DNA; no es capaz de seleccionar una secuencia específica por su propia cuenta. En cambio, los dominios más variables en la proteína que contiene el homeodominio determinan los genes que regula esa proteína. La interacción entre estos últimos dominios y otros factores de transcripción contribuye a que la proteína que contiene el homeodominio reconozca amplificadores específicos en el DNA. Es probable que las proteínas con homeodominios regulen el desarrollo por medio de la coordinación de la transcripción de baterías de genes asociados con el desarrollo, a través de su activación o inactivación. En los embriones de Drosophila y de otras especies de animales hay diferentes combinaciones de genes de homeocajas activos en distintas partes del embrión. Esta expresión selectiva de los genes reguladores, que varía en función del tiempo y del espacio, es esencial para la formación del patrón.

Los biólogos especialistas en desarrollo determinaron que, además de los genes homeóticos, hay muchos otros genes implicados en el desarrollo que están muy conservados entre las especies. Como ejemplo se pueden mencionar numerosos genes que codifican componentes de vías de señalización. La similitud extraordinaria entre estos genes de desarrollo específicos en distintas especies de animales conduce a formular una pregunta: ¿cómo es posible que los mismos genes estén implicados en el desarrollo de animales con formas tan diferentes?

Los estudios actuales sugieren respuestas probables para esta pregunta. En ciertos casos se observan pequeños cambios en las secuencias reguladoras de genes específicos que pueden determinar cambios importantes en la forma del cuerpo. Por ejemplo, los distintos patrones de expresión de los genes Hox a lo largo del eje corporal en los insectos y los crustáceos pueden explicar la distinta cantidad de segmentos con patas entre los dos tipos de animales segmentados (fig. 21-24). En otros casos, genes similares controlan procesos del desarrollo diferentes en distintos organismos, lo que produce formas corporales variadas. Por ejemplo, hay varios genes Hox que se expresan en los estadios embrionario y larvario del erizo de mar, que es un animal no segmentado con un plan corporal bastante diferente del de los insectos y los ratones. Los erizos de mar adultos tienen la forma de una almohadilla cubierta de espinas que es probable que el lector haya visto alguna vez en la playa. Se encuentran entre los organismos utilizados desde hace mucho tiempo en los estudios de embriología clásica (véase cap. 47)

La secuenciación del genoma de *Arabidopsis* reveló que las plantas tienen algunos genes con homeocajas. Sin embargo, en apariencia, estos genes no funcionan como reguladores maestros como a genes homeóticos con homeocajas de los animales. Hay otros genes que parecen llevar a cabo los procesos básicos de la formación de patrones en las plantas.



▲ Fig. 21-24. Efecto de las diferencias en la expresión del gen Hox durante el desarrollo en crustáceos e insectos. Durante la evolución se produjeron cambios en los patrones de expresión de cuatro genes Hox. Estos cambios son responsables en parte de los diferentes planes corporales del camarón Artemia, un crustáceo (arriba), y el saltamontes, un insecto. En esta figura se muestran las regiones del cuerpo adulto dividido en bandas de colores en función de la expresión de los genes Hox que determina la formación de partes corporales específicas durante el desarrollo embrionario.

Comparación entre el desarrollo de los animales y de las plantas

Es probable que el último antecesor común entre los animales y las plantas haya sido un microorganismo unicelular que vivió hace centenares de millones de años, de manera que el proceso del desarrollo debe haber evolucionado de forma independiente en las dos estirpes de organismos. Las plantas evolucionaron con paredes celulares rígidas que determinan que el movimiento de las células y las capas tisulares sea casi imposible, lo que impide los movimientos morfogenéticos de las células y los tejidos que son tan importantes en los animales. En cambio, la morfogénesis vegetal depende más de los distintos planos de división celular y del aumento celular selectivo (en el capítulo 35 se describirán con detalle estos procesos). Sin embargo, a pesar de las diferencias entre las plantas y los animales, hay algunas similitudes básicas en los mecanismos de desarrollo -legados de su origen celular compartido-.

Tanto en las plantas como en los animales, el desarrollo depende de una cascada de reguladores transcripcionales que activan o inactivan genes en una serie muy bien organizada; por ejemplo, para el establecimiento del eje cabeza-cola en Drosophila o de las identidades de los órganos en un patrón radial en la flor de Arabidopsis. Sin embargo, los genes que controlan estos procesos revelan diferencias significativas entre los animales y las plantas. Si bien varios de los interruptores reguladores maestros en Drosophila son genes Hox que contienen cajas homeóticas, los que realizan la misma tarea en Arabidopsis pertenecen a una familia de genes totalmente distintos, denominado genes Mads-box.

Aunque pueden hallarse genes que contienen cajas homeóticas en las plantas y genes Mads-box en los animales, en ninguno de los dos casos desarrollan las mismas funciones principales en el desarrollo que realizan en el otro grupo.

En este último capítulo de la unidad de genética, el lector ha aprendido la forma en que los estudios genéticos pueden revelar muchos datos acerca de los mecanismos moleculares y celulares en los que se basa el desarrollo. La unidad de la vida se refleja en la similitud de los mecanismos biológicos empleados para establecer la formación de patrones, aunque los genes que dirigen el desarrollo puedan ser diferentes en los distintos organismos. Las similitudes reflejan la ascendencia común de la vida en la tierra, pero las diferencias también son esenciales porque crearon la enorme diversidad de organismos que se han desarrollado a lo largo de la evolución. En el resto del libro se ampliará la perspectiva más allá del nivel de las moléculas, las células y los genes para explorar esta diversidad en el nivel de los organismos.

Evaluación de conceptos

1. Las secuencias de DNA denominadas cajas homeóticas, que ayudan a los genes homeóticos en los animales a dirigir el desarrollo, se comparten por las moscas y los ratones. En relación con esta similitud, explique la razón por la cual estos animales son tan diferentes.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🏖 🕻

Concepto ____

El desarrollo embrionario implica la división celular, la diferenciación celular y la morfogénesis

Además de la mitosis, las células embrionarias experimentan diferenciación, lo que les permite adquirir una estructura y una función especializadas. La morfogénesis abarca los procesos que le dan forma al organismo y a sus diversas partes. Varios organismos modelo suelen emplearse para evaluar los distintos aspectos de la base genética del desarrollo (pp. 412-415).

Concepto

Los distintos tipos celulares son resultado de la expresión génica diferenciada en células con el mismo DNA

Evidencia que respalda la equivalencia genómica (pp. 415-419). Las células tienen estructuras y funciones diferentes no porque contengan genes distintos sino porque expresan porciones diferentes de un genoma compartido; o sea, tienen equivalencia genómica. Las células diferenciadas de plantas maduras suelen ser totipotenciales, es decir, capaces de producir una planta completa nueva. El núcleo de una célula animal diferenciada, a veces, origina un animal nuevo si se trasplanta a un óvulo enucleado. Las células madre pluripotenciales de los embriones de animales o de tejidos

de animales adultos pueden reproducirse y diferenciarse in vitro y también in vivo, lo que implica posibles potenciales aplicaciones

- Regulación transcripcional de la expresión génica durante el desarrollo (pp. 419-420). La diferenciación va precedida de la aparición de proteínas específicas del tejido. Estas proteínas permiten que las células diferenciadas desarrollen sus funciones especializadas.
- Determinantes citoplasmáticos y señales intercelulares en la diferenciación celular (pp. 419-420). Los determinantes citoplasmáticos del óvulo no fecundado regulan la expresión de genes en el cigoto que afectan al destino del desarrollo de las células embrionarias. En este proceso, denominado inducción, las moléculas señal provenientes de las células embrionarias producen cambios transcripcionales en las células diana vecinas.

Concepto |

La formación de patrones en los animales y en las plantas se debe a mecanismos genéticos y celulares similares

La formación del patrón, es decir, el desarrollo de una organización espacial de los tejidos y los órganos, se produce en las plantas de manera continua pero en los animales se limita sobre todo a los embriones y los individuos jóvenes. La información posicional, que contiene las claves moleculares asociadas con la posición que controlan la formación del patrón, le indica a la célula su ubicación en relación con los ejes corporales y con las demás células (p. 421).

- El desarrollo de Drosophila: una cascada de activación de genes (pp. 421-425). Después de la fecundación, la información posicional determina los segmentos de Drosophila en una escala cada vez más específica y, en definitiva, desencadena la formación de las estructuras características de cada segmento. Los gradientes de concentración de las sustancias morfógenas codificadas por los genes de efecto materno, como, por ejemplo, el gen bicoid, producen diferencias regionales en la expresión secuencial de los tres grupos de genes de segmentación, cuyos productos dirigen la formación de los segmentos. Por último, los genes reguladores principales, denominados genes homeóticos, especifican el tipo de apéndices y otras estructuras que se forman en cada segmento. Los factores de transcripción codificados por los genes homeóticos son proteínas reguladoras que controlan la expresión de genes responsables de estructuras anatómicas específicas.
- C. elegans: el papel de la señalización celular (pp. 425-429). Se conoce la estirpe completa de todas las células de C. elegans. La señalización y la inducción celular son esenciales para determinar el destino de las células del verme, incluido el proceso de apoptosis (muerte celular programada). Una señal inductora producida por una célula embrionaria puede iniciar una cadena de inducciones que concluye con la formación de un órgano específico como, por ejemplo, el intestino o la vulva. En la apoptosis se producen señales organizadas en forma precisa que desencadenan la activación de una cascada de proteínas "suicidas" en las células destinadas a morir.
- ▶ El desarrollo de las plantas: señalización celular y regulación transcripcional (pp. 429-430). La inducción a través de la señalización intercelular ayuda a determinar la cantidad de órganos florales que se desarrollan a partir de un meristema apical. Los genes de identidad de los órganos determinan el tipo de estructura (estambre, carpelo, sépalo o pétalo) que crece a partir de cada verticilo de un meristema floral. Los genes de identidad de los órganos parecen actuar como genes reguladores principales y cada uno controla la actividad de otros genes que establecen la estructura y la función del órgano en forma más directa.

Concepto 21

Los estudios comparativos contribuyen a explicar la manera en que la evolución del desarrollo conduce a la diversidad morfológica

- Amplia conservación de los genes del desarrollo entre los animales (pp. 431-432). Los genes homeóticos y algunos otros genes asociados con el desarrollo de los animales contienen una región llamada caja homéotica, cuya secuencia es idéntica o similar en las diversas especies. Las secuencias relacionadas están presentes en los genes de las levaduras, las plantas e incluso los procariontes. Otros genes del desarrollo también están muy conservados en las distintas especies de animales. En muchos casos, los genes con secuencias conservadas cumplen funciones distintas en el desarrollo de las diversas especies. Por ejemplo, en las plantas, los genes con cajas homeóticas no actúan en la formación de patrones como lo hacen en muchos animales.
- Comparación entre el desarrollo de los animales y de las plantas (p. 433). Durante el desarrollo embrionario de las plantas de los animales, una cascada de reguladores de la transcripción activa o inactiva genes en una secuencia regulada de manera meticulosa. Sin embargo, los genes que dirigen procesos de desarrollo análogos tienen secuencias con diferencias significativas en los animales y las plantas debido a su ascendencia lejana.

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Autoevaluación

- ¿Cuál de los siguientes procesos es responsable de forma más directa de la falta de membranas entre los dedos en la mayoría de los seres humanos?
 - a. Formación del patrón.
- d. División celular.
- b. Regulación transcripcional.
- e. Inducción.
- c. Apoptosis.
- 2. Los criterios para que un organismo modelo sea adecuado para estudiar el desarrollo abarcarían todos los siguientes excepto
 - a. Desarrollo embrionario observable.
 - b. Tiempo de generación breve.
 - c. Genoma relativamente pequeño.
 - d. Conocimiento previo sobre el ciclo vital del organismo.
 - e. Patrón de desarrollo raro en comparación con el de la mayoría de los organismos.
- 3. La totipotencialidad se demuestra cuando:
 - a. Las mutaciones en genes homeóticos producen el desarrollo de apéndices ubicados en sitios anómalos.
 - b. Una célula aislada de la hoja de una planta se transforma en una planta adulta normal.
 - c. Una célula embrionaria se divide y se diferencia.
 - d. La sustitución del núcleo de un óvulo no fertilizado por el de una célula intestinal convierte al óvulo en una célula intestinal.
 - e. Los órganos específicos de un segmento se desarrollan a lo largo del eje anteroposterior de un embrión de *Drosophila*.
- 4. La diferenciación celular siempre implica:
 - a. La producción de proteínas específicas del tejido, como, por ejemplo, actina muscular.
 - b. El movimiento de las células.
 - c. La transcripción del gen myoD.
 - d. La pérdida selectiva de ciertos genes del genoma.
 - e. La sensibilidad de la célula a factores ambientales, como la luz o el calor.
- 5. El desarrollo de Drosophila es un poco inusual porque:
 - a. Las primeras divisiones mitóticas no se asocian con citocinesis.
 - b. La metamorfosis se produce durante el estadio larvario en lugar de en el estadio de pupa, como en otros insectos.
 - c. Los genes homeóticos están mutados.
 - d. No se produce migración celular dentro del embrión.
 - e. Las primeras divisiones celulares presentan fases G, prolongadas.
- 6. En Drosophila, ¿qué genes inician una cascada de activación génica que abarca todos los demás genes de la lista?
 - a. Genes homeóticos.
 - b. Genes gap.
 - c. Genes de regla par.
 - d. Genes de polaridad del huevo.
 - e. Genes de polaridad de segmentos.

- 7. La ausencia de mRNA de bicoid de un óvulo de Drosophila determina que no se formen las partes anteriores del cuerpo de la larva y la duplicación en espejo de las partes posteriores. Esta evidencia indica que el producto del gen bicoid:
 - a. Se transcribe en el embrión temprano.
 - b. En condiciones normales conduce a la formación de estructuras de la cola.
 - c. En condiciones normales conduce a la formación de estructuras cefálicas.
 - d. Es una proteína presente en todas las estructuras cefálicas.
 - e. Conduce a la muerte celular programada.
- 8. Los genes homeóticos:
 - a. Codifican factores de transcripción que controlan la expresión de los genes responsables de estructuras anatómicas específicas.
 - b. Solo se encuentran en Drosophila y en otros artrópodos.
 - c. Especifican el eje anteroposterior de cada segmento de la mosca de la fruta.
 - d. Crean las subdivisiones básicas del eje anteroposterior del embrión de la mosca.
 - e. Son responsables de la muerte celular programada que se produce durante la morfogénesis.
- 9. El desarrollo embrionario de C. elegans es un ejemplo de todos los conceptos relacionados con el desarrollo que se mencionan a continuación excepto:
 - a. El efecto de un inductor puede depender de su gradiente de concentración.
 - b. La respuesta de una célula inducida implica el establecimiento de un único patrón de actividad génica.
 - Las vías de transducción de señales activadas por los inductores solo aparecen en las células embrionarias.
 - d. Las inducciones secuenciales dirigen la formación de estructuras complejas en el embrión en vías de desarrollo.
 - e. Los inductores producen sus efectos a través de la activación o la inactivación de genes que codifican proteínas reguladoras de la transcripción.

- 10. Aunque tienen estructuras bastante diferentes, las plantas y los animales comparten algunas similitudes básicas en su desarrollo, como, por ejemplo:
 - a. La importancia de los movimientos de las células y los tejidos.
 - b. La importancia del aumento selectivo del tamaño de las células.
 - c. La importancia de los genes homeóticos que contienen homeocajas.
 - d. La retención de los tejidos meristemáticos en el adulto.
 - e. Genes reguladores maestros que codifican proteínas fijadoras de DNA.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Hay genes importantes para el desarrollo embrionario de los animales como, por ejemplo, los genes que contienen homeocajas, que se conservaron de forma relativamente adecuada durante la evolución; esto significa que presentan más similitudes entre las distintas especies que muchos otros genes. ¿Por qué?

Problemas científicos

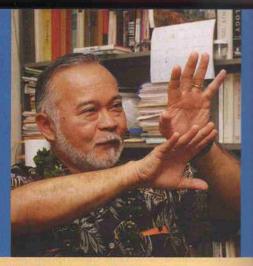
Las células madre de un organismo adulto pueden dividirse para formar dos células madre, hijas, lo que permite mantener una población de células relativamente indiferenciadas. Como alternativa, una división mitótica determinada puede producir una célula hija que siga siendo célula madre y una segunda célula hija que inicie una vía de diferenciación. Proponga una o más hipótesis para explicar la forma en que se produce esto. (*Nota:* no hay una respuesta simple para esta pregunta pero vale la pena considerarla. Para obtener sugerencias observe la figura 21-16a.)

Ciencia, tecnología y sociedad

Los fondos gubernamentales para la investigación sobre células madre embrionarias representan un tema de debate político. ¿Por qué este debate es tan intenso? Resuma los argumentos a favor y en contra de la investigación sobre células madre embrionarias y exprese su propia posición sobre este tema.

OVINDAD UNIDAD

Mecanismos de la evolución



ENTREVISTA A

Kenneth Kaneshiro

Las islas Hawai son uno de los laboratorios naturales más grandes de la Tierra que ayudan a entender los mecanismos de la evolución. El Dr. Kenneth Kaneshiro contribuyó mucho a esa comprensión mediante su investigación sobre las diversas especies de moscas Drosophila hawaianas. El profesor Kaneshiro es el director del Hawaiian Evolutionary Biology Program en la Universidad de Hawai, Manoa, donde también es director del Center for Conservation Research and Training. Conocí por primera vez al Dr. Kaneshiro en 2003, cuando visité el Iolani School de Honolulu, donde inició sus estudios. Fue una gran alegría regresar a Hawai un año después para realizar esta entrevista. ¡Me encanta este trabajo!

¿Cómo se formaron las islas Hawai?

Las islas tienen una edad geológica muy joven; la más antigua, Kauai, tiene apenas unos 5 a 6 millones de años de edad. Emergieron cuando la placa del Pacífico se desplazó hacia el noroeste sobre una zona caliente volcánica en el fondo del mar. La isla más joven, la Big Island de Hawai, actualmente está sobre ese foco volcánico, y hay una isla nueva, Loihi, que está comenzando a formarse como una montaña submarina al sudeste de la Big Island.

¿Y qué hace que las islas Hawai sean un sitio tan atractivo para estudiar la evolución?

En primer lugar, son las masas de tierra más aisladas en el mundo, localizadas en el centro del Pacífico, separadas de los continentes por casi 3 200 km en cualquier dirección. Por lo tanto, cualquier especie que llegaó hasta aquí —por ejemplo, flotando en el viento a través del océano— la población fundadora estuvo aislada de cualquier flujo génico de otras poblaciones de esa especie. Asimismo, algunos de los organismos que llegaron hasta aquí se desposaron profusa-

mente en nuevas especies al colonizar otras islas. Ya que las islas se formaron en fila india, desde Kauai hasta la Big Island, hay una secuencia cronológica del origen de las especies a medida que los fundadores se desplazaron de las islas más antiguas a las islas más recientes. En el caso de *Drosophila*, la evidencia apunta a un solo fundador (una hembra fertilizada) que llegó a las islas hace varios millones de años y cuya progenie eventualmente se diversificó en las más de 500 especies descritas de moscas *Drosophila* hawaianas. Esto constituye alrededor de un cuarto de todas las especies conocidas de *Drosophila* en el mundo.

Obviamente, hay muchas más especies de *Drosophila* que islas. ¿Contribuyó la variación ambiental de cada isla a esa diversificación de especies?

Sí, las diferencias en altura, lluvias y otros factores hacen que cada isla sea muy diferente en su medio ambiente. Asimismo, cada una tiene lo que se denominan *kipukas*, "islas" de vegetación rodeadas por lava. Por lo tanto, hay islas dentro de las islas, con la lava formando barreras entre las kipukas. Por ejemplo, estudiamos dos kipukas en la Big Island que estaban comunicadas antes de que un flujo de lava las separara hace aproximadamente 100 años y se están detectando diferencias genéticas significativas entre las poblaciones de *Drosophila* que viven en ellas. Pertenecen a la misma especie, pero comienzan a divergir. La especiación aún es un proceso muy dinámico en las islas de Hawai.

¿Cómo se desarrolló su interés por la biología?

Probablemente comenzó cuando era niño criándome aquí en Hawai. Cuando mi padre nos llevaba a pescar alrededor de Oahu, era muy científico, aunque a mí no me parecía así en ese momento. Mi padre analizaba las mareas y los vientos, y hacía concordar los colores de sus cebos para pescar con los tipos de peces que podían encontrarse en ese lugar. Aún hoy, cuando voy a pescar aplico esas lecciones de mi padre. Pienso que ese tipo de abordaje científico para la pesca fue lo primero que hizo que me interesara por la biología.

¿Cuándo se dirigió ese interés hacia la biología evolutiva?

Cuando comencé aquí, en la Universidad de Hawai, quería estudiar biología marina. No obstante, por presiones familiares me apunté al programa de ingreso a Medicina. Para ayudar a pagar mis estudios, comencé a trabajar en The Hawaiian Drosophila Project, donde comencé como ayudante en el laboratorio y aprendí cômo se preparaban los nutrientes para alimentar a las moscas. En pocos meses ya participaba en investigación, disecaba genitales y examinaba otros caracteres morfológicos que nos ofrecen claves sobre la historia evolutiva de las especies hawaianas de Drosophila. También tuve la oportunidad de realizar trabajos de campo. Entonces, la ecología también formó parte de mi educación de pregrado, no tanto desde de las clases, sino por mi participación en la investigación sobre Drosophila. Cada verano, 10 a 12 destacados científicos con especialidades de investigación diferentes concurrían de visita para trabajar en varios proyectos sobre Drosophila. Mirar por encima de los hombros de estas eminencias científicas cuando todavía no estaba graduado realmente me atrapó. Después de graduarme me dediqué a trabajar en entomología, para poder continuar con el estudio las moscas Drosophila hawaianas.

Y ese trabajo incluyó su investigación en la conducta del apareamiento en *Drosophila*. Creo que muchos estudiantes se sorprenderán al saber que estas moscas cortejan a sus parejas.

El cortejo entre machos y hembras es muy sofisticado. Asimismo, la conducta del apareamiento también incluye la competencia entre los machos. Un macho defenderá el territorio hacia el que son atraídas las hembras para aparearse. En una especie de *Drosophila*, por ejemplo, los machos tienen cabezas muy anchas, y dos machos enfrentarán sus cabezas uno contra el otro—como los carneros— y luego cada uno empujará al otro hacia atrás y adelante combatiendo por ese territorio. En otras especies, la competencia es como una lucha de sumo; los machos se paran "en las puntas del pie" sobre sus patas traseras, luchando con sus patas medias y delanteras, y traban sus

cabezas. Sin embargo, un buen luchador no implica ser también un buen amante. Para una mosca macho, la capacidad de vencer y ahuyentar a otros machos defendiendo su territorio le confiere la oportunidad de encontrarse con las hembras, pero todavía tiene que ser capaz de realizar los comportamientos muy complejos que satisfacen los requerimientos del cortejo de una hembra.

¿Cuáles, por ejemplo?

En una especie, el macho levanta su abdomen hacia arriba, por encima de su cabeza, en una pose similar a un escorpión. Esto presenta a la hembra una fila de cerdas especializadas que están en la cara inferior del abdomen. Cada cerda es aplanada como un abanico. Entonces, el macho hace vibrar su abdomen y las cerdas exhalan un vapor sexualmente atractivo que se denomina feromona y es secretado por una glándula abdominal. A la vez, el macho extiende sus alas y las bate hacia atrás y adelante, emitiendo un sonido. Mientras danza y canta, el macho extiende su aparato bucal desde una cara muy blanca. Como respuesta, la hembra efectivamente besa al macho. El apareamiento se produce solamente si el macho puede realizar este cortejo elaborado.

De acuerdo con el modelo que en el presente se conoce como "hipótesis de Kaneshiro", los cambios en esa conducta de apareamiento desempeñaron un papel fundamental en el origen de las especies hawaianas de *Drosophila*, especialmente, en las etapas tempranas de la especiación. ¿Cuál es la idea básica?

Las desviaciones en la conducta de apareamiento pueden producirse en una población pequeña después de un evento de fundación. Digamos que usted tiene una población de moscas en Kauai, la isla más antigua. Luego emerge Oahu, y una hembra fertilizada llega por casualidad a esta isla. Puede fundar una población nueva en Oahu con unos pocos cientos de descendientes. La capacidad de los machos para realizar los rituales del cortejo original de la especie variará. No obstante, en una población tan pequeña, las hembras que sean demasiado exigentes tendrán menos oportunidad de reproducirse que las otras, que encontrarán más parejas que están dispuestas a aceptar. Entonces, la selección favorecerá las combinaciones nuevas de genes que combinan las adaptaciones al nuevo medio ambiente con un comportamiento menos rígido para el apareamiento en relación con la especie "progenitora" de la isla de Kauai. Esto explicaría por qué la conducta de elección de pareja sea característicamente de mayor complejidad en las especies más antiguas de Drosophila. Pienso que estas desviaciones en la conducta de apareamiento fueron muy importantes en la evolución de Drosophila hawaiana y, probablemente, también en muchos otros grupos de organismos.

Mientras los biólogos estudian la evolución de esa diversidad de especies en Hawai, las islas fueron designadas un punto caliente de biodiversidad, lo que significa que muchas especies están en peligro. ¿Cuáles son las amenazas más grandes a la biodiversidad en Hawai?

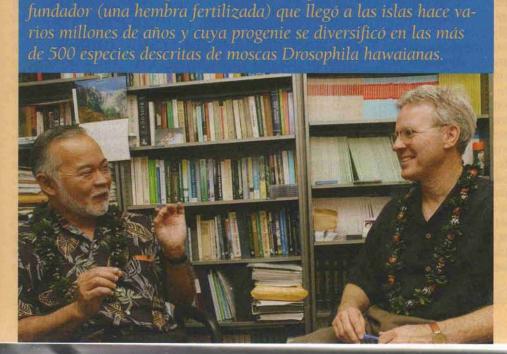
Una de ellas es la destrucción del hábitat, pero el impacto de las especies invasoras—no nativas que son traídas a las islas de manera accidental o intencional— es probablemente la mayor amenaza, las hormigas pueden ser el problema número uno. En Hawai no hay hormigas nativas; son todas extranjeras. Su alimentación en los ecosistemas de los bosques nativos impactó gravemente en la fauna nativa de artrópodos. Las ratas

invasoras amenazan a los pájaros nativos al introducirse en los nidos y comerse los huevos y los pichones. Los jabalíes también son un problema importante. Ellos descienden de la hibridación entre los cerdos que los hawaianos nativos trajeron a las islas y los cerdos traídos por los europeos. Los jabalíes excavan en los bosques, lo que origina charcos donde crecen los mosquitos. Los mosquitos son portadores de patógenos que causan paludismo en las aves. Además, las plantas invasoras se multiplican y desplazan a muchas especies de plantas nativas. Lamentablemente, a pesar de su tamaño pequeño, Hawai es la capital de la extinción en los Estados Unidos y, quizás, en el mundo.

Una de sus funciones es su actividad como director del Center for Conservation Research and Training de la Universidad de Hawai. ¿Qué tipo de trabajo realiza este Centro?

Nuestro interés por la investigación en biologia conservacionista se basa principalmente en el ecosistema y en un abordaje ecorregional: lo que pasa en la cima de las montañas afecta a los ecosistemas de forma descendente, hasta los arrecifes de coral, y aún más allá. Pienso que tenemos que comprender esta relación entre los ecosistemas para proteger la biodiversidad de las islas. El Centro también tiene un compromiso educativo importante. Tenemos una beca de la National Science Foundation que financia programas externos donde nuestros estudiantes graduados trabajan con niños de la escuela primaria y asesoran a sus maestros. Llevamos a estos estudiantes al campo para que participen en trabajos de investigación: recolectan datos científicos válidos, descubren especies nuevas y nos ayudan a comprender cómo erradicar alguna de las especies extrañas. El gran número de estos científicos jóvenes nos permite hacer cierto tipo de determinaciones que serían imposibles de otra manera. Por ejemplo, para analizar los contaminantes de una corriente de agua, los investigadores habitualmente tomarian muestras de agua en unos pocos puntos de la corriente del río. Sin embargo, nuestros estudiantes graduados trabajaron con 320 alumnos de séptimo grado para obtener muestras de agua durante todo el trayecto, desde una cascada en la montaña hasta la desembocadura del río en el océano. Para mí, esta clase de educación ambiental, que comienza a una edad muy temprana, aumentará la conciencia pública y nos hará a todos más eficaces en la protección de nuestras reservas de agua y nuestros ecosistemas nativos.

¡Aloha y mahalo, Dr. Kaneshiro!



Descendencia con modificación: una visión darwiniana de la vida



▲ Fig. 22-1. Una iguana marina, bien adaptada a su hábitat rocoso en las islas Galápagos.

Conceptos clave

- 22-1 La revolución darwiniana desafió los puntos de vista tradicionales sobre una Tierra joven habitada por especies que no cambiaron
- 22-2 En El origen de las especies, Darwin propuso que las especies cambian mediante la selección natural
- 22-3 La teoría de Darwin explica una amplia gama de observaciones

Panorama general

Darwin introduce una teoría revolucionaria

l 24 de noviembre de 1859 comenzó una nueva era de la biología, cuando Charles Darwin publicó el texto Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural. El libro de Darwin presentó una imagen coherente de la vida, al conectar puntos aislados que alguna vez formaron parte de una distribución confusa de observaciones no relacionadas. El origen de las especies enfocó la atención de los biólogos sobre la gran diversidad de organismos; sus origenes y relaciones, sus semejanzas y diferencias, su distribución geográfica y sus adaptaciones a los ambientes circundantes (fig. 22-1).

Darwin introdujo dos contribuciones importantes en *El origen de las especies*. La primera fue presentar evidencias de que la gran variedad de especies de organismos que habitan actualmente en la Tierra son descendientes de otras ancestrales que eran diferentes a las modernas. La segunda fue la propuesta de un mecanismo para este proceso evolutivo, que denominó **selección natural**. La idea básica de la selección natural es que una población puede cambiarse a través de las generaciones si los individuos que poseen ciertos rasgos heredables producen más descendencia que otros. El resultado de la selección natural es la **adaptación evolutiva**, una acumulación de características heredadas que facilitan la capacidad del organismo para sobrevivir y reproducirse en ambientes específicos.

En términos modernos, podemos definir la evolución como una modificación a través del tiempo de la composición genética de una población. Finalmente, una población puede acumular modificaciones suficientes para constituir una especie nueva, una forma de vida novedosa. Por esa razón, también podemos utilizar el término evolución en una escala mayor para significar la aparición gradual de toda la diversidad biológica, desde los microorganismos primitivos hasta la variedad enorme de organismos vivos del presente.

La evolución es un concepto tan fundamental que su estudio ilumina a la biología en todos sus niveles, desde las moléculas hasta los ecosistemas, y continúa transformando la medicina, la agricultura, la biotecnología y la biología de la conservación. Ustedes ya se han enfrentado con la evolución como el hilo temático principal a través de este libro. En este capítulo aprenderán el desarrollo histórico de la visión darwiniana de la vida.

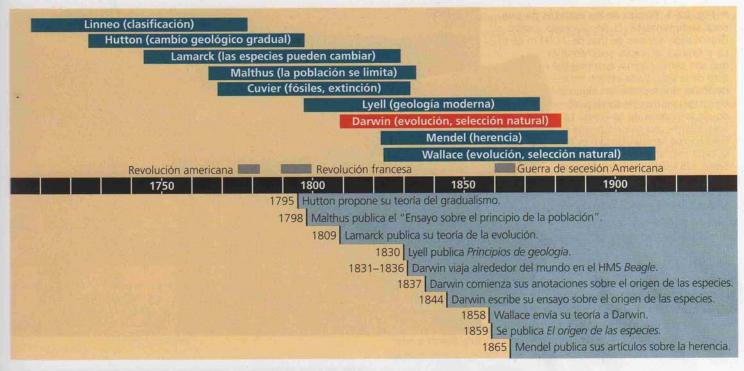
Concepto 22-1

La revolución darwiniana desafió los puntos de vista tradicionales sobre una Tierra joven habitada por especies que no cambiaban

El impacto de una revolución intelectual como el darwinismo depende tanto de aspectos temporales como lógicos. Para comprender por qué las ideas de Darwin fueron revolucionarias, necesitamos examinar sus puntos de vista en el contexto de otras ideas de Occidente acerca de la Tierra y la vida en nuestro planeta (fig. 22-2).

Resistencia a la idea de la evolución

El origen de las especies no solo desafió los puntos de vista científicos que predominaban en esa época, sino que también con-



▲ Fig. 22-2. El contexto histórico de la vida y las ideas de Darwin. Las barras de color azul oscuro por encima de la línea de tiempo representan las vidas de algunos individuos cuyas ideas contribuyeron a nuestra comprensión moderna de la evolución.

movió las raíces más profundas de la cultura occidental. El punto de vista de Darwin se oponía frontalmente a las creencias tradicionales de que la Tierra tenía solo unos pocos miles de años de existencia, y que estaba poblada por formas de vida que se habían creado en un principio y que permanecían sin cambiar desde entonces. El libro de Darwin fue un desafío para una visión del mundo que había predominado durante siglos.

La escala de la naturaleza y la clasificación de las especies

Aunque varios filósofos griegos habían sugerido que la vida podría haber evolucionado de forma gradual, Aristóteles (384–322 a. C.), un filósofo que tuvo una gran influencia en la ciencia primitiva de Occidente, consideraba que las especies eran fijas (no cambiaban). Mediante sus observaciones de la naturaleza, Aristóteles reconoció ciertas "afinidades" entre los seres vivos, por lo que llegó a la conclusión de que las formas de vida podrían estar ordenadas en una escalera, o escala, de complejidad creciente, llamada después scala naturae ("escala de la naturaleza"). Cada forma de vida, perfecta y permanente, tenía su peldaño asignado en esta escalera.

Estas ideas coincidían con el relato de la creación en el Antiguo Testamento, que sostiene que las especies fueron diseñadas individualmente por Dios y, por esa razón, eran perfectas. En el siglo XVIII, muchos científicos interpretaban las soberbias adaptaciones de los organismos a sus ambientes como una evidencia de que el Creador diseñó cada especie con un propósito determinado.

Uno de esos científicos fue Carlos Linneo (1707-1778), médico y botánico sueco que intentó clasificar la diversidad de la vida "para la mayor gloria de Dios". Linneo fue el fundador de la **taxonomía**, la rama de la biología que se ocupa de nombrar y clasificar los organismos. Desarrolló el sistema de dos términos,

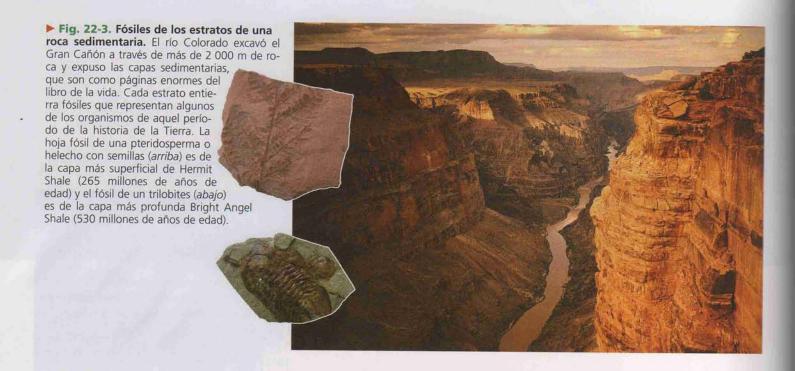
o binomial, que todavía se utiliza, para denominar a los organismos de acuerdo con su género y especie. A diferencia de la jerarquía lineal de la escala de la naturaleza, Linneo adoptó un sistema de clasificación en grupos, y agrupó especies similares en categorías generales crecientes. Por ejemplo, especies similares se agrupan en el mismo género, géneros similares se agrupan en la misma familia, y así sucesivamente (véase fig. 1-14).

Para Linneo, la observación de algunas especies parecidas a otras no implicaba un parentesco evolutivo, sino más bien el patrón de su creación. Sin embargo, un siglo después, su sistema taxonómico desempeñaría un papel importante en los argumentos de Darwin a favor de la evolución.

Fósiles, Cuvier y el catastrofismo

El estudio de los fósiles también contribuyó con las bases de las ideas de Darwin. Los **fósiles** son remanentes o rastros de organismos del pasado. La mayoría de los fósiles se encuentran en las **rocas sedimentarias**, formadas por la arena y el fango que se precipitan en el fondo de los mares, lagos y pantanos. Nuevas capas de sedimento cubren las anteriores y las comprimen en capas superpuestas de roca que se denominan estratos. Posteriormente, la erosión puede excavar los estratos superiores (más jóvenes) y revelar los más antiguos que fueron enterrados. Los fósiles de cada capa proporcionan una visión rápida de algunos de los organismos que poblaron la Tierra en la época en que se formó esa capa **(fig. 22-3).**

La paleontología, el estudio de los fósiles, fue desarrollada ampliamente por el científico francés Georges Cuvier (1769–1832). Al examinar las capas de las rocas en una región alrededor de París, Cuvier observó que cuanto más profundos (antiguos) eran los estratos, tanto más diferentes eran los fósiles con respecto a la vida actual. También observó que desde un es-



trato al siguiente aparecían algunas especies nuevas, mientras que otras desaparecían. Cuvier dedujo que las extinciones debieron haber sido frecuentes en la historia de la vida. Entonces se opuso con firmeza a la idea de un cambio evolutivo gradual. En oposición a esta idea, defendió el **catastrofismo**, y especuló que cada frontera entre los estratos representaba una catástrofe, como una inundación o una sequía, en las que se destruyeron muchas de las especies que vivían en esa época. Propuso que estas catástrofes periódicas estaban habitualmente confinadas a regiones geográficas localizadas, que luego se repoblaban por especies que inmigraban de otras áreas.

Teorías del gradualismo

A diferencia del catastrofismo, el trabajo de otros científicos promovió el concepto del **gradualismo**, la idea de que pueden tener lugar cambios profundos por medio de un efecto acumulado de procesos lentos pero continuos. En 1795, el géologo escocés James Hutton (1726–1797) propuso que las características geológicas de la Tierra podrían explicarse por mecanismos graduales que *actualmente* operan en el mundo. Sugirió que los valles se forman por el desgaste de los ríos que fluyen a través de las rocas, y que las rocas sedimentarias que contienen fósiles marinos se formaron por partículas erosionadas de la tierra que fueron transportadas por los ríos hacia el mar.

El geólogo más importante del tiempo de Darwin, Charles Lyell (1797–1875), incorporó el pensamiento de Hutton en una teoría más amplia que se conoce como **uniformitarianismo**. Lyell propuso que en la actualidad operan los mismos procesos geológicos que en el pasado y a la misma velocidad.

Las ideas de Hutton y Lyell ejercieron una influencia considerable en el pensamiento de Darwin. Darwin coincidía en que si los cambios geológicos son consecuencia de acciones lentas y continuas en vez de acontecimientos súbitos, entonces la Tierra debería ser mucho más vieja que los 6 000 años que estimaban los teólogos. Después razonó que quizá procesos similarmente lentos y sutiles podrían haber actuado sobre los organismos vi-

vos durante un período prolongado, y producir cambios sustanciales. Sin embargo, Darwin no fue el primero en aplicar el principio del gradualismo a la evolución.

Teoría de la evolución de Lamarck

Durante el siglo XVIII, muchos naturalistas (incluido el abuelo de Darwin, Erasmus Darwin) sugirieron que la vida evoluciona a medida que el medio ambiente cambia. No obstante, solamente uno de los antecesores de Charles Darwin desarrolló un método exhaustivo que explicaba *cómo* evoluciona la vida: el biólogo francés Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829). Lamentablemente, en la actualidad, no se le recuerda a Lamarck por su reconocimiento visionario de que los cambios evolutivos explican el registro fósil y las adaptaciones del organismo a su ambiente, sino por el mecanismo incorrecto que propuso para explicar cómo se produce la evolución.

Lamarck publicó su teoría en 1809, el año en que nació Darwin. Al comparar las especies actuales con formas fósiles, Lamarck observó lo que parecían ser varias líneas de descendencia, cada una con una serie cronológica de fósiles más antiguos y más jóvenes que conducían hasta especies vivientes. Explicó esta observación mediante dos principios que en ese tiempo fueron generalmente aceptados. El primero fue el uso y desuso, la idea de que las partes del cuerpo que se utilizan mucho se hacen más grandes y fuertes, mientras que las que no se emplean se deterioran. Como ejemplo, citaba una jirafa que estira su cuello para alcanzar las hojas en las ramas más elevadas. El segundo principio, la herencia de las características adquiridas, sostiene que un organismo puede transmitir estas modificaciones a su descendencia. Lamarck razonó que el cuello largo y muscular de la jirafa viviente había evolucionado durante varias generaciones, a medida que las jirafas estiraban su cuello cada vez más. Lamarck también pensaba que la evolución se produce porque los organismos tienen un impulso innato a hacerse más complejos. Darwin rechazó esta idea a favor de la selección natural, pero él también pensaba que se introdujeron variaciones en el proceso evolutivo mediante la herencia de las características adquiridas. Sin embar-



▲ Fig. 22-4. Los rasgos adquiridos no pueden heredarse. Este árbol bonsai fue entren ado" para crecer como un árbol enano al podarlo y darle forma. Sin embargo, las semillas de este árbol producirían descendencia de tamaño normal.

go, nuestros conocimientos modernos de genética refutan este principio; no hay evidencias de que las características adquiridas puedan heredarse (fig. 22-4).

Lamarck fue calumniado en su época, en especial, por Cuvier, quien negaba que las especies alguna vez evolucionaron. Sin embargo, retrospectivamente, debemos a Lamarck, sus observaciones claras y profundas de la naturaleza y el reconocimiento del cambio evolutivo gradual como la mejor explicación para estas observaciones.

Evaluación de conceptos

- ¿Cuáles de los individuos mencionados en esta sección consideraban que las especies eran fijas, y quiénes las veían como capaces de modificarse con el paso del tiempo?
- 2. ¿Cuál era la teoría de la evolución de Lamarck? Explique su significado.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 22-2

En El origen de las especies, Darwin propuso que las especies cambian mediante la selección natural

A fines del siglo XIX era una creencia general que las especies habían permanecido sin modificarse desde su creación. Algunas dudas acerca de la permanencia de las especies empe-

zaban a desarrollarse, pero nadie hubiera podido predecir la atronadora tormenta que se asomaba por el horizonte.

Investigaciones de Darwin

Charles Darwin (1809–1882) nació en Shrewsbury, en el oeste de Inglaterra. Ya desde niño demostraba gran interés por la naturaleza. Cuando no leía libros sobre la naturaleza, pescaba, cazaba o coleccionaba insectos. El padre de Darwin, un médico eminente, no veía para su hijo de 16 años futuro alguno como naturalista y le envió a la Universidad de Edimburgo a estudiar medicina. Pero a Charles, los estudios de medicina le parecieron aburridos y la cirugía, antes del descubrimiento de la anestesia, horripilante. Dejó Edimburgo sin graduarse e ingresó en la Universidad de Cambridge con la intención de convertirse en clérigo. En aquellos tiempos en Inglaterra, muchos estudiantes de ciencias pertenecían al clero.

En Cambridge, Darwin se convirtió en el protegido del reverendo John Henslow, profesor de botánica. Cuando Darwin se graduó, Henslow recomendó al joven recién graduado al capitán Robert FitzRoy, que preparaba el barco de reconocimiento HMS Beagle para un viaje alrededor del mundo. FitzRoy aceptó a Darwin a bordo por su educación, su edad y clase social, que eran semejantes a las del capitán.

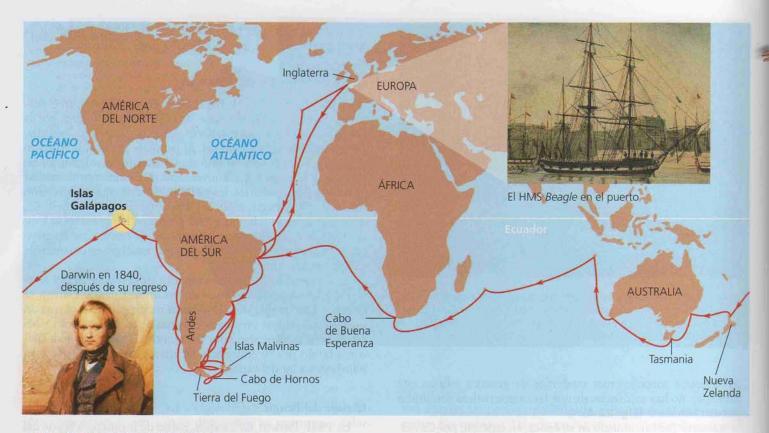
El viaje del Beagle

En 1831, Darwin, de 22 años, partió de Inglaterra a bordo del *Beagle*. La misión principal del viaje era cartografiar estrechos pocos conocidos de la costa sudamericana. Mientras la tripulación del barco reconocía la costa, Darwin pasaba la mayor parte de su tiempo en la orilla, observando y coleccionando miles de plantas y animales de América del Sur. Observó las diferentes adaptaciones de las plantas y los animales que habitaban en ambientes tan diversos como las selvas de Brasil, las praderas extensas de la pampa argentina, las tierras desoladas de Tierra del Fuego cerca de la Antártida, y las alturas imponentes de la cordillera de los Andes.

Darwin observó que las plantas y los animales de las regiones templadas de América del Sur se parecían mucho más a las especies que vivían en los trópicos que a las de las regiones templadas de Europa. Más aún, los fósiles que encontró, aunque diferían con claridad de las especies vivientes, eran claramente sudamericanos por su parecido con los organismos vivos de ese continente.

Las observaciones geológicas también impresionaron a Darwin durante el viaje. A pesar de sus ataques de cinetosis (mareos por movimiento), leyó los *Principios de Geología* de Lyell mientras viajaba en el *Beagle*. Experimentó de forma directa el cambio geológico cuando un terremoto violento afectó la costa de Chile, y observó después que el nivel de la costa había ascendido varios pies. Cuando encontró fósiles de organismos oceánicos en las montañas de los Andes, dedujo que las rocas que contenían los fósiles podrían haber llegado a esa altura por una serie de terremotos. Estas observaciones reforzaron lo que había aprendido de Lyell: la evidencia física no sostenía el punto de vista tradicional de una Tierra estática con solo unos pocos miles de años de edad.

El interés de Darwin en la distribución geográfica de las especies se intensificó aun más con la detención del *Beagle* en las Galápagos, un grupo de islas volcánicas de edad geológica joven localizadas cerca del Ecuador, aproximadamente, a 900 km al oeste de América del Sur (fig. 22-5). Darwin estaba fascinado por



▲ Fig. 22-5. El viaje del HMS Beagle.

los organismos poco comunes que encontró allí. Entre las aves que coleccionó de las Galápagos había varias clases de pinzones que, aunque eran bastante similares, parecían pertenecer a especies diferentes. Algunas eran exclusivas de islas individuales, mientras que otras estaban distribuidas sobre dos o más islas adyacentes. Sin embargo, Darwin no comprendió totalmente el significado de estas observaciones hasta su regreso a Inglaterra en 1836. Él y otros descubrieron que, aunque los animales de las Galápagos se parecían a las especies que vivían en el continente sudamericano, la mayoría no vivía en otra parte del mundo. Formuló la hipótesis de que las Galápagos habían sido colonizadas por organismos extraviados que provenían del continente sudamericano y luego se habían diversificado en las diferentes islas.

El foco de Darwin en la adaptación

Cuando Darwin reconsideró todo lo que había observado durante su viaje, comenzó a percibir la adaptación al medio ambiente y el origen de especies nuevas como dos procesos estrechamente relacionados. ¿Podría originarse una especie nueva a partir de una forma ancestral mediante una acumulación gradual de adaptaciones a un ambiente diferente? Según estudios realizados años después del viaje de Darwin, los biólogos llegaron a la conclusión que esto es precisamente lo que sucedió con los pinzones de las islas Galápagos. Sus picos y sus conductas están adaptados a los alimentos específicos disponibles en el lugar donde habitan (fig. 22-6). Darwin se dio cuenta de que una explicación para esas adaptaciones era esencial para comprender la evolución.

Al comienzo de la década de 1840, Darwin había elaborado los elementos principales de su teoría de la selección natural co-

mo mecanismo de la evolución. Sin embargo, todavía no había publicado sus ideas. Estaba mal de salud y rara vez dejaba su casa en las cercanías de Londres. A pesar de su privacidad, Darwin no estaba aislado. Ya famoso como naturalista por las cartas y los especímenes que había enviado a Inglaterra durante el viaje del Beagle, Darwin mantenía una amplia correspondencia con muchos científicos de diferentes partes del mundo y era visitado con frecuencia por Lyell, Henslow y otros.

En 1844, Darwin escribió un ensayo extenso sobre el origen de las especies y la selección natural. Sin embargo, fue reticente a manifestar su teoría públicamente, quizás porque sabía por anticipado la conmoción que causaría. Darwin le pidió a su mujer que publicara este ensayo si moría antes de finalizar una obra más completa. A pesar de que postergaba su publicación, continuaba recopilando evidencias que apoyaban su teoría. Lyell, aunque él mismo no estaba convencido de la evolución, le insistía a Darwin para que publicase algo sobre el tema antes de que algún otro llegara a las mismas conclusiones y las expusiera primero.

En junio de 1858, la predicción de Lyell se hizo realidad. Darwin recibió un manuscrito de Alfred Russel Wallace (1823–1913), un joven naturalista británico que trabajaba en las Indias Orientales y que había desarrollado una teoría de la selección natural similar a la de Darwin. Wallace le pidió a Darwin que evaluara su trabajo y se lo transmitiera a Lyell, si ameritaba ser publicado. Darwin se quejaba, al escribir a Lyell: "Vuestras palabras se han hecho realidad como una venganza... Nunca he visto una coincidencia tan llamativa... de manera que toda mi originalidad, no importa cuánta sea, quedará hecha añicos". Entonces, Lyell y un colega presentaron la publicación de Wallace, junto con extractos del ensayo inédito de Darwin de 1844, en la Sociedad Linneana de Londres el 1 de julio de 1858. Darwin fi-

▶ Fig. 22-6 Variación en los picos de los pinzones de Galápagos. Las islas Galápagos son el hábitat de más de una docena de especies de pinzones estrechamente emparentados, algunos de los cuales se encuentran solo en una isla. Las diferencias más llamativas entre ellos son sus picos, que están adaptados a dietas específicas.



(a) Comedor de cactus. El pico largo, agudo, del pinzón terrestre cactero (Geospiza scandens) le ayuda a desgarrar y comer las flores y la pulpa del cactus.

pinzón terrestre (Geospiza magnirostris) tiene un gran pico adaptado para romper las semillas que caen al suelo.

(b) Comedor de insectos. El pinzón gorjeador verde (Certhidea olivacea) utiliza su pico estrecho y puntiagudo para atrapar insectos.

nalizó rápidamente *El origen de las especies* y la publicó el año siguiente. A pesar de que Wallace había terminado primero de escribir sus ideas para su publicación, era un gran admirador de Darwin y estaba de acuerdo con que Darwin había desarrollado la teoría de la selección natural de forma tan extensiva que debía ser recordado como su arquitecto principal.

En el curso de una década, el libro y las propuestas de Darwin habían convencido a la mayor parte de los biólogos de que la diversidad biológica era el producto de la evolución. Darwin tuvo éxito donde los evolucionistas anteriores habían fracasado, sobre todo, porque presentó su razonamiento con una lógica impecable y una avalancha de evidencias de soporte. Pronto continuó su primer libro con otros trabajos pioneros, en particular, una exploración de un tipo de selección natural conocido como selección sexual (véase cap. 23).

El origen de las especies

Al publicar su teoría, Darwin desarrolló dos ideas principales: que la evolución explica la unidad y la diversidad de la vida, y que la selección natural es la causa de la evolución adaptativa.

Descendencia con modificación

En la primera edición de *El origen de las especies*, Darwin no utilizó el término *evolución* prácticamente hasta el final. En su lugar, se refirió a la **descendencia con modificación**, una frase que resume su punto de vista de la vida. Darwin percibió la unidad de la vida, considerando a todos los organismos emparentados por medio de un ancestro que vivió en el pasado remoto. A medida que los descendientes de ese organismo ancestral se dispersaban en diferentes hábitat durante millones de años, acumularon diversas modificaciones, o adaptaciones, que les confirieron unas formas de vida.

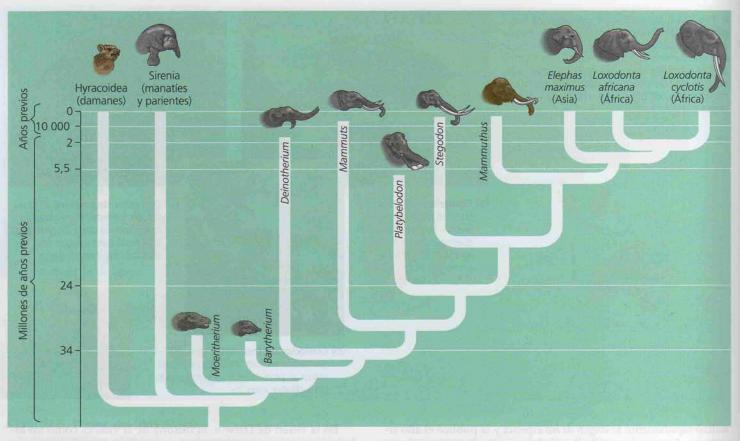
En la visión de Darwin, la historia de la vida es como un árbol, con numerosas ramificaciones que se originan de un tronco común hasta los extremos de los brotes más recientes que representan la diversidad de los organismos vivientes. Cada horquilla del árbol representa un ancestro de todas las líneas de la evolución que después se ramificaron a partir de ese punto. Las especies estrechamente relacionadas, como los elefantes asiáticos y africanos, son muy similares porque comparten la misma línea de descendencia de su ancestro común, hasta una divergencia relativamente reciente (fig. 22-7). La mayor parte de las ramas de la evolución, incluso algunas de las principales, son callejones sin salida; alrededor del 99% de todas las especies que vivieron alguna vez actualmente están extinguidas. Por esa razón no hay animales vivos que llenen el intervalo entre los elefantes y sus parientes más próximos del presente, los manatíes y damanes, aunque se han encontrado algunos fósiles.

Linneo observó que algunos organismos se parecen entre sí mucho más que a otros, pero no vinculó estas similitudes con la evolución. No obstante, como reconoció que la gran diversidad de organismos podría organizarse en "grupos subordinados a grupos" (frase de Darwin), su esquema taxonómico concuerda ampliamente con la teoría de Darwin. Para Darwin, la jerarquía linneana refleja la historia de la ramificación del árbol de la vida, habiendo organismos en diferentes niveles taxonómicos que están relacionados por descender de ancestros comunes.

Selección natural y adaptación

¿Cómo trabaja la selección natural y cómo se explica la adaptación? El biólogo evolutivo Ernst Mayr resumió la lógica de la teoría de Darwin de la selección natural en tres conclusiones basadas en cinco observaciones:*

^{*} Adaptado de E. Mayr, The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance (Cambridge, MA: Harvard University Press, 1982).



▲ Fig. 22-7 Descendencia con modificación. Este árbol evolutivo de los elefantes está basado principalmente en fósiles, su anatomía, orden de aparición en los estratos y distribución geográfica. Obsérvese que la mayoría de las ramas de la descendencia terminan en la extinción. A pesar de sus apariencias tan diferentes, los manatíes y los damanes son los parientes vivos más cercanos de los elefantes (la línea de tiempo no está en escala).

OBSERVACIÓN Nº 1: en cualquier especie, el tamaño de la población se incrementaría exponencialmente si todos los individuos que nacieran se reprodujeran con éxito (fig. 22-8).

OBSERVACIÓN Nº 2: no obstante, las poblaciones tienden a permanecer estables en tamaño, con excepción de las fluctuaciones estacionales.

OBSERVACIÓN Nº 3: los recursos son limitados.

<u>DEDUCCIÓN Nº 1</u>: la producción de un mayor número de individuos de los que el ambiente puede tolerar conduce a una lucha por la existencia entre los individuos de una población, siendo solamente una fracción de su descendencia la que sobrevive a cada generación.

OBSERVACIÓN Nº 4: las características de los miembros de una población varían en gran medida; no hay dos individuos exactamente iguales (fig. 22-9).

exactamente iguales (fig. 22-9).

OBSERVACIÓN N° 5: gran parte de esta variación es heredable

<u>DEDUCCIÓN Nº 2</u>: la supervivencia depende en parte de rasgos heredados. Los individuos cuyos rasgos heredados les confieren una probabilidad elevada de sobrevivir y reproducirse en un ambiente determinado probablemente tendrán mayor descendencia que los individuos con una aptitud menor.

<u>DEDUCCIÓN Nº 3</u>: esta capacidad desigual de los individuos para sobrevivir y reproducirse producirá un cambio gradual en una población, con características favorables que se irán acumulando con el paso de las generaciones.

Darwin percibió una conexión importante entre la selección natural, que resulta de lo que él denominó la lucha por la existencia, y la capacidad de los organismos para "sobrerreproducirse". Aparentemente, llegó a este concepto después de leer en 1798, un ensayo sobre el crecimiento de la población de Thomas Malthus. Malthus consideraba que la mayor parte del sufrimiento humano -la enfermedad, el hambre, la falta de vivienda y la guerra- eran la consecuencia inevitable del potencial de la población humana de aumentar más rápidamente que los alimentos y otros recursos. La capacidad de sobrerreproducirse parece ser una característica de todas las especies (véase fig. 22-8). De la totalidad de huevos que se ponen, hijos que nacen y semillas que se diseminan, solo una fracción minúscula completa su desarrollo y produce descendencia por sí sola. El resto son comidos por otros, mueren de hambre, enferman, no tienen pareja o son incapaces de reproducirse por alguna otra razón.

En cada generación, los factores ambientales filtran las variaciones heredables, favoreciendo algunas más que otras. Los organismos con rasgos favorecidos por el ambiente tienden a producir mayor descendencia que los que no los poseen. Este éxito reproductivo diferencial tiene como resultado que los rasgos favorables estén representados de forma desproporcionada en la siguiente generación. Los incrementos de las frecuencias de rasgos favorables en una población, que se producen de manera constante independientemente de que el ambiente se modifique o no, son una fuente importante de modificación evolutiva.

Selección artificial. Darwin derivó otra parte de su teoría de los muchos ejemplos familiares de cría selectiva de plantas y anima

Fig. 22-8. Superproducción de descendencia. Solamente una rama de un arce tiene docenas de semillas. Si todos los descendientes del árbol sobrevivieran, rápidamente estaríamos rodeados por bosques de arces.





▲ Fig. 22-9. Variación en una población. La variación en el color y los patrones de manchas entre los miembros de esta población de Coccinella algerica (vulgarmente conocida como vaquita de San Antonio o mariquita) es hereditaria. Por esa razón, puede sufrir modificaciones por selección natural.

La selección natural es el éxito reproductivo diferencial (la capacidad desigual de los individuos para sobrevivir y reproducirse) que resulta de la interacción entre individuos que varían en sus rasgos heredables y su ambiente.

A través del tiempo, la selección natural puede aumentar la adaptación de los organismos a su ambiente (fig. 22-

11).

➤ Si un ambiente se modifica a lo largo del tiempo, o si los individuos de una especie concreta se desplazan a un ambiente nuevo, la selección natural puede generar una adaptación a estas nuevas condiciones y a veces originar especies nuevas en este proceso.

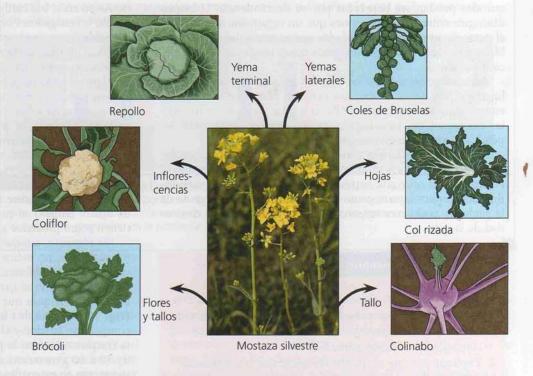
Antes de continuar, necesitamos destacar tres puntos sutiles pero importantes acerca de la evolución por selección natural. El primero es que a pesar de que la selección natural se produce por medio de interacciones entre organismos individuales y su medio ambiente, los individuos no evolucionan. La población es la unidad más pequeña que puede evolucionar (por ahora definiremos una población como un grupo de individuos que se cruzan entre sí, que pertenecen a una especie particular y comparten un área geográfica común). La evolución puede medirse solo como cambios en las proporciones relativas de variaciones heredables en una población durante una sucesión de generaciones.

Otro punto clave es que la selección natural puede amplificar o disminuir *solamente* los rasgos heredables; esto es, los rasgos que se transmiten de los organismos a su descendencia. A pesar de que un organismo puede modificarse mediante sus propias interacciones con el ambiente durante su vida, y que estas características adquiridas puedan incluso adaptar al organismo a su medio ambiente, no hay evidencias de que estas características ad-

les domesticados. Los seres humanos modificaron otras especies durante varias generaciones, seleccionando y criando individuos que poseían rasgos deseables proceso que se denomina selección artificial. Como resultado de la selección artificial, las plantas cultivadas y los animales criados por el hombre, como el ganado o las mascotas tienen con frecuencia poco parecido con sus ancestros salvajes (fig. 22-10).

Si la selección artificial puede alcanzar un cambio tan grande en un período relativamente corto, razonaba Darwin, entonces, lo que él denominó "selección natural" debería ser capaz de hacer una modificación considerable de las especies durante cientos o miles de generaciones. Aun si las ventajas de algunos rasgos heredables sobre otros sean leves, las variaciones ventajosas se acumularán de manera gradual en la población y las menos favorables disminuirán.

Resumen de la selección natural. Enunciemos una vez más las ideas principales de la selección natural:



▲ Fig. 22-10. Selección artificial. Todos estos vegetales fueron seleccionados a partir de una especie de mostaza silvestre. Mediante la selección de variaciones en diferentes partes de la planta, los criadores obtuvieron estos resultados divergentes.

(a) Una mantis flor en Malasia



(b) Una mantis palo en África



▲ Fig. 22-11. El camuflaje como un ejemplo de adaptación evolutiva. Las especies relacionadas de los insectos denominados mantis tienen diversas formas y colores que evolucionaron en diferentes ambientes.

quiridas puedan ser heredadas por su descendencia. Debemos distinguir entre las adaptaciones que un organismo adquiere en el curso de su vida y las heredadas que se acumulan en una población durante varias generaciones como resultado de la selección natural

Además, recuerde que los factores ambientales varían de un lugar a otro y de un momento a otro. Un rasgo que es favorable en una situación puede ser inútil –o incluso dañino– en diferentes circunstancias. La selección natural siempre actúa, pero depende del ambiente qué rasgos sean favorecidos.

Por esa razón, Darwir consideraba la vida como una evolución a través de una acumulación gradual de cambios pequeños. Postuló que la selección natural, al operar en contextos variados durante amplios lapsos, como demostró la ciencia emergente de la geología, podría ser responsable de la totalidad de la diversidad de la vida.

Evaluación de conceptos

- 1. Describa cómo se relacionan los conceptos siguientes con la teoría de la evolución de Darwin mediante la selección natural: sobrerreproducción de poblaciones, recursos limitados y variación heredable.
- 2. Explique por qué no puede afirmarse que un organismo individual evoluciona.

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Concepto 22-3

La teoría de Darwin explica una amplia gama de observaciones

La investigación científica busca causas *naturales* para los fenómenos naturales (véase cap. 1). El poder de la evolución como teoría unificadora es su versatilidad como explicación natural para una diversidad de datos de muchas áreas subordinadas de la biología. Asimismo, como todas las teorías generales en la ciencia, la teoría de la evolución de Darwin aún se pone a prueba, ya que se cuestiona el grado de efectividad para ser responsable de observaciones adicionales y resultados experimentales. Quizás las validaciones más directas de la teoría de Darwin las proporcionen los numerosos casos en los que los científicos pueden observar efectivamente la selección natural en funcionamiento.

La selección natural en acción

Consideremos dos ejemplos de selección natural como mecanismo de evolución en las poblaciones.

Diferentes predadores y poblaciones de P. reticulata

Los Poecilia reticulata (Peters, 1859) (comúnmente conocidos como guppy o pez millón) son peces pequeños de agua dulce que se suelen tener en acuarios caseros. Durante muchos años, John Endler, de la Universidad de California, Santa Bárbara, y David Reznick, de la Universidad de California, Riverside, estudiaron poblaciones salvajes de *P. reticulata* que vivían en el sistema del río Aripo en la isla caribeña de Trinidad.

Los investigadores observaron diferencias significativas entre las poblaciones en el tamaño y la edad promedio en la que los *P. reticulata* alcanzaban la madurez sexual. Estas variaciones tenían correlación con el tipo de predador más activo en esa población. En algunos estanques, el predador principal era *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), un pequeño pez (nombre común: fartet) que se alimenta sobre todo de *P. reticulata* juveniles. En otros estanques, el predador principal es *Crenicichla lepidota* (Heckel, 1840) (comúnmente conocido como pica de dos lunares) de la familia de los cíclidos, un pez más grande que come en mayor medida individuos sexualmente maduros. Los peces *P. reticulata* en las poblaciones que tienen como predador a *C. lepidota* comienzan a reproducirse a una edad más joven y, en promedio son de menor tamaño en su madurez, que los peces *P. reticulata* que tienen como predador a *A. iberus*.

No obstante, aunque la correlación con el tipo de predador fue sugerente, no indica necesariamente una causa y efecto. Para verificar si estas diferencias se debían a la selección natural, Reznick y Endler introdujeron *P. reticulata* de "estanques con picas" a nuevos estanques que contenían *A. iberus* pero no *P. reticulata* (fig. 22-12). Durante los 11 años siguientes, los investigadores compararon la edad y el tamaño en la madurez de los *P. reticulata* trasplantados con la población original. Después de períodos de 30 a 60 generaciones, los ejemplares de *P. reticulata* trasplantados eran en promedio un 14% más pesados en su madurez que los individuos no trasplantados. Es decir, que su edad promedio en la madurez había aumentado. Este resultado confirma la hipótesis de que la selección natural provocó la diferencia en las

poblaciones. La conclusión es que como los peces C. lepidota se alimentan principalmente de los adultos maduros para la reproducción, la probabilidad de que un individuo P. reticulata pueda sobrevivir para reproducirse varias veces es baja. Los ejemplares P. reticulata con el mayor éxito reproductivo en estas lagunas son los que maduran a una edad más temprana y con un tamaño menor, lo que les permite producir por lo menos una progenie antes de crecer al tamaño preferido por C. lepidota. Sin embargo, en las lagunas con A. iberus, los peces P. reticulata que sobreviven a la predación temprana pueden crecer con lentitud v producir varias progenies de su descendencia. Esta investigación de Reznick y Endler es uno de los muchos ejemplos documentados de evolución en ámbitos naturales durante períodos relativamente cortos.

Evolución del HIV resistente a fármacos

Un ejemplo preocupante de la selección natural que continúa produciéndose y que afecta directamente a nuestras vidas es la evolución de los patógenos resistentes a los medicamentos. Este es un problema particular en las bacterias y los virus con velocidades rápidas de reproducción, ya que una variación que hace a los individuos resistentes a un medicamento específico, puede aumentar su frecuencia en la población con gran rapidez.

Consideremos el ejemplo del HIV (virus de la inmunodeficiencia humana), que causa el SIDA (véanse caps. 18 y 43). Los investigadores han desarrollado numerosos medicamentos para combatir a este microorganismo patógeno, pero el uso de estos medicamentos selecciona virus resistentes a estos fármacos. Unos pocos virus resistentes a los medicamentos pueden estar presentes por casualidad al comienzo del tratamiento. Los que sobreviven a las dosis iniciales transmiten los ge-

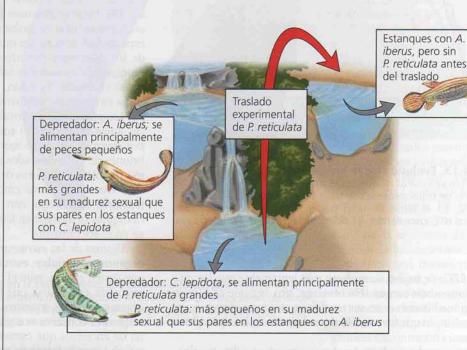
nes que permiten que su progenie resista al fármaco, lo que incrementa con rapidez la frecuencia de los virus resistentes.

En la **figura 22-13** se ilustra la evolución de la resistencia del HIV al medicamento 3TC (lamivudina). Los científicos diseñaron el 3TC para interferir con la transcriptasa inversa, la enzima que el HIV utiliza para copiar su genoma de RNA en el DNA de la célula huésped humana (véase fig. 18-10). Como la molécula de 3TC es similar en su forma al nucleótido C (citosina) del DNA,

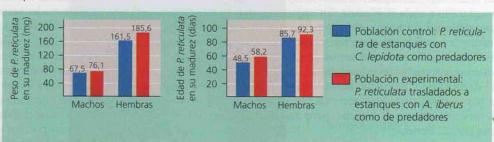
Figura 22-12

investigación: ¿Puede la presión de la predación seleccionar el tamaño y la edad de maduración en *P. reticulata*?

Reznick y Endler trasladaron *P. reticulata* de estanques con *C. lepidota* a estanques con *A. iberus* y midieron la edad y el tamaño promedio de *P. reticulata* en su madurez durante un período de 11 años (30 a 60 generaciones).



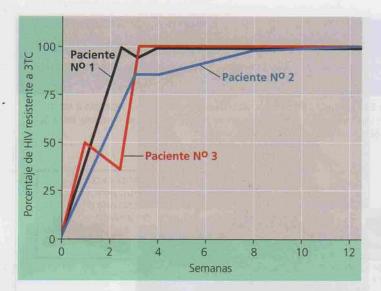
Tras 11 años, el tamaño y la edad promedio de *P. reticulata* en su madurez aumentó en las poblaciones trasladadas en comparación con el tamaño y la edad de *P. reticulata* en las poblaciones control.



Reznick y Endler concluyeron que el cambio de predadores dio como resultado variaciones diferentes en la población (mayor tamaño y maduración más rápida) que fueron favorables. Durante un lapso relativamente corto, esta presión de selección dio como resultado un cambio evolutivo observable en la población experimental.

la transcriptasa inversa del HIV toma una molécula de 3TC en lugar de C y la inserta en una cadena de DNA en crecimiento. Este error impide que continúe la elongación del DNA y, por lo tanto, bloquea la reproducción del HIV.

Las variedades de HIV resistentes al 3TC tienen versiones algo diferentes de la transcriptasa inversa que poseen la capacidad de discriminar entre el medicamento y el nucleótido C normal. Los virus que portan estos genes no tienen ventaja alguna en au-



▲ Fig. 22-13. Evolución de la resistencia a los medicamentos en el HIV. Los virus raros resistentes se multiplican rápidamente cuando cada uno de estos pacientes se trata con el medicamento antirretroviral 3TC. En el lapso de unas pocas semanas, los organismos resistentes al 3TC comprenden el 100% de la población viral en cada caso.

sencia de 3TC; de hecho, se replican más lentamente que los que tienen la forma más común. No obstante, una vez que el 3TC se agrega a su medio ambiente, se transforma en una poderosa fuerza de selección, lo que favorece la reproducción de los individuos resistentes.

En estos ejemplos se destacan dos puntos clave sobre la selección natural. En primer lugar, ésta es más un proceso de edición que un mecanismo de creación. Un medicamento no *crea* patógenos resistentes; *selecciona* los individuos resistentes que ya estaban presentes en la población. En segundo lugar, la selección natural depende del lugar y del momento. En una población genéticamente variable, favorece los mecanismos que aumentan la aptitud en el medio ambiente actual de ese lugar. Lo que es adaptativo en una situación puede ser inútil o incluso dañino en otra. En el ejemplo de *P. reticulata*, los individuos que maduran a una edad temprana y con un tamaño más pequeño tienen una ventaja en un estanque con *C. lepidata*, pero una desventaja en un estanque con *A. iberus*.

Homología, biogeografía y registro fósil

Los dos ejemplos que usted acaba de leer demuestran que la selección natural produce cambios suficientemente rápidos como para poder observarse de manera directa. La teoría de Darwin ofrece una explicación coherente de muchas observaciones realizadas por los investigadores en los campos de la anatomía, la embriología, la biología molecular, la biogeografía y la paleontología.

Homología

El concepto de Darwin de descendencia con modificación puede explicar por qué ciertas características en especies emparentadas tienen una semejanza subyacente, aun cuando puedan presentar funciones muy diferentes. Esta semejanza que resulta de compartir ancestros comunes se conoce como homología.

Homologías anatómicas. La visión de la evolución como un proceso de remodelación es la causa de los hallazgos de la anatomía comparada, disciplina que se ocupa de la comparación de las estructuras corporales entre especies. Las extremidades anteriores de todos los mamíferos, incluidos los hombres, los gatos, las ballenas y los murciélagos, tienen el mismo ordenamiento de huesos desde el hombro hasta el extremo de los dedos, a pesar de que estos apéndices pueden tener funciones muy diferentes: levantar objetos, caminar, nadar y volar (fig. 22-14). Estas semejanzas anatómicas llamativas no existirían si estas estructuras se hubieran originado por separado en cada especie. Los brazos, los miembros anteriores, las aletas y las alas de los diferentes mamíferos son estructuras homólogas que representan variaciones sobre una parte estructural que ya existía en su ancestro común.

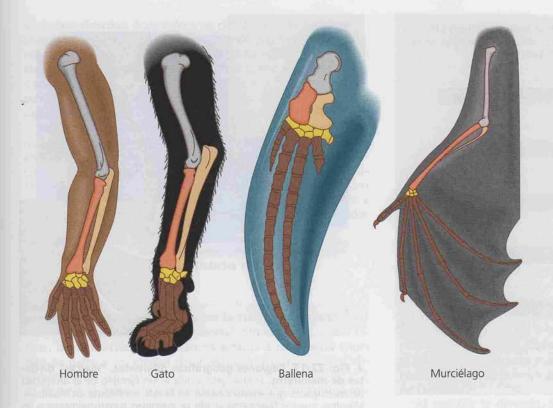
La embriología comparada, esto es, la comparación de las etapas tempranas del desarrollo animal, revela homologías anatómicas adicionales que no son visibles en los organismos adultos. Por ejemplo, en cierto momento de su desarrollo, todos los embriones de los vertebrados tienen colas por detrás del ano, así como también estructuras denominadas bolsas faríngeas (fig. 22-15). Estas estructuras embrionarias se desarrollan en otras estructuras homólogas con funciones muy diferentes, como las branquias (o agallas) en los peces y partes de los oídos y la faringe en el ser humano.

Algunas de las estructuras homólogas más intrigantes son los **órganos vestigiales**, estructuras de importancia marginal, si es que tienen alguna, para el organismo. Los órganos vestigiales son restos de estructuras que tuvieron funciones importantes en el organismo de los ancestros. Por ejemplo, el esqueleto de algunas serpientes conserva vestigios de la pelvis y los huesos de la pierna de ancestros que caminaban. Como estos miembros eran un estorbo para la forma de vida, la selección natural favoreció a los ancestros de las serpientes que tenían miembros progresivamente más pequeños. No observaríamos estas estructuras vestigiales si las serpientes se hubieran originado de forma independiente de los otros animales vertebrados.

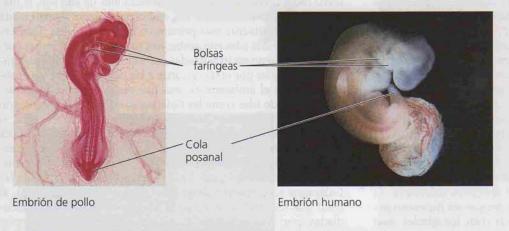
Como la evolución solo puede modificar estructuras y funciones existentes, con frecuencia produce resultados imperfectos. Por ejemplo, las articulaciones de las rodillas y la columna vertebral derivan de estructuras ancestrales que sostenían a mamíferos de cuatro patas. Pocas personas alcanzan una edad avanzada sin haber experimentado problemas en sus rodillas o su espalda. Si estas estructuras hubieran evolucionado originalmente para sostener nuestra postura en bipedestación, se dañarían con menos frecuencia. La remodelación anatómica que permitió que nuestros ancestros se irguieran estuvo aparentemente restringida por nuestra historia evolutiva.

Homologías moleculares. Los biólogos también observaron semejanzas entre los organismos a nivel molecular. Todas las formas de vida utilizan la misma maquinaria de DNA y RNA, y el código genético es esencialmente universal (véase cap. 17). Como el código genético está compartido por todos los organismos, es probable que todas las especies desciendan de un ancestro común. Las homologías moleculares van incluso más allá de un código compartido. Organismos tan diferentes como los hombres y las bacterias comparten muchos genes heredados de un lejano ancestro común. Como las extremidades anteriores de los hombres y las ballenas, estos genes frecuentemente adquirieron diferentes funciones.

Homologías y el árbol de la vida. El concepto darwiniano de



▲ Fig. 22-14. Extremidades anteriores en los mamíferos: estructuras homólogas. A pesar de que se han adaptado a diferentes funciones, las extremidades anteriores de todos los mamíferos están construidas a partir de los mismos elementos esqueléticos básicos: un hueso largo (gris), unido a dos huesos más pequeños (anaranjado claro y oscuro), unidos a muchos huesos pequeños (amarillo), unidos a aproximadamente cinco dígitos o falanges (marrón).



▲ Fig. 22-15. Semejanzas anatómicas en embriones de vertebrados. En alguna etapa de su desarrollo embrionario, todos los vertebrados tienen una cola ubicada detrás del ano, así como bolsas faríngeas (en la garganta). La descendencia de un ancestro común puede explicar estas semejanzas.

un árbol de la vida evolutivo puede explicar las homologías que observaron los investigadores. Algunas homologías, como el código genético, son compartidas por todas las especies porque datan del pasado ancestral más lejano. Las homologías que han evolucionado más recientemente se comparten solo dentro de las ramas más pequeñas del árbol. Por ejemplo, todos los tetrápodos

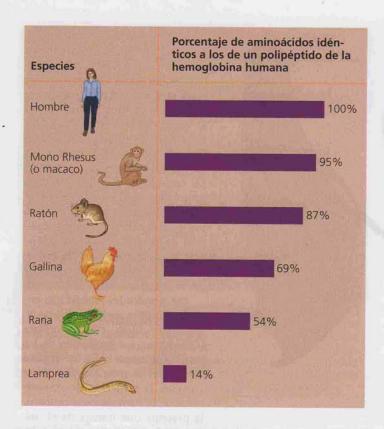
(del griego tetra, cuatro y pod, pie), la rama de los vertebrados que abarca anfibios, reptiles, (incluidas las aves) y mamíferos poseen la misma estructura de un miembro con cinco dedos como se ilustra en la figura 22-14. Por esa razón, las homologías forman parte de un patrón de grupos, según el cual toda la vida comparte las capas más profundas y cada grupo más pequeño agrega homologías a las que ya comparte con los grupos más grandes. Este patrón de grupos es exactamente lo que se esperaría si la vida evolucionó y se diversificó a partir de un ancestro común.

Las similitudes anatómicas entre las especies suelen reflejarse en sus moléculas: en sus genes (DNA) y en los productos de los genes (proteínas). En la figura 22-16, en la próxima página, se compara la secuencia de aminoácidos de la hemoglobina humana, la proteína que transporta el oxígeno en la sangre, con la hemoglobina de otros vertebrados. Los datos muestran el mismo tipo de relaciones evolutivas que los investigadores encontraron cuando comparaban otras proteínas o establecían relaciones basadas en métodos no moleculares, como la anatomía comparada. La visión darwiniana de la vida predice que diferentes tipos de homologías en un grupo de organismos tenderán a mostrar el mismo patrón de ramificación a lo largo de la historia evolutiva.

Biogeografía

Las observaciones de Darwin sobre la distribución geográfica de las especies –o biogeografía– formaron parte importante de su teoría de la evolución. Las especies con un parentesco cercano tienden a encontrarse en la misma región geográfica, mientras que los mismos nichos ecológicos en regiones distantes son ocupados por especies muy diferentes (aunque, a veces, de aspecto semejante).

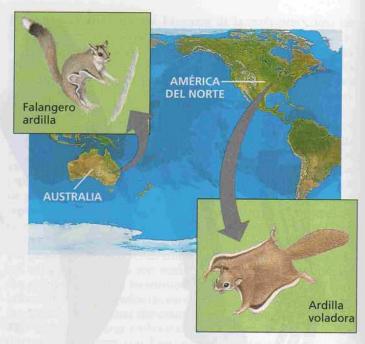
Consideremos a Australia, que es el lugar de residencia de un grupo de mamíferos —los marsupiales— que son distintos a otro grupo de mamíferos —los euterios— que viven en el resto de la Tierra (los euterios son mamíferos que completan su desarrollo embrionario en el útero, mientras que los marsupiales nacen como embriones y completan su desarrollo en una bolsa externa).



▲ Fig. 22-16. Comparación de una proteína que se encuentra en diversos vertebrados.

Algunos marsupiales australianos tienen un aspecto semejante a euterios, con adaptaciones similares a las de los animales que viven en otros continentes. Por ejemplo, Petaurus breviceps, un marsupial que vive en los bosques de Australia (comúnmente denominado petauro del azúcar, o falangero ardilla) es superficialmente muy similar a los Glaucomys volans (ardillas "voladoras"), euterios planeadores que viven en los bosques de América del Norte (fig. 22-17). No obstante, el falangero ardilla tiene muchas otras características que le definen claramente como un marsupial característico, mucho más estrechamente emparentado con los canguros y otros marsupiales australianos que con las ardillas voladoras u otros euterios. Aunque estos dos mamíferos se adaptaron a ambientes similares de manera semejante, evolucionaron de manera independiente de ancestros diferentes. El falangero de ardilla es un marsupial, no porque sea necesario para su estilo de vida y su forma de planear entre los árboles, sino simplemente porque sus ancestros lo eran. La única fauna de Australia se diversificó después de que la isla continente quedara aislada de las masas de tierra en las que se diversificaron los euterios. La similitud entre los petauros del azúcar y las ardillas voladoras no es una homología; más aun, es un ejemplo de lo que los biólogos denominan evolución convergente (veremos con más detalle la convergencia en el capítulo 25).

No es sorprendente que las experiencias de Darwin en las islas Galápagos fueran fundamentales para su pensamiento, ya que las islas son una demostración de la influencia de la geografía en la evolución. Generalmente, las islas poseen muchas especies de plantas y animales que son **endémicas**, lo que significa que no se encuentran en ningún otro sitio del mundo. Además, como ob-



▲ Fig. 22-17. Regiones geográficas diferentes, "marcas" distintas de mamíferos. El falangero ardilla es un ejemplo de la diversidad de marsupiales que evolucionaron en la isla continente de Australia. Mientras que los falangeros ardilla se asemejan superficialmente a las ardillas voladoras, euterios de América del Norte, la capacidad de planear en el aire evolucionó independientemente en estos dos grupos de mamíferos tan distanciados en su parentesco.

servó Darwin cuando revisaba las colecciones de su viaje, la mayoría de las especies de una isla está cercanamente emparentada con las del continente más próximo o de la isla vecina. Esto explica por qué dos islas con ambientes similares en diferentes partes del mundo no están pobladas por especies estrechamente emparentadas, sino por otras cercanas a las del continente más próximo, donde el ambiente es, muchas veces, bastante diferente. Las cadenas de islas como las Galápagos, o los archipiélagos, son en especial, interesantes, en lo que respecta a su biogeografía. Si una especie que se dispersa desde un continente hasta una isla tiene éxito en su nuevo ambiente, puede dar origen a varias especies nuevas a medida que la población se disemina a otras islas dentro del archipiélago. Los pinzones del archipiélago de las Galápagos son un ejemplo de este proceso (véase fig. 1-23), al igual que los cientos de especies hawaianas de Drosophila estudiadas por Kenneth Kaneshiro (véase entrevista en las pág. 436-437).

Registro fósil

La sucesión de formas observadas en el registro fósil coincide con otras conclusiones acerca de las ramas principales de descendencia en el árbol de la vida. Por ejemplo, los datos comparativos de la bioquímica, la biología molecular y la biología celular sugieren que los procariontes son los ancestros de toda la vida y predicen que los procariontes deberían preceder a cualquier tipo de vida eucarionte en el registro fósil. Efectivamente, los fósiles más antiguos conocidos son procariontes (véase cap. 26).

La visión darwiniana de la vida predice que las transiciones

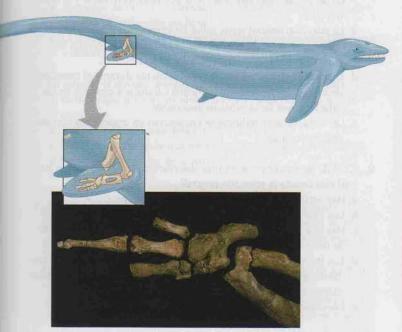
evolutivas deberían dejar signos en el registro fósil. Los paleontólogos descubrieron fósiles de muchas de esas formas transicionales que vínculan a los organismos primitivos con las especies modernas. Por ejemplo, los investigadores encontraron evidencias fósiles de que las aves descienden de una rama de dinosaurios, y hallaron inclusive ballenas fosilizadas que vinculan a estos mamíferos acuáticos con sus ancestros terrestres (fig. 22-18).

La teoría de Darwin tiene vigencia duradera en biología porque explica varias clases diferentes de observaciones: homologías anatómicas y moleculares con patrones concordantes en el espacio (biogeografía) y el tiempo (registro fósil). La selección natural también puede explicar cómo adaptaciones similares pueden evolucionar independientemente entre especies relacionadas a gran distancia, como los falangeros ardillas y las ardillas voladoras.

¿Qué es lo téorico en el punto de vista darwiniano de la vida?

Algunas personas menosprecian la visión darwiniana de la vida y la consideran "solo una teoría". Sin embargo, como vimos, la explicación de Darwin da sentido a cantidades enormes de datos y los efectos de la selección natural pueden observarse en la naturaleza.

Entonces, ¿qué es lo teórico de la evolución? El término teo-



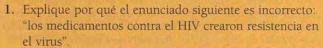
▲ Fig. 22.18. Un fósil de transición que vincula el pasado y el presente. La hipótesis de que las ballenas evolucionaron a partir de ancestros terrestres (que habitaban fuera del agua) predice un comienzo de cuatro extremidades para las ballenas. Los paleontólogos que excavaron en Egipto y Pakistán identificaron ballenas extinguidas que tenían extremidades posteriores. Aquí se muestran los huesos fosilizados de la pata de Basilosaurus, una de estas ballenas primitivas. Se encontraron otras ballenas fósiles con extremidades más grandes o más pequeñas, y todas están relacionadas con animales aun más antiguos que pasaban solo una parte del tiempo dentro del aqua.

ría tiene un significado muy diferente en ciencia y en el lenguaje cotidiano. El uso coloquial de la palabra teoría se acerca mucho a lo que los científicos denominan una hipótesis. En ciencia, una teoría es mucho más amplia que una hipótesis. Una teoría, como la teoría de la gravitación de Newton o la teoría de la evolución mediante la selección natural de Darwin, sostiene numerosas observaciones y datos, e intenta explicar e integrar una gran variedad de fenómenos. Una teoría unificadora de este tipo no resulta ampliamente aceptada a menos que sus predicciones se mantengan vigentes a lo largo de una puesta a prueba continua mediante datos experimentales nuevos y observaciones adicionales (véase cap. 1). Como demuestran los próximos tres capítulos, éste fue precisamente el caso de la teoría de la evolución mediante la selección natural.

El escepticismo de los científicos que continúan poniendo a prueba las teorías vigentes impide que estas ideas se transformen en dogma. Por ejemplo, muchos biólogos evolucionistas se preguntan actualmente si la selección natural es el único mecanismo evolutivo responsable de la historia evolutiva extraída a partir de los datos fósiles y moleculares. Como exploraremos más adelante en esta unidad, otros factores también desempeñaron un papel importante, en particular, en la evolución de los genes y las proteínas. El estudio de la evolución está más vivo que nunca a medida que los científicos encuentran nuevas formas de poner a prueba las predicciones de la teoría de Darwin.

Al atribuir la diversidad de la vida a procesos naturales, Darwin le dio a la biología una base científica sólida. No obstante, los diversos productos de la evolución siguen siendo elegantes e inspiradores. Como expresó Darwin en el párrafo final de *El origen de las especies*: "Hay grandeza en esta visión de la vida..."

Evaluación de conceptos



- 2. ¿Cómo justifica la teoría de Darwin las extremidades anteriores similares de mamíferos con diferentes funciones mostradas en la figura 22-14 y el estilo de vida semejante de los dos mamíferos tan distanciados en su parentesco que se muestran en la figura 22-17?
- **3.** Explique cómo puede utilizarse el registro fósil para poner a prueba predicciones de la teoría evolutiva.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🚬

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto

La revolución darwiniana desafió los puntos de vista tradicionales sobre una Tierra joven habitada por especies que no se cambiaban

- Resistencia a la idea de la evolución (pp. 438-440). La teoría de Darwin de que la diversidad de la vida se originó a partir de unas pocas especies ancestrales mediante la selección natural fue un punto de inflexión radical en las concepciones prevalentes de la cultura occidental.
- Teorías del gradualismo (p. 440). Los géologos Hutton y Lyell percibieron que los cambios en la superficie de la Tierra pueden ser resultado de acciones lentas y continuas que todavía operan en la actualidad.
- Teoría de la evolución de Lamarck (pp. 440-441). Lamarck formuló la hipótesis de que las especies evolucionan, pero las evidencias no sostienen los mecanismos que propuso.

Concepto

En El origen de las especies, Darwin propuso que las especies cambian mediante la selección natural

- Investigaciones de Darwin (pp. 441-443). Las experiencias de Darwin durante el viaje del HMS Beagle le proporcionaron la mayor parte de los fundamentos para su idea de que las nuevas especies se originaban a partir de formas ancestrales por medio de la acumulación gradual de adaptaciones. Tras regresar a Inglaterra, refinó su teoría y, por último, la publicó en 1859, después de enterarse de que Wallace había tenido la misma idea.
- ► El origen de las especies (pp. 443-446). En este libro que describe su teoría de la descendencia con modificación, Darwin reconoció que hay variaciones heredables en las poblaciones y que algunas de ellas funcionan mejor que otras en un ambiente concreto. Como los organismos tienden a producir un número mucho mayor de descendientes de lo que el ambiente puede tolerar, hay una lucha por la existencia, y los que están mejor adaptados al ambiente tienden a tener mayor éxito en sobrevivir y reproducirse. Por esa razón, los individuos mejor adaptados dejan mayor descendencia que los otros. Con el paso del tiempo, este proceso de selección natural puede resultar en la adaptación de los organismos a su medio ambiente.

Concepto ...

La teoría de Darwin explica una amplia gama de observaciones

La selección natural en acción (pp. 446-448). Los investigadores observaron la selección natural en la evolución adaptativa en poblaciones salvajes de P. reticulata. En los seres humanos, el uso de medicamentos selecciona los patógenos que, por medio de mutaciones al azar, son resistentes a los efectos del fármaco. La capacidad de los virus y las bacterias para evolucionar con rapidez constituye un desafío para nuestra sociedad.

- Homología, biogeografía y registro fósil (pp. 448-451). La teoría evolutiva explica muchas clases de observaciones, como las semejanzas estructurales y moleculares, la distribución geográfica de los organismos y el registro fósil.
- ¿Qué es lo teórico en el punto de vista darwiniano de la vida? (p. 451). La teoría de Darwin de la evolución mediante la selección natural integra diversas áreas del estudio biológico y estimula muchas preguntas nuevas para la investigación.

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de los siguientes aspectos de las ideas de gradualismo de Hutton y Lyell fueron incorporados en la teoría de la evolución de Darwin?
 - a. En las poblaciones hay una lucha por la supervivencia y la repro-
 - La selección natural actúa sobre las variaciones hereditarias.
 - c. Los pequeños cambios acumulados en grandes intervalos de tiempo pueden producir resultados espectaculares.
 - d. Las características adquiridas gradualmente durante el transcurso de la vida de un organismo pueden conducir a cambios en las características de la próxima generación.
 - e. Las estructuras homólogas se encuentran en organismos con un ancestro común.
- 2. ¿Cuál de las siguientes no es una observación o una conclusión en la cual está basada la selección natural?
 - a. Hay variaciones heredables entre los individuos.
 - b. Los individuos mal adaptados nunca producen descendencia.
 - c. Hay una lucha por los recursos limitados y solo una fracción de la descendencia sobrevive.
 - d. Los individuos cuyas características están mejor adaptadas al ambiente generalmente producen mayor descendencia que aquellos cuyas características están menos adaptadas.
 - e. Los organismos interactúan con sus ambientes.
- 3. El análisis de la anatomía de las extremidades anteriores de los seres humanos, los murciélagos y las ballenas demuestra que los seres humanos y los murciélagos tienen estructuras esqueléticas bastante similares, mientras que las ballenas divergen considerablemente en las formas y las proporciones de sus huesos. Sin embargo, el análisis de varios genes de estas especies sugiere que las tres provienen de un ancestro común aproximadamente al mismo tiempo. ¿Cuál de las siguientes es la mejor explicación para estos datos?
 - a. Los seres humanos y los murciélagos evolucionaron por selección natural, y las ballenas evolucionaron por los mecanismos de

- b. La evolución de las extremidades anteriores del hombre y el murciélago fue adaptativa, pero no lo fue en las ballenas.
- c. La selección natural en un medio acuático provocó cambios significativos en la anatomía de las extremidades anteriores de la ballena
- d. Los genes mutaron con más rapidez en las ballenas que en los seres humanos o los murciélagos.
- e. Las ballenas no están adecuadamente definidas como mamíferos.
- 4. ¿Cuál de las siguientes observaciones ayudaron a Darwin a darle forma a su concepto de descendencia con modificación?
 - a. La diversidad de las especies disminuye a medida que aumenta la distancia al Ecuador.
 - b. En las islas pueden encontrarse menos especies que en los continentes más cercanos.
 - c. Pueden hallarse pájaros en islas que están a más distancia de los continentes que la máxima distancia que ese pájaro puede volar sin detenerse.
 - d. Las plantas templadas de América del Sur son más similares a las tropicales de América del Sur que a las templadas de Europa.
 - e. Los terremotos remodelan la vida al causar extinciones masivas.
- 5. Darwin sintetizó la información de varias fuentes para desarrollar su teoría de la evolución mediante selección natural. ¿Cuál de las siguientes *no* influyó en su pensamiento?
 - a. La clasificación jerárquica de las especies de Linneo.
 - b. Los Principios de la Geologia de Lyell.
 - c. Las observaciones de homologías moleculares.
 - d. Ejemplos de cambios importantes en especies domesticadas producidas por selección artificial.
 - e. La distribución de las especies que observó en las islas Galápagos y durante su viaje alrededor de América del Sur.
- 6. En ciencia, el término teoría generalmente se aplica a una idea que:
 - a. Es una especulación sin observaciones y experimentos que la sostengan.
 - b. Intenta explicar varios fenómenos relacionados.
 - c. Es un sinónimo de lo que los biológos entienden por hipótesis.
 - d. Se considera una ley de la naturaleza.
 - e. Todas las anteriores.
- 7. En el lapso de pocas semanas de tratamiento con el fármaco 3TC, la población de HIV de un paciente se compone totalmente de virus resistentes al 3TC. ¿Cuál es la mejor explicación para este resultado?
 - a. El HIV tiene la capacidad de modificar sus proteínas de superficie y resistir a las vacunas.
 - b. El paciente debe haberse reinfectado por virus resistentes al 3TC.
 - c. El HIV comenzó a hacer versiones de la transcriptasa inversa resistentes al medicamento como respuesta al fármaco administrado.
 - d. Algunos pocos virus resistentes al medicameno estaban presentes al comienzo del tratamiento y la selección natural aumentó su frecuencia.
 - e. El medicamento hizo cambiar el RNA del HIV.

- La unidad biológica más pequeña que puede evolucionar con el tiempo es:
 - a. Una célula.
- d. Una especie.
- b. Un organismo individual.
- e. Un ecosistema.
- c. Una población.
- 9. ¿Cuál de las ideas siguientes se comparte por las teorías de la evolución de Darwin y de Lamarck?
 - a. La adaptación es consecuencia del éxito reproductivo diferencial.
 - La evolución impulsa a los organismos a una complejidad cada vez mayor.
 - c. La adaptación evolutiva se produce por interacciones entre los organismos y sus ambientes.
 - d. La adaptación es consecuencia del uso y desuso de estructuras
 - e. El registro fósil sostiene el punto de vista de que las especies son fijas.
- 10. ¿Cuál de los pares de estructuras siguientes es *menos* probable que represente un caso de homología?
 - a. Las alas de un murciélago y los brazos de un hombre.
 - b. La hemoglobina de un mandril y la de un gorila.
 - c. Las mitocondrias de una planta y las de un animal.
 - d. Las alas de un pájaro y las de un insecto.
 - e. El cerebro de un gato y el de un perro.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Explique por qué las homologías anatómicas y moleculares generalmente se ajustan a un patrón similar en forma de grupos.

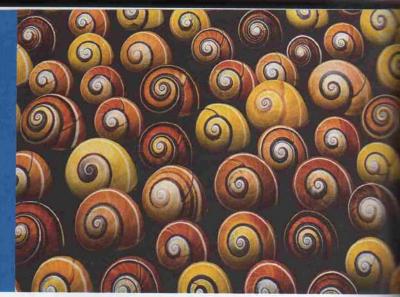
Problemas científicos

El argumento de Darwin para sustentar la idea de que se produjo la evolución es en gran parte inductiva, mientras que su argumenta para el mecanismo de la selección natural es en esencia deductiva. Resuma con sus propias palabras los componentes inductivos y deductivos de la teoría de Darwin (puede repasar inducción y deducción en el capítulo 1.)

Ciencia, tecnología y sociedad

¿Es importante el concepto de la selección natural en un contexto económico o político? En otras palabras, si una corporación o una nación particular alcanzan el éxito o la dominación, ¿eso significa que está más adaptada que sus competidores y que se justifica la dominación? ¿Por qué sí o por qué no?

La evolución de las poblaciones



▲ Fig. 23-1. Variación en una población natural.

Conceptos clave

- 23-1 La genética de poblaciones proporciona un fundamento para estudiar la evolución
- 23-2 La mutación y la recombinación sexual producen variaciones que hacen posible la evolución
- 23-3 La selección natural, la deriva genética y el flujo génico pueden alterar la composición genética de una población
- 23-4 La selección natural es el principal mecanismo primario de la evolución adaptativa

Panorama general

La unidad más pequeña de la evolución

no de los conceptos erróneos más frecuentes acerca de la evolución es que los organismos individuales evolucionan, en el sentido darwiniano, durante el transcurso de su vida. Es verdad que la selección natural actúa sobre los individuos; cada combinación de rasgos de un organismo afecta a su supervivencia y a su éxito reproductivo en comparación con otros individuos. Pero el impacto evolutivo de la selección natural es solo aparente en los cambios en una población de organismos a lo largo del tiempo. Considere, por ejemplo, la colección de caparazones de una población de caracoles arbóreos de Cuba (Polymita picta) que se muestra en la figura 23-1. Sus diferentes patrones y colores son principalmente resultado de las diferencias genéticas entre los individuos. Suponga que los depredadores tienen menor probabilidad de alimentarse de los caracoles con un color particular, quizá porque estos caracoles están mejor camuflados con su entorno. La proporción de caracoles de ese color tenderá a crecer de una generación a la siguiente. Por esa razón, la población, no sus miembros individuales, evoluciona; algunos rasgos se vuelven más frecuentes dentro de la población, mientras que otros se hacen menos comunes.

Concepto 23-1

La genética de poblaciones proporciona un fundamento para estudiar la evolución

Actualmente, podemos definir el cambio evolutivo en su escala más pequeña, o microevolución, como el cambio de la constitución genética de una población de una generación a otra (fig. 23-2). Pero Darwin no definió la evolución de esta manera. En la selección natural, Darwin encontró un mecanismo para el cam-



▲ Fig. 23-2. Los individuos son seleccionados; las poblaciones evolucionan. El agróstide común (*Agrostis tenuis*) que se ve en primer plano crece sobre los desechos de una mina abandonada. Estas plantas toleran las concentraciones de metales pesados que son tóxicas para las otras plantas de la misma especie que se encuentran más allá del alambrado. Muchas semillas de este pasto llegan a esta zona con desechos metálicos, pero solo las semillas con genes que les permitan tolerar un suelo metálico sobreviven y se reproducen.

bio en las especies con el paso del tiempo. Sin embargo, no dio una explicación satisfactoria del modo en que las variaciones heredables requeridas para la selección natural aparecen en las poblaciones, ni la manera en que los organismos transmiten estas variaciones a sus descendientes. Las ideas acerca de la herencia en el tiempo de Darwin no podían explicar cómo se mantenían las variaciones hereditarias en las poblaciones. Por ejemplo, la hipótesis entonces ampliamente aceptada de la "mezcla" proponía que los rasgos de los progenitores se mezclaban en la descendencia. Pero Darwin y otros se dieron cuenta de que, con el tiempo, la mezcla eliminaría las diferencias entre los individuos. Pese a que los experimentos de cruzamiento y las observaciones de la naturaleza refutaron esta predicción, a Darwin le faltó un modelo alternativo de herencia que pudiera sostener sus hipótesis.

Pocos años después de que Darwin publicara "El origen de las especies", Gregor Mendel propuso tal modelo: la hipótesis particulada de la herencia, que sostiene que los progenitores transmiten sus rasgos mediante unidades heredables separadas (genes) que conservan sus identidades en sus descendientes. Pero Darwin nunca vio la publicación de Mendel, y sus conclusiones no fueron comprendidas por los pocos científicos que la leyeron en aquel momento. La contribución de Mendel a la teoría evolutiva no se apreció hasta medio siglo más tarde.

La síntesis moderna

Irónicamente, cuando el trabajo de Mendel fue reconsiderado al comienzo del siglo xx, muchos genetistas pensaron que sus leyes de la herencia se oponían a la teoría de Darwin. Éste consideraba que la materia prima de la selección natural eran caracteres "cuantitativos", esto es, las características en una población que varían a lo largo de un rango continuo, como la longitud del pelo de los mamíferos o la velocidad de la carrera de los animales al huir de sus depredadores. Pero Mendel y otros genetistas de la época trabajaron solamente con rasgos discretos, que estaban o no estaban, como las flores blancas o púrpuras en las plantas de guisantes. Por esa razón, no era obvio que existiera alguna base genética para las variaciones más sutiles que eran centrales en la teoría de Darwin. Sin embargo, en unas pocas décadas, los genetistas determinaron que los caracteres cuantitativos se ven influidos por múltiples loci genéticos y que los alelos en cada uno de esos loci siguen los patrones mendelianos de la herencia (véase capítulo 14). Estos descubrimientos contribuyeron a reconciliar las ideas de Darwin y de Mendel y condujeron a la fundación formal de la genética de poblaciones, el estudio de la forma en que las poblaciones se modifican desde el punto de vista genético a lo largo del tiempo.

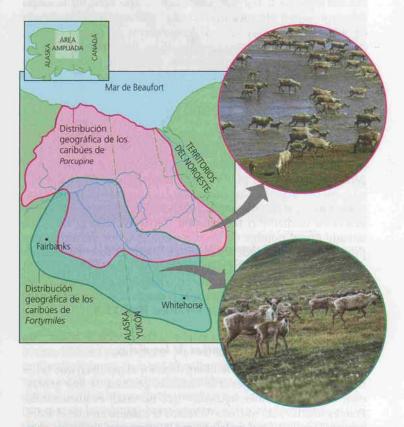
A mediados del siglo XX, la genética de poblaciones también dio origen a lo que se denominó la **síntesis moderna**, una teoría amplia de la evolución que integró las ideas de muchos otros campos. Los primeros arquitectos de la síntesis moderna incluyeron al estadístico R. A. Fisher (1890-1962), que demostró las reglas por las cuales se heredan los caracteres mendelianos, y el biólogo J. B. S. Haldane (1892-1964), que estudió las reglas de la selección natural. Más tarde contribuyeron con sus aportaciones el genetista Theodosius Dobzhansky (1900-1975) y Sewall Wright (1889-1988), el biogeógrafo Ernst Mayr (1904-), el paleontólogo George Gaylord Simpson (1902-1984) y el botánico G. Ledyard Stebbins (1906-2000).

Por supuesto, los paradigmas científicos raramente permanecen vigentes sin modificaciones. La síntesis moderna se continúa expandiendo para integrar, por ejemplo, el descubrimiento de los cambios genéticos en las poblaciones causados por mecanismos diferentes de la selección natural. Aunque la síntesis moderna continúa evolucionando por sí sola, su foco en las poblaciones ha formado la mayor parte del pensamiento actual sobre los procesos evolutivos.

Acervos génicos y frecuencias de alelos

Antes de continuar nuestra discusión sobre genética de poblaciones necesitamos definir qué entendemos por una población. Una población es un grupo localizado de individuos que es capaz de cruzarse y producir descendencia fértil. Las poblaciones de una misma especie pueden estar aisladas de otras especies, por lo que el intercambio de material genético solo se produce raramente. Este aislamiento es frecuente en el caso de poblaciones confinadas a islas o lagos diferentes, separados por grandes distancias. Pero no todas las poblaciones están aisladas, ni deben tener límites definidos (fig. 23-3). De todas formas, los individuos próximos al centro de la población tienen más probabilidades de reproducirse con miembros de su misma población que de otras poblaciones, y por esa razón están, en promedio, más emparentados uno con el otro que con los miembros de otras poblaciones.

El conjunto total de genes de una población en un momento determinado se denomina el **acervo génico** (*gene pool*) de la población. Está constituido por todos los alelos y todos los loci de los genes de todos los individuos de la población. Si solo existe un alelo en un locus concreto en una población, se dice que este alelo está *fijo* en el acervo génico, y todos los individuos son homocigotos para este alelo (recuerde que los individuos homo-



▲ Fig. 23-3. Una especie, dos poblaciones. Estas dos poblaciones de caribúes (renos) en el Yukón no están totalmente aisladas: a veces comparten la misma área. No obstante, los miembros de una población tienen mayor probabilidad de cruzarse con los miembros de su propia población que con los miembros de la otra población.

cigotos tienen dos alelos idénticos para un mismo locus, mientras que los individuos heterocigotos tienen dos alelos diferentes para este locus). Pero si hay dos o más alelos para un locus particular en la población, los individuos pueden ser homocigotos o

heterocigotos.

Cada alelo tiene una frecuencia (proporción) en la población. Por ejemplo, imagine una población de 500 plantas de flores silvestres con dos alelos, C^R y C^W , en un locus que codifica el pigmento de la flor. Las plantas homocigotas para el alelo C^R (C^RC^R) producen el pigmento rojo y tienen flores rojas; las plantas homocigotas para el alelo C^W (C^WC^W) no producen el pigmento rojo y tienen flores blancas; y las heterocigotas (C^RC^W) producen algo de pigmento rojo y tienen flores rosadas. En nuestra población hay 320 plantas con flores rojas, 160 con flores rosadas y 20 con flores blancas. Estos alelos muestran dominancia incompleta (véase capítulo 14). Como son organismos diploides, hay un total de 1 000 copias de genes para el color de las flores en una población de 500 individuos. El alelo C^R se encuentra en 800 de estos genes (320 × 2 = 640 en las plantas C^RC^R , más $160 \times 1 = 160$ en las plantas C^RC^W).

Cuando hay dos alelos en un locus concreto, se utiliza por convención la letra p para representar la frecuencia de un alelo y q para representar la frecuencia del otro alelo. Es decir, p, la frecuencia del alelo C^R en el acervo génico de esta población, es $800/1\ 000 = 0.8 = 80\%$. Y como hay solo dos formas alélicas de este gen, la frecuencia del alelo C^W , representada por q, debe ser, en consecuencia, igual a 0.2, o al 20%. En el loci que tiene más de dos alelos, la suma de todas las frecuencias de los alelos debe

ser igual a 1 (100%).

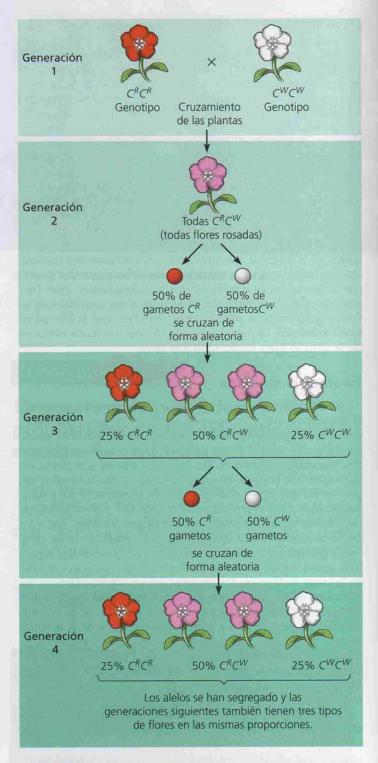
Podemos medir fácilmente la variabilidad genética en este locus del color de la flor porque cada genotipo tiene un fenotipo diferente. Pese a que muchos loci en el acervo génico tienen más de un alelo, esta variabilidad generalmente es menos fácil de cuantificar que en nuestro ejemplo de las flores porque es posible que un alelo sea completamente dominante o los alelos no tengan efectos obvios sobre los fenotipos.

Teorema de Hardy-Weinberg

A continuación vamos a explorar cómo pueden modificarse los genes y las frecuencias de los alelos en el transcurso del tiempo hasta producir un cambio evolutivo. Pero, en primer lugar, para proporcionar un punto de referencia a partir del cual medir estas modificaciones, investigaremos las propiedades de los acervos génicos que *no* están evolucionando. Estos acervos génicos se describen mediante el **teorema de Hardy-Weinberg**, así denominado por el nombre de los dos científicos que derivaron este principio de forma independiente en 1908. El teorema enuncia que las frecuencias de los alelos y los genotipos en el acervo génico de una población permanecen constantes de generación en generación, siempre y cuando solo trabajen la segregación mendeliana y la recombinación de los alelos (**fig. 23-4**).

Preservación de las frecuencias de los alelos

El teorema de Hardy-Weinberg describe el modo en que la herencia mendeliana preserva la variacion genética de una generación a las poblaciones siguientes que no están evolucionando. Pero es mucho más que eso. Veremos la manera en que el teorema establece los fundamentos para la comprensión de los cambios evolutivos a largo plazo que Darwin, que carecía de conocimientos de genética, no pudo vislumbrar. La preservación de la variación genética la proporciona a la selección natural la oportunidad de actuar sobre varias generaciones.



▲ Fig. 23-4. La herencia mendeliana preserva la variación genética de una generación a la siguiente.

Apliquemos el teorema de Hardy-Weinberg a nuestra hipotética población de flores silvestres. Recuerde que el 80% (0,8) de los alelos para el color de las flores en el acervo génico eran C^R y el 20% (0,2) eran C^* . Como cada gameto producido por las flores es haploide, tiene solamente un alelo para el color de la flor. La probabilidad de que un gamento posea un alelo C^R es 0,8 y la

probabilidad de que posea un alelo C^w es de 0,2. Las frecuencias de alelos en todos los gametos producidos por la población serán las mismas que en la población original. Considerando que los gametos contribuyen a la próxima generación de forma aleatoria, las frecuencias de alelos no se modificarán.

Equilibrio de Hardy-Weinberg

Suponga que los individuos de una población no solo entregan sus gametos a la próxima generación aleatoriamente, sino que también se cruzan de forma aleatoria; es decir, todos los apareamientos macho-hembra son igualmente probables. No solamente esta población conservará las mismas frecuencias de alelos de una generación a la siguiente, sino que también las frecuencias de sus genotipos pueden predecirse a partir de las frecuencias de los alelos. Estas poblaciones están en un estado de equilibrio de Hardy-Weinberg.

En consecuencia, nuestra población de flores silvestres se encuentra en el estado de equilibrio de Hardy-Weinberg (fig. 23-5). Utilizando la regla de la multiplicación (véase capítulo 14) podemos calcular las frecuencias de los tres genotipos posibles suponiendo la existencia de uniones aleatorias de gametos masculinos y femeninos. La probabilidad de que dos alelos CR se crucen es de $0.8 \times 0.8 = p \times p = p^2 = 0.64$. Por tanto, cerca de 64% de las plantas de la próxima generación tendrán el genotipo CRCR. La frecuencia de individuos CWCW será de alrededor de 0,2 \times 0,2 = q^2 = 0,04 o 4%. Los heterocigotos C^RC^w pueden originarse de dos maneras diferentes. Si el espermatozoide proporciona el alelo C^R y el óvulo, el alelo C^B , los heterocigotos resultantes serán $0.8 \times 0.2 = 16\%$ del total. Si el óvulo proporciona el alelo CR y el espermatozoide el alelo Cw, la descendencia heterocigota constituirá otro $0.8 \times 0.2 = 16\%$. Podemos resumir estas uniones de los gametos mediante una ecuación algebraica:

$$(p+q)$$
 \times $(p+q)$ = $p^2 + 2pq + q^2$
Frecuencias de alelos de los alelos de los gametos mas-
culinos gametos feme-
ninos generación

Como con las frecuencias de alelos, todas estas frecuencias de los genotipos suman 1. Por tanto, la ecuación del equilibrio de Hardy-Weinberg sostiene que en un locus con dos alelos, los tres genotipos aparecerán en las siguientes proporciones:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Si una población se encontraba en el equilibrio de Hardy-Weinberg y sus miembros continúan cruzándose de forma aleatoria generación tras generación, las frecuencias de alelos y genotipos permanecerán constantes. El sistema funciona de forma similar a una baraja de cartas: no importa cuántas veces la baraja de cartas se mezcla antes de pasar a nuevas manos, la baraja en sí misma permanece siendo la misma. Los ases no aumentan su número superando a las sotas. Y la mezcla repetida del acervo génico de una población en el transcurso de las generaciones no puede en sí mismo modificar la frecuencia de un alelo con respecto al otro.

Observe que una población no necesita estar en el equilibrio de Hardy-Weinberg para que las frecuencias de sus alelos se mantengan constantes. Muchas especies, como los guisantes que utilizó Mendel en sus experimentos, no se cruzan aleatoriamente. Como el polen del guisante normalmente madura antes de

Los gametos de cada generación provienen en forma aleatoria del acervo génico de la generación previa: $80\% C^{R} (p = 0.8)$ $20\% C^W (q = 0.2)$ Gametos masculinos (80%) (20%)Gametos femeninos Si los gametos se cruzan de forma aleatoria, las frecuencias de los genotipos de esta generación se encuentran en el estado de equilibrio de Hardy-Weinberg 64% CRCR, 32% CRCW, y 4% CWCW Gametos de esta generación: 64% CR de + 16% CR de C^RC^R homocigotos C^RC^W heterocigotos 4% C^W de C^W de C^W homocigotos C^R heterocigotos $= 20\% C^W = 0.2 = q$ Con un apareamiento aleatorio estos gametos producirán la misma mezcla de genotipos en la próxima generación:

▲ Fig. 23-5. El teorema de Hardy-Weinberg. En nuestra población de flores silvestres, el acervo génico permanece constante de una generación a la otra. Los procesos mendelianos por sí solos no alteran las frecuencias de alelos o genotipos.

64% C^RC^R de plantas, 32% C^RC^W de plantas y 4% C^WC^W de plantas

que la flor se abra, fertiliza a la misma flor que lo contiene (de hecho, Mendel pudo cruzar plantas solo mediante la fertilización artificial). A causa de la autofertilización, las poblaciones de guisantes están muy alejadas del equilibrio de Hardy-Weinberg. Todas las plantas homocigotas producen solo homocigotas, mientras que en las plantas heterocigotas, aproximadamente la mitad de la descendencia es homocigota. No transcurren demasiadas generaciones hasta que casi todas las plantas de la población son homocigotas. Pero aunque estas especies no se cruzan de forma aleatoria, siguen produciendo sus gametos al azar, a partir de su acervo génico. Sin otras influencias, sus frecuencias de alelos no

cambiarán con el transcurso del tiempo. Al igual que en las poblaciones que efectivamente se cruzan de forma aleatoria, la variación genética –la materia prima para el cambio evolutivo– se preserva aún en los guisantes que se autofertilizan.

Condiciones para el equilibrio de Hardy-Weinberg

El teorema de Hardy-Weinberg describe una población hipotética que no está evolucionando. Pero, en las poblaciones reales, las frecuencias de alelos y genotipos sí cambian con el paso del tiempo. Esto se debe a que las siguientes cinco condiciones necesarias para que las poblaciones no evolucionen, raramente se cumplen durante un tiempo prolongado en la naturaleza:

- Tamaño de la población extremadamente grande. Cuanto más pequeña sea la población, mayor es el papel que desempeñan las fluctuaciones aleatorías en las frecuencias de alelos de una generación a la otra, lo que se denomina deriva genética.
- Ausencia de flujo génico. El flujo génico, la transferencia de alelos entre las poblaciones, puede alterar las frecuencias de los alelos.
- 3. Ausencia de mutaciones. Al introducir o eliminar genes de los cromosomas, o al cambiar un alelo por otro, las mutaciones pueden modificar el acervo génico.
- 4. Apareamiento aleatorio. Si los individuos eligen de forma preferencial parejas con ciertos genotipos, incluidos sus parientes (endogamia), no se produce una mezcla aleatoria de los gametos.
- Ausencia de selección natural. El éxito reproductivo y de supervivencia diferente de los individuos que tienen distintos genotipos altera las frecuencias de los alelos.

La desviación de estas condiciones, generalmente, tiene como resultado la evolución. Mientras que las poblaciones naturales, rara vez, si es que alguna, se encuentran en un verdadero equilibrio de Hardy-Weinberg, en muchas poblaciones la velocidad del cambio evolutivo es tan lenta que éstas *parecen* hallarse cerca del equilibrio. Esto nos permite obtener estimaciones aproximadas de las frecuencias de alelos y genotipos, como muestra el siguiente ejemplo.

Genética de poblaciones y salud humana

La ecuación de Hardy-Weinberg puede emplearse para estimar el porcentaje de la población portadora de un alelo para una enfermedad hereditaria. Por ejemplo, cerca de uno de cada 10 000 recién nacidos en los Estados Unidos nace con fenilcetonuria, un trastorno metabólico que resulta de la homocigosidad de un alelo recesivo. Si no se la trata, la fenilcetonuria produce retraso mental y otros problemas (actualmente se analiza la existencia de esta enfermedad en los recién nacidos, y cuando se diagnostica este trastorno, pueden disminuirse sus síntomas con una dieta sin fenilalanina):

Para aplicar la ecuación de Hardy-Weinberg debemos suponer que las personas no elijen a sus parejas porque son portadores o no de un gen determinado y, generalmente, no tienen relaciones sexuales con parientes cercanos (endogamia). También debemos rechazar cualquier efecto del flujo génico desde otras poblaciones hacia los Estados Unidos, la introducción de nuevas mutaciones de fenilcetonuria y diferentes éxitos reproductivos y de supervivencia entre los genotipos de fenilcetonuria. Estas condiciones son razonables, ya que la endogamia no es común en los Estados Unidos, las poblaciones de fuera de este país tienen las mismas frecuencias de alelos de fenilcetonuria que las poblaciones observadas dentro de él, la tasa de mutación del gen de la fenilcetonuria es baja y la selección se produce solo contra los homocigotos raros.

Si todas estas condiciones son ciertas, entonces la frecuencia de individuos en la población nacida con fenilcetonuria corresponderá, según la ecuación de Hardy-Weinberg, a q^2 (q^2 = frecuencia de homocigotos para este alelo). Como el alelo es recesivo, debemos estimar el número de heterocigotos en lugar de calcularlo directamente, como hicimos con las flores rosadas. Como sabemos que hay una aparición de un caso de fenilcetonuria cada 10 000 nacimientos (q^2 = 0,0001), la frecuencia del alelo recesivo para la fenilcetonuria es:

$$q = \sqrt{0,0001} = 0,01$$

y la frecuencia del alelo dominante es:

$$p = 1 - q = 1 - 0.01 = 0.99$$

La frecuencia de los portadores, personas que no tienen fenilcetonuria pero que pueden transmitir el alelo de esta enfermedad a su descendencia, es de:

 $2 pq = 2 \times 0.99 \times 0.01 = 0.0198$ (cerca del 2% de la población de los Estados Unidos)

Recuerde, el resultado de la suposición del equilibrio de Hardy-Weinberg es solo una aproximación; el número verdadero de portadores puede ser algo diferente. No obstante, podemos concluir que muchos alelos recesivos en este y otros loci están ocultos en la población humana porque son portados por heterocigotas sanos.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Qué hallazgos de Mendel sobre genética contribuyeron a la teoría de la evolución de Darwin mediante la selección natural?
- 2. Suponga una población de organismos con 500 loci genéticos, de los cuales la mitad son fijos, y que tiene dos alelos en cada uno de los otros loci. ¿Cuántos alelos se encuentran en este acervo génico? Explique su respuesta.
- 3. ¿Cúal de los términos en la ecuación de Hardy-Weinberg $(p^2 + 2pq + q^2 = 1)$ corresponde a la frecuencia de individuos con alelos para la fenilcetonuria?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 23-2

La mutación y la recombinación sexual producen variaciones que hacen posible la evolución

Como ya hemos aprendido, la selección natural opera sobre las diferencias heredables, que a menudo son leves, que presentan los individuos de una población. Dos procesos, la mutación y la recombinación sexual, producen las variaciones en los acervos génicos que contribuyen a estas diferencias individuales.

Mutación

Los nuevos genes y los nuevos alelos se originan solamente por mutaciones (fig. 23-6), que son cambios en la secuencia de nucleótidos del DNA. Una mutación es como un tiro en la oscuridad: no es posible predecir cómo va a alterar al DNA ni cuáles serán sus efectos. La mayoría de las mutaciones se producen en las células somáticas y se pierden cuando el individuo muere. Solo las mutaciones en las líneas celulares que producen los gametos pueden transmitirse a la descendencia, y solo una pequeña fracción de éstas se disemina en las poblaciones.

Mutaciones puntuales

Un cambio tan pequeño como una base de un gen –una "mutación puntual" – puede tener un impacto significativo en el fenotipo, como sucede en la anemia drepanocítica (fig. 5-21). Pero la mayoría de las mutaciones puntuales son probablemente inofensivas. Una razón es que la mayor parte del DNA de los genomas eucariontes no codifica productos proteicos. Y como el código genético es redundante, incluso mutaciones puntuales en genes que codifican proteínas pueden tener poco efecto porque no alteran la composición de aminoácidos de la proteína (fig. 17-24). Sin embargo, algunas regiones no codificantes del DNA sí regu-



▲ Fig. 23-6. Las mutaciones son la fuente de todas las variaciones heredables. Los diferentes colores de estos caballos salvajes son producto de mutaciones anteriores transmitidas durante varias generaciones.

lan la expresión de los genes. Los cambios en estas regiones regulatorias del DNA pueden tener efectos importantes.

Los organismos reflejan miles de generaciones de selección anterior, y un cambio mutacional único tiene aproximadamente la misma probabilidad de mejorar el genoma que la probabilidad de mejorar el rendimiento del motor de un coche disparando a ciegas un arma de fuego a través del capó del vehículo. En raras ocasiones, sin embargo, un alelo mutante puede conducir al individuo que lo posee a una mejor adaptación a su ambiente, y facilitar el éxito reproductivo. Por ejemplo, como se comentó en el capítulo 22, ciertas mutaciones que hacen resistente al HIV a determinados fármacos también disminuyen su velocidad reproductiva. Solo después de que estos medicamentos se introdujeron se favoreció a estos alelos mutantes, y como resultado la selección natural aumentó su frecuencia.

Mutaciones que alteran el número o la secuencia de los genes

Las mutaciones cromosómicas que producen deleciones, interrumpen o reorganizan varios loci al mismo tiempo, son casi con seguridad perjudiciales. Sin embargo, cuando estas mutaciones dejan a los genes intactos, sus efectos en los organismos pueden ser neutros. En casos raros, las reorganizaciones cromosómicas son incluso beneficiosas. Por ejemplo, la translocación de parte de un cromosoma a un cromosoma diferente puede vincular genes que tengan juntos un efecto positivo intensificado.

La duplicación génica es una fuente importante de variaciones. Las duplicaciones de segmentos de cromosomas, como otras mutaciones cromosómicas, son casi siempre perjudiciales. Pero fragmentos más pequeños de DNA se introducen generalmente en un genoma a través de la actividad de los elementos transponibles (véase cap. 19). Así, un segmento duplicado que no tiene efectos graves, puede persistir durante generaciones para proporcionar un genoma expandido con nuevos loci que pueden tomar a su cargo nuevas funciones mediante otras mutaciones y la selección consiguiente. También pueden originarse nuevos genes cuando las porciones codificantes de los genes (exones) se mezclan en el genoma.

Este aumento beneficioso del número de genes parece haber desempeñado un importante papel en la evolución. Por ejemplo, los ancestros remotos de los mamíferos tienen un único gen para detectar los olores, que se ha duplicado por medio de una variedad de mecanismos mutacionales. Como resultado, los seres humanos actuales tienen cerca de 1000 genes de receptores olfatorios y los ratones tienen 1300. Cerca del 60% de los genes de receptores olfatorios han sido inactivados por posteriores mutaciones, mientras que los ratones han perdido solo el 20% de los suyos, juna demostración notable de que el sentido del olfato es más imporante para los ratones que para nosotros!

Tasas de mutación

Las tasas de mutación tienden a ser bajas en animales y plantas, que experimentan en promedio una mutación cada 100 000 genes por generación. Pero en los microorganismos y los virus, que tienen un intervalo corto entre generaciones, las mutaciones rápidamente pueden generar una variación genética. Por ejemplo, el HIV tiene un intervalo entre generaciones de aproximadamente dos días y un genoma con RNA, que tiene una tasa de mutación mucho más elevada que un genoma típico con DNA. Por esta razón, los tratamientos con un solo medicamento, probablemente, nunca sean efectivos contra el HIV (las formas mutantes

del virus que son resistentes a un fármaco particular probablemente aparezcan en muy poco tiempo). Incluso los tratamientos con dos fármacos raramente son efectivos durante largo tiempo porque los virus con mutaciones dobles que les confieren resistencia a *ambos* medicamentos se originan diariamente. Esto explica por qué los tratamientos actuales más efectivos contra el SIDA son los "cócteles" de fármacos que combinan varios medicamentos. Es mucho menos probable que se produzcan mutaciones múltiples contra *todos* los medicamentos en un período de tiempo breve.

Recombinación sexual

En las poblaciones que se reproducen sexualmente, la recombinación sexual es mucho más importante que la mutación, considerando en una escala de tiempo de generación en generación, para producir las variaciones que hacen posible la adaptación. Casi todas las variaciones fenotípicas basadas en diferencias genéticas resultan de la mezcla por recombinación de los alelos existentes en el acervo génico (por supuesto, esta variación de los alelos se ha originado en mutaciones anteriores). Una población presenta miles de combinaciones de apareamientos posibles, y la fertilización reúne a los gametos de individuos que, probablemente, tienen diferentes antecedentes genéticos. La reproducción sexual reordena los alelos en nuevas combinaciones en cada generación.

Las bacterias y muchos virus también pueden experimentar recombinación, pero lo hacen con mucho menos regularidad que los animales y las plantas y, a menudo, de maneras que les permita atravesar las barreras de la especie (véase cap. 18). Muchos de los genes de la bacteria *Escherichia coli* O157:H7, con frecuencia responsable de intoxicación alimentaria, son actualmente "mosaicos" de genes de diferentes tipos de bacterias. La capacidad de los patógenos para evolucionar con rapidez por medio de estas extensas recombinaciones, junto con su elevada tasa de mutación, determina que sean adversarios especialmente peligrosos.

Evaluación de conceptos

- 1. De todas las mutaciones que se producen, ¿por qué solo una pequeña fracción se disemina en el acervo génico?
- 2. ¿En qué forma produce variaciones la recombinación sexual?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 23-3

La selección natural, la deriva genética y el flujo génico pueden alterar la composición genética de una población

Obsérvense nuevamente en la página 458 las cinco condiciones requeridas para que una población se encuentre en el equilibrio de Hardy-Weinberg. Una desviación de alguna de estas condiciones es una causa potencial de evolución. Sin embargo, aunque nuevas mutaciones pueden modificar las fre-

cuencias de los alelos, el cambio de una generación a la siguiente sería muy pequeño. La recombinación entremezcla los alelos, pero no cambia sus frecuencias. El apareamiento no aleatorio puede afectar a las frecuencias relativas de genotipos homocigotos y heterocigotos, pero, en general, no tiene efectos en las frecuencias de los alelos. Los tres principales factores que alteran las frecuencias de los alelos y producen la mayor parte de las modificaciones evolutivas son la selección natural, la deriva genética y el flujo génico.

Selección natural

Como ya se explicó en el capítulo 22, el concepto de selección natural de Darwin se basa en el éxito reproductivo diferencial: los individuos de una población presentan variaciones en sus rasgos heredables, y los individuos que tienen variaciones que les permiten adaptarse mejor a su ambiente tienden a producir mayor descendencia que aquellos con las variaciones que les hacen menos adaptados.

Sabemos actualmente que la selección determina que los alelos se transmitan a la próxima generación en proporciones diferentes de sus frecuencias relativas en la presente generación. Por ejemplo, en nuestra población imaginaria de flores silvestres, las flores blancas (C^wC^w) podrían ser más visibles para los insectos que comen plantas, dando como resultado que más flores blancas sean comidas. Y tal vez las flores rojas (C^RC^R) sean más atractivas para los polinizadores, lo que aumentaría la posibilidad de las flores rojas de producir descendencia. Estas diferencias en el éxito reproductivo y de supervivencia perturbarían el equilibrio de Hardy-Weinberg: la frecuencia del alelo C^w descenderá en el acervo génico y la frecuencia del alelo C^R aumentará. Más adelante, en este capítulo, examinaremos el proceso de la selección natural de forma más detallada.

Deriva genética

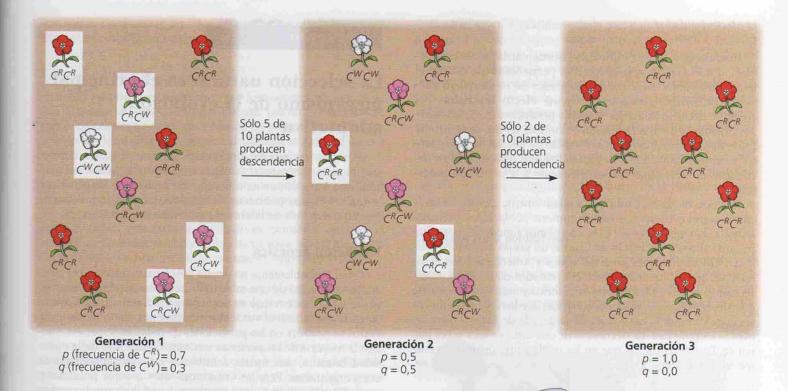
Si usted lanza una moneda al aire 1 000 veces y obtiene un resultado de 700 caras y 300 cruces, sospecharía de esa moneda. Pero si la lanza 10 veces y obtiene un resultado de 7 caras y 3 cruces no estaría sorprendido. Cuanto más pequeña sea la muestra, mayor es la probabilidad de desviación del resultado predicho; en este caso, un número igual de caras y cruces.

Desviaciones similares del resultado esperado —que se producen porque las poblaciones reales son de un tamaño finito, no infinito— explican cómo pueden fluctuar las frecuencias de los alelos de forma impredecible de una generación a la siguiente. Estas fluctuaciones se denominan **deriva genética**. Considere el ejemplo de la **figura 23-7**. Observe que, en este ejemplo, uno de los alelos desapareció por un acontecimiento no discriminante; es decir, hay razones de probabilidad para que se pierda el alelo C^w en lugar del C^R . Durante el transcurso del tiempo, la deriva tiende a reducir la variación genética por medio de esas pérdidas de alelos del acervo génico.

Dos situaciones que pueden aumentar la probabilidad de que la deriva genética tenga un impacto importante en una población se describen como el efecto cuello de botella y el efecto fundador.

El efecto cuello de botella

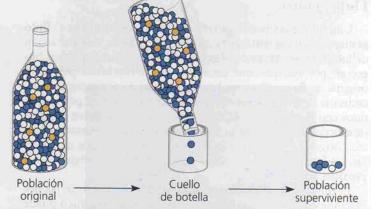
Un desastre causado por un cambio súbito en el ambiente puede reducir drásticamente el tamaño de una población. En efecto, los pocos sobrevivientes han atravesado un restrictivo



▲ Fig. 23-7. Deriva genética. Esta pequeña población de flores silvestres tiene un tamaño estable de diez plantas. Solo cinco plantas de la generación 1 (dentro de los recuadros blancos) producen descendencia fértil. Por azar, solo dos plantas de la generación 2 producen descendientes fértiles. Inicialmente, el alelo C™ aumenta en la generación 2, pero luego desciende hasta cero en la generación 3.

"cuello de botella", y su acervo génico puede ya no ser más un reflejo del acervo génico original de la población; esto se denomina efecto cuello de botella (fig. 23-8a). Por azar, ciertos alelos pueden estar representados en exceso entre los supervivientes, otros pueden estar representados en menor proporción a la original, y algunos pueden verse eliminados en su totalidad. La deriva genética puede continuar modificando de manera sustancial el acervo génico durante varias generaciones, hasta que la población sea suficientemente grande como para que las fluctuaciones aleatorias tengan consecuencias leves.

Una razón importante para comprender el efecto cuello de botella es que las acciones humanas a veces graves pueden crear cuellos de botella para otras especies. Por ejemplo, en la década de 1890, en California los cazadores redujeron la población de elefantes marinos del norte hasta solo 20 individuos. Desde entonces, estos mamíferos se han convertido en una especie protegida y la población ha aumentado nuevamente hasta más de 30 000 individuos (fig. 23-8b). Sin embargo, al examinar 24 loci de los genes de una muestra representativa de esta especie de elefantes marinos, los investigadores no encontraron ninguna variación: para cada uno de los 24 genes existía solo un alelo. Por el contrario, las poblaciones de elefantes marinos del sur, una especie estrechamente emparentada que no sufrió el efecto cuello de botella, tienen una variación genética abundante.



(a) Hacer pasar unas pocas canicas a través del cuello estrecho de una botella es análogo a la reducción drástica del tamaño de una población despúes de un desastre ambiental. Por azar, las canicas azules están representadas excesivamente en la nueva población y las canicas doradas están ausentes.



(b) De forma similar, el efecto cuello de botella en una población de organismos tiende a reducir la variación genética, como en estos elefantes marinos del norte que en algún momento en California fueron perseguidos por cazadores casi hasta su extinción.

▲ Fig. 23-8. El efecto cuello de botella.

El efecto fundador

Cuando unos pocos individuos quedan aislados de una población más grande, este grupo más pequeño puede establecer una nueva población, cuyo acervo génico no es un reflejo de la población original; esto se denomina **efecto fundador**. Por ejemplo, el efecto fundador se puede producir cuando unos pocos miembros de una población colonizan un nuevo territorio. Estos fundadores atraviesan un "cuello de botella de aislamiento" y representan un acervo génico distinto, con diferentes frecuencias de alelos que los pertenecientes a la población progenitora.

El efecto fundador explicaría la relativamente elevada frecuencia de algunos trastornos hereditarios en poblaciones humanas aisladas. Por ejemplo, en 1814, 15 colonos fundaron un asentamiento británico en Tristán da Cunha, un grupo de pequeñas islas en el Océano Atlántico entre África y América del Sur. Aparentemente, uno de los colonos era portador de un alelo recesivo para la retinitis pigmentaria, una forma progresiva de ceguera que afecta a los individuos homocigotos. De los 240 descendientes que vivían en la isla a fines de la década de 1960, cuatro tenían la enfermedad. La frecuencia de este alelo es diez veces mayor en Tristán da Cunha que en las poblaciones de donde vinieron los fundadores.

Flujo génico

Una población puede ganar o perder alelos mediante el **flujo génico**, adiciones y/o sustracciones genéticas de una población debidas al movimiento de los individuos o gametos fértiles. Suponga, por ejemplo, que cerca de nuestra hipotética población original de flores silvestres hay una población recientemente establecida de flores silvestres constituida sobre todo, por individuos con flores blancas (*C*^w*C*^w). Los insectos que llevan el polen de estas plantas podrían volar hacia las plantas de nuestra población original y polinizarlas. Los alelos *C*^w introducidos modificarán las frecuencias de alelos de nuestra población original en la próxima generación.

El flujo génico tiende a reducir las diferencias entre las poblaciones. Si es suficientemente extenso, el flujo génico puede combinar las poblaciones vecinas en una única población con un acervo génico común. Por ejemplo, los seres humanos se desplazan actualmente alrededor del mundo con mucha más libertad que en el pasado, y el flujo génico se ha convertido en un importante agente de cambio evolutivo en las poblaciones humanas que previamente estaban considerablemente aisladas

Evaluación de conceptos

- ¿En qué sentido la selección natural es más "predecible" que la deriva genética?
- 2. Diferencie entre deriva genética y flujo génico en términos de (a) cómo se producen y (b) sus consecuencias en la futura variación genética de una población.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 234

La selección natural es el principal mecanismo de la evolución adaptativa

De todos los factores que pueden cambiar el acervo génico, solo la selección natural es capaz de adaptar la población a su ambiente. La selección natural acumula y mantiene los genotipos favorables en una población. Como usted ya sabe, el proceso de selección depende de la existencia de variación genética.

Variación genética

Usted probablemente no tendrá problemas en reconocer a sus amigos en medio de una multitud. Cada persona tiene un genoma único, que se refleja en variaciones individuales fenotípicas como la apariencia, la voz y el temperamento. La variación individual se produce en las poblaciones de todas las especies. Aunque la mayoría de las personas son muy conscientes de la diversidad humana, son menos sensibles a las individualidades en otros organismos. Pero las variaciones están siempre presentes y, como Darwin observó, las variaciones heredables son la materia prima de la selección natural. Además de las diferencias que podemos ver u oír, las poblaciones tienen una amplia variación genética que solo se puede observar a nivel molecular. Por ejemplo, no es posible identificar el grupo sanguíneo de una persona (A, B, AB o 0) a partir de su aspecto.

No toda variación fenotípica es heredable **(fig. 23-9)**. El fenotipo es el producto acumulado de un genotipo heredado y una multitud de influencias ambientales. Por ejemplo, los fisioculturistas alteran su fenotipo de forma espectacular pero no transmiten sus enormes músculos a la próxima generación. Es importante recordar



(a) Mariposas mapa que emergen en primavera: anaranjadas y marrones



(b) Mariposas mapa que emergen al final del verano: blancas y negras

▲ Fig. 23-9. Variaciones no heredables en una población. Estas mariposas mapa europeas son formas estacionales de la misma especie (Araschnia levana). A causa de diferencias estacionales en las hormonas, (a) los individuos que emergen en la primavera son de color anaranjado y marrón, mientras que (b) los individuos que emergen al final del verano son de color blanco y negro. Estas dos formas son genéticamente idénticas en los loci del color. Por tanto, si estas dos formas se diferencian en su éxito reproductivo, esa diferencia por sí misma no conducirá a ningún cambio en la capacidad de las mariposas para desarrollarse en estas dos formas diferentes.

que solo el componente genético de la variación puede tener consecuencias evolutivas como resultado de la selección natural.

Variación dentro de una población

Tanto los caracteres discretos como los cuantitativos contribuyen a la variación dentro de una población. Los caracteres discretos, como los colores rojo, rosado y blanco de nuestra hipotética población de flores silvestres, pueden clasificarse en función de que estén o no estén presentes (cada planta tiene flores que son rojas, rosadas o blancas). Los caracteres discretos están determinados por un locus único de un gen con diferentes alelos que producen distintos fenotipos. Sin embargo, como se comentó en el capítulo 22, la mayoría de las variaciones heredables consisten en caracteres cuantitativos, que varían en un intervalo continuo dentro de la población. La variación heredable cuantitativa resulta de la influencia de dos o más genes en un carácter fenotípico único.

Polimorfismo. Cuando los individuos se diferencian en un carácter discreto, las diferentes formas se denominan *morfos*. Se dice que una población exhibe un polimorfismo fenotípico para un carácter cuando dos o más morfos están representados cada uno en frecuencias suficientemente elevadas como para ser rápidamente advertidos (obviamente, la definición de "rápidamente advertidos" es un poco subjetiva, pero una población no se considera polimorfa si está constituida por un solo morfo predominante y los otros morfos son extremadamente infrecuentes).

Por el contrario, la variación de la altura en la población humana no muestra un polimorfismo fenotípico porque no consiste en morfos distintos y separados; la altura se modifica a lo largo de un intervalo continuo. No obstante, los polimorfismos desempeñan un papel en estos caracteres a nivel genético. El componente heredable de la altura es resultado de este polimorfismo genético para los alelos en los diferentes loci que influyen en la altura.

Medición de la variación genética. Los genetistas demográficos miden el número de polimorfismos de una población determinando la cantidad de heterocigosis tanto a nivel de los genes completos (variabilidad de genes) como a nivel de la molécula de DNA (variabilidad de nucleótidos). Para ver cómo funciona esto, considere una población de moscas de la fruta (*Drosophila*). El genoma de una mosca de la fruta tiene, aproximadamente, 13 000 loci. La heterocigosidad promedio de *Drosophila* se mide como el porcentaje promedio de estos loci que son heterocigotos. En promedio, una mosca de la fruta es heterocigota (tiene dos alelos diferentes) en cerca del 14% de sus loci. Usted puede decir, por tanto, que la población de la mosca tiene una heterocigosis promedio del 14%, lo que significa que una mosca de la fruta típica es heterocigota en cerca de 1 800 de sus 13 000 loci y homocigota en el resto.

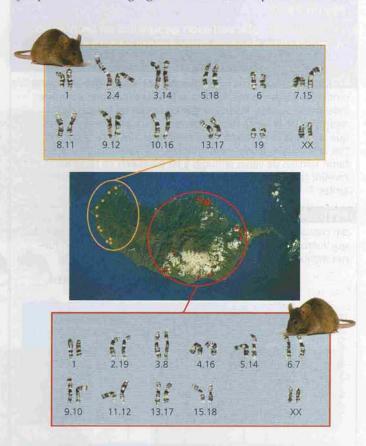
La variabilidad de nucleótidos se mide comparando las secuencias de muestras de DNA de dos individuos y calculando la media de los datos de muchas de esas comparaciones. El genoma de la mosca de la fruta tiene, aproximadamente, 180 millones de nucleótidos, y las secuencias entre dos moscas cualquiera se diferencian en promedio en el 1%.

¿Por qué la heterocigos is promedio tiende a ser mayor que la variabilidad de nucleótidos? Esto se produce porque un gen puede estar constituido por miles de bases de DNA. Una diferencia en una sola de estas bases es suficiente para hacer diferentes a dos alelos de ese gen y aumentar la heterocigosidad promedio.

Basándose en mediciones de la variabilidad de nucleótidos, los seres humanos tienen relativamente poca variación genética en comparación con la mayoría de las otras especies. Dos seres humanos se diferencian solo en alrededor del 0,1% de sus bases, un décimo de la variabilidad de nucleótidos encontrada en las poblaciones de *Drosophila*. Claramente, los seres humanos somos todos mucho más similiares desde el punto de vista genético que diferentes. Además, este 0,1% de variabilidad de nucleótidos incluye la totalidad del componente hereditario de las muchas maneras diferentes en que puede verse el aspecto de una persona, cómo habla y cómo actúa, además de sus diferencias bioquímicas, como el grupo sanguíneo ABO, que no son visibles exteriormente.

Variación entre poblaciones

La mayoría de las especies presentan variación geográfica, es decir, diferencias entre los acervos génicos de poblaciones separadas o subgrupos de población. La **figura 23-10** ilustra un ejemplo de variación geográfica observado en poblaciones aisla-



▲ Fig. 23-10. Variación geográfica en mutaciones cromosómicas. Separadas por las montañas, varias poblaciones de ratones domésticos de la isla de Madeira evolucionaron aisladas una de la otra. Los investigadores observaron diferencias en los cariotipos (juegos de cromosomas) de estas poblaciones aisladas. En algunas de las poblaciones, los cromosomas originales se fusionaron. Por ejemplo, "2.4" indica la fusión del cromosoma 2 y el cromosoma 4. Sin embargo, los patrones de cromosomas fusionados se diferencian de una población de ratones a la otra. Los ratones en las áreas señaladas con los puntos dorados tienen el juego de cromosomas fusionados que se observa en el recuadro dorado, mientras que los ratones de las localizaciones indicadas con los puntos rojos tienen un patrón diferente de fusiones que se muestra en el recuadro rojo. Debido a que estas mutaciones dejan los genes intactos, sus efectos en los ratones parecen ser neutros.

463

das del ratón doméstico (Mus musculus) que fueron introducidas de manera inadvertida en la isla de Madeira en el Atlántico, por

colonos portugueses en el siglo xv.

Dado que los factores ambientales, probablemente difieren de un lugar a otro la selección natural puede contribuir a la variación geográfica. Por ejemplo, una población de nuestra hipotética especie de flor silvestre podría tener una frecuencia más alta de alelos C^* que otras poblaciones porque los polinizadores locales prefieren las flores blancas. La deriva genética también puede producir diferencias en la frecuencia de alelos entre poblaciones por el efecto acumulativo de fluctuaciones aleatorias en las frecuencias más que por selección natural.

Algunos ejemplos de variación geográfica se producen como una clina, un cambio gradual de un rasgo a lo largo de un eje geográfico. En algunos casos, una clina representa una región graduada de superposición donde se están entrecruzando individuos de poblaciones vecinas. En otros casos, una graduación en alguna variable ambiental produce una clina. Por ejemplo, el ta-

Figura 23-11

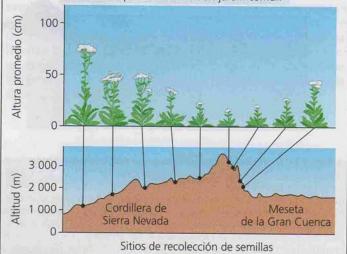
A. millefolium tiene un componente génetico ?

EXPERIMENTO

Los investigadores observaron que el tamaño promedio de las plantas Achillea millefolium (nombres comunes milenrama, aquilea, mil hojas) que crecen en las laderas de las montañas de la Sierra Nevada decrece gradualmente a medida que aumenta la elevación. Para eliminar el efecto de las diferencias ambientales a diferentes altitudes, los investigadores recolectaron semillas de varias altitudes y las plantaron en un jardín común. Luego midieron las alturas (tamaño) de las plantas resultantes.

RESULTADOS El tamaño promedio de las plantas en el jardín común presentó una correlación inversa con las altitudes a las que fueron recolectadas, aunque las diferencias de tamaño fueron menores en los ambientes naturales de esas plantas.

Alturas (tamaño) de las plantas A. millefolium que crecieron en un jardín común



CONCLUSIÓN

La menor, aunque todavía medible, variación clinal en las plantas A. millefolium que se cultivaron a la misma altitud muestra el papel de la genética y el de las diferencias ambientales.

maño corporal promedio de muchas especies norteamericanas de aves y mamíferos aumenta de forma gradual a medida que se incrementa la latitud. Supuestamente la relación reducida entre superficie y volumen que acompaña a los tamaños más grandes es una adaptación que ayuda a los animales a conservar la temperatura corporal en ambientes fríos. Los estudios experimentales de muchas clinas han confirmado que tanto la variación genética como la ambiental desempeñan un papel importante en las diferencias geográficas del fenotipo (fig. 23-11).

La selección natural en detalle

A partir del rango de variaciones disponibles en una población, la selección natural aumenta las frecuencias de ciertos genotipos y adapta los organismos a su medio ambiente durante muchas generaciones. En esta sección se describe con mayor detalle la selección natural como un mecanismo de adaptación evolutiva.

Aptitud evolutiva

Las frases "lucha por la existencia" y "supervivencia del más apto" se utilizan con frecuencia para describir la selección natural, pese a que estas expresiones son incorrectas si se las entiende como una lucha competitiva directa entre los individuos. Existen especies animales en las que los individuos, generalmente los machos, se enfrentan con sus cuernos o combaten de otra manera para determinar el privilegio para el apareamiento. Pero el éxito reproductivo es más sutil y depende de muchos factores aparte de las batallas por el apareamiento. Por ejemplo, un percebe puede producir más huevos que sus vecinos porque es más eficiente en extraer nutrientes del agua. Una polilla puede tener más descendencia que otras polillas de la misma población porque los colores de su cuerpo la protegen más efectivamente de sus depredadores. Las flores silvestres pueden diferenciarse en su éxito reproductivo porque algunas atraen más polinizadores debido a leves variaciones de color, forma o fragancia. Todos éstos son ejemplos de ventajas adaptativas, y todos son componentes de lo que denominamos aptitud: la contribución que un individuo realiza al acervo génico de la siguiente generación, en relación con las contribuciones de otros individuos.

Con un enfoque más cuantitativo de la selección natural, los genetistas de poblaciones definen la aptitud relativa como la contribución de un genotipo a la próxima generación en comparación con las contribuciones de genotipos alternativos para el mismo locus. Supongamos que, en promedio, los individuos que tienen flores rojas producen menos descendencia que los de flores blancas o rosadas, que producen igual número de descendientes. La aptitud relativa de las variantes con mayor éxito reproductivo se considera 1 a efectos de la comparación, de manera que la aptitud relativa de las plantas con flores blancas o con flores rosadas es 1. Si las plantas con flores rojas tienen en promedio solo un 80% de descendientes en relación con las plantas de flores blancas o rosadas, su aptitud relativa es de 0,8.

Aunque los genetistas de poblaciones a menudo se refieren a la aptitud relativa de un genotipo, es importante recordar que la selección natural actúa sobre los fenotipos, no sobre los genotipos. La entidad que va experimentar la selección natural es el organismo completo. Por tanto, la aptitud relativa de un alelo concreto depende de la totalidad del contexto genético y ambiental en el que se expresa. Por ejemplo, los alelos que favorecen el crecimiento del tronco y las ramas de un árbol serían inútiles, e incluso perjudiciales, en ausencia de alelos en otros loci que promuevan el crecimiento necesario de las raíces para sostener el árbol. Por otro lado,

alelos u otras porciones del DNA que no contribuyen en nada al éxito de un organismo (o que pueden producir incluso una ligera mala adaptación) pueden perpetuarse en individuos cuya aptitud total sea elevada. De esta manera, miles de fragmentos de antiguos retrovirus y elementos transponibles se han acumulado y continúan acumulándose en nuestros genomas. Estas porciones de DNA sin ninguna función se transmiten de una generación a la siguiente porque no son dañinas.

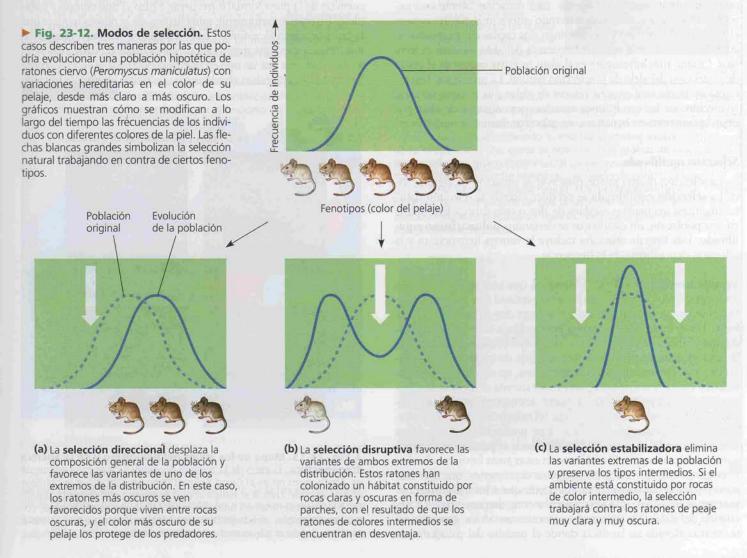
La supervivencia por sí sola no garantiza el éxito reproductivo. La aptitud relativa es cero para una planta o un animal estéril, pese a que sea robusto y viva más tiempo que otros miembros de la población. Pero la supervivencia es necesaria para la reproducción y la longevidad aumenta la aptitud, si se considera que los individuos que viven más tiempo dejan mayor número de descendientes que los que mueren más temprano. Por otro lado, un individuo que madura rápidamente y se vuelve fértil a una edad más temprana, aunque solo viva poco tiempo, puede tener mayor número de descendientes que un individuo que vive más tiempo pero que madura de forma tardía. En consecuencia, varios factores afectan tanto a la supervivencia como a la fertilidad y contribuyen a la aptitud evolutiva.

Selección direccional, disruptiva y estabilizadora

La selección natural puede alterar la distribución de las frecuencias de los rasgos heredables de tres maneras, según cuáles sean los fenotipos que se favorecen en una población. Estos tres modos de selección se denominan selección direccional, selección disruptiva y selección estabilizadora.

La selección direccional (fig. 23-12a) es la más frecuente cuando el ambiente de una población se modifica o cuando los miembros de una población migran a un nuevo hábitat con diferentes condiciones ambientales. La selección direccional desplaza la curva de frecuencias de algún carácter fenotípico en una dirección en otra, a favor de los individuos que se desvían del promedio. Por ejemplo, las evidencias de fósiles indican que el tamaño promedio de los osos negros en Europa aumentó con cada período glaciar, solo para disminuir otra vez durante el período interglaciar más caluroso. Los osos de mayor tamaño, con una relación superficie, volumen más pequeña, conservan mejor su calor corporal y sobreviven a períodos de frío extremo.

La selección disruptiva (fig. 23-12b) se produce cuando las condiciones ambientales favorecen a los individuos de ambos extremos de un rango fenotípico sobre los fenotipos intermedios. Por ejemplo, una población de pinzones de vientre negro comedores de semillas de Camerún presenta dos tamaños de picos claramente diferentes. Los individuos con picos más pequeños se alimentan, sobre todo, de semillas blandas, mientras que las aves de pico más grande se especializan en romper semillas duras. Parece que las aves con picos de tamaño intermedio son poco eficaces para romper ambos tipos de semillas y, por esa razón, tienen una aptitud relativa inferior. Como leerá en el próximo capítulo, la selección disruptiva puede ser importante en las etapas iniciales de la especiación.



La selección estabilizadora (fig. 23-12c) actúa contra los fenotipos extremos y favorece las variantes intermedias. Este modo de selección reduce la variación y mantiene el statu quo de un carácter fenotípico particular. Por ejemplo, el peso al nacer de la mayoría de los niños está entre 3 y 4 kg; los niños mucho más pequeños o más grandes tienen mayores tasas de mortalidad.

Sin embargo, independientemente del modo de selección, el mecanismo básico continúa siendo el mismo. La selección favorece ciertos rasgos hereditarios mediante el éxito reproductivo diferen-

Preservación de la variación genética

¿Qué impide a la selección natural reducir la variación genética mediante la eliminación de todos los genotipos desfavorables? La tendencia de la selección direccional y estabilizadora de reducir la variación se contrapone con los mecanismos que la preservan o la restauran.

Diploidía

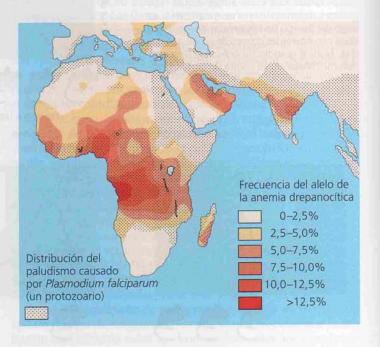
Debido a que la mayoría de los eucariontes son diploides, una cantidad considerable de variación genética está oculta para la selección en forma de alelos recesivos. Los alelos recesivos que son menos favorables que sus homólogos dominantes, o incluso los alelos perjudiciales en el ambiente actual, pueden persistir porque se propagan en individuos heterocigotos. Esta variación latente está expuesta a la selección natural sólo cuando ambos progenitores poseen el mismo alelo recesivo y se combinan dos copias en un mismo cigoto. Esto sucede rara vez si la frecuencia del alelo recesivo es muy baja. Cuanto más infrecuente es el alelo recesivo, mayor es el grado de protección del alelo de la selección natural. La protección heterocigota mantiene una enorme reserva de alelos que pueden no estar favorecidos en las condiciones actuales, pero algunos de ellos podrían aportar nuevos beneficios cuando el ambiente se modifique.

Selección equilibrada

La selección misma puede preservar la variación en algunos loci. La selección equilibrada se produce cuando la selección natural mantiene frecuencias estables de dos o más formas fenotípicas en una población, un estado que se denomina polimorfismo equilibrado. Este tipo de selección incluye la ventaja heterocigota y la selección dependiente de la frecuencia.

Ventaja heterocigota. Si los individuos que son heterocigotos en un locus génico particular tienen mayor aptitud que los homocigotos, la selección natural tenderá a mantener dos o más alelos en ese locus. Un ejemplo de esta ventaja heterocigota se produce en el locus que codifica en el hombre una de las subunidades peptidicas de la hemoglobina, la proteína transportadora de oxígeno de los glóbulos rojos. En los individuos homocigotos, un alelo recesivo en este locus causa la anemia drepanocítica (anemia de células falciformes) (figs. 5-21 y 17-23). Sin embargo, los heterocigotos están protegidos contra los efectos más graves del paludismo (aunque no son resistentes a la infección palúdica). Esta protección es una ventaja importante en las regiones tropicales, donde el paludismo produce considerables muertes. El ambiente en estas áreas favorece a los heterocigotos más que a los homocigotos dominantes, que son más susceptibles al paludismo, y también más que a los individuos homocigotos recesivos, que desarrollan anemia drepanocítica. La frecuencia del alelo de la anemia drepanocítica en África, generalmente, es más elevada en las áreas donde el parásito del paludismo es más frecuente **(fig. 23-13)**. En algunas tribus, éste explica el 20% de los alelos de la anemiadrepannocítica en el acervo génico, una frecuencia muy elevada para un alelo tan perjudicial. Pero aun con esta alta frecuencia (q=0,2) solo el 4% de la población tiene anemia drepanocítica ($q^2=0,04$). Hay muchos más heterocigotos que son resistentes al paludismo ($2pq=2\times0,8\times0,2=0,32$). Aunque la ventaja en la aptitud de los heterocigotos es mucho menor que la desventaja de los homocigotos, hay tantos heterocigotos más que homocigotos, que el beneficio agregado de los alelos en la población *se equilibra* con su perjuicio agregado.

Selección dependiente de la frecuencia. En la selección dependiente de la frecuencia, la aptitud de un morfo cualquiera disminuye si se vuelve demasiado común en la población. La figura 23-14 ilustra un experimento que simula la selección dependiente de la frecuencia. En la vida salvaje, los arrendajos azules localizan y comen a las mariposas nocturnas que se encuentran inmóviles en los troncos durante el día. Es posible entrenar arrendajos cautivos para ubicar presas virtuales en una pantalla de ordenador. Se les presentó una serie de pantallas con un fondo moteado, que algunas veces incluía la imagen de una mariposa nocturna. Cuando un arrendajo picoteaba una imagen de mariposa nocturna, era recompensado con una pequeña porción de alimento. Los arrendajos aprendieron rápidamente a realizar la "búsqueda de la imagen", una manera rápida de reconocer el tipo de mariposa nocturna más frecuente. A medida que creció su habilidad, el programa de ordenador ajustó las frecuencias de la presa virtual infrecuente e hizo el tipo común y habituales los tipos anteriormente infrecuentes, de la misma manera que lo haría la selección natural. Los investigadores también programaron "mutaciones" que introdujeron nuevos tipos de mariposas nocturnas. Cada vez que un tipo de mariposa nocturna se volvía común, los arrendajos aprendían rápidamente una nueva imagen de búsque-



▲ Fig. 23-13. Mapa de los alelos del paludismo y de la anemia drepanocítica. El alelo de la anemia drepanocítica es más frecuente en África, pero no es el único polimorfismo equilibrado que confiere una protección contra el paludismo. Diferentes polimorfismos equilibrados se encuentran en poblaciones de otras partes del mundo, como, por ejemplo, alrededor del mar Mediterráneo y en el sudeste asiático, donde el paludismo está muy extendido.

Figura 23-14

Médicado de Montagamba. Utilización de una población virtual para estudiar los efectos de la selección

APLICACIÓN Al utilizar organismos virtuales que pueden "reproducirse" y transmitir sus características a su descendencia, los biólogos pueden observar un modelo de los efectos de la selección sobre varias generaciones en un período determinado de tiempo.

Este método también permite a los investigadores aislar el efecto de las variables del estudio controlando otras influencias en la evolución de la población, un objetivo casi imposible en la naturaleza.

TÉCNICA

Los estudios con poblaciones virtuales tienen mucho más sentido cuando se basan en sistemas naturales. Por ejemplo, Alan Bond y Alan Kamil de la Universidad de Nebraska crearon una "ecología virtual" basada en la bien estudiada relación depredadorpresa que existe entre el arrendajo azul norteamericano y las mariposas nocturnas de la región boscosa. En primer término, los investigadores transformaron fotografías en escala de grises de las mariposas nocturnas en mariposas digitales. Los patrones de las alas se determinaron mediante un genoma computarizado complejo basado en la genética de las mariposas reales, que incluía la herencia poligénica, los acontecimientos de entrecruzamiento, y la mutación. Estas mariposas pueden "aparearse" y los genotipos y fenotipos de la descendencia pueden ser determinados por varios modelos matemáticos.

Bond y Kamil entrenaron arrendajos azules cautivos para "cazar" a las mariposas digitales presentadas delante de fondos con un patrón moteado, así como los pájaros cazarían a las mariposas ocultas en los troncos de los árboles en la naturaleza. Para realizar el modelo de los efectos de la predación del arrendajo azul sobre la población de mariposa, estos investigadores presentaron cada mariposa a un arrendajo y midieron el tiempo de detección (o la ausencia de detección). Estos investigadores utilizaron un modelo estadístico para calcular la probabilidad de apareamiento de cada mariposa, con

la producción de la nueva generación de presas potenciales. Repitieron este proceso durante 100 generaciones para el grupo experimental (expuesto a la selección dependiente de la frecuencia de los arrendajos) y para los dos grupos de control. En un grupo de control (sin selección por medio de arrendajos), los investigadores recombinaron aleatoriamente los genotipos de cada generación. En el otro grupo de control (selección independiente de la frecuencia), los arrendajos seleccionaron las mariposas, pero un programa de ordenador eliminó el efecto de "búsqueda de la imagen".

Al picotear la imagen de una mariposa, el arrendajo azul recibe una recompensa en forma de alimento. Si el pájaro no detecta ninguna mariposa en cualquiera de las pantallas, picotea el círculo verde para continuar con un nuevo juego de imágenes (una nueva oportunidad de alimentación).



RESULTADOS La utilización de una población virtual de presas permitió a los investigadores obtener un modelo del impacto evolu-

Muestra de la población progenitora





Muestra del grupo experimental

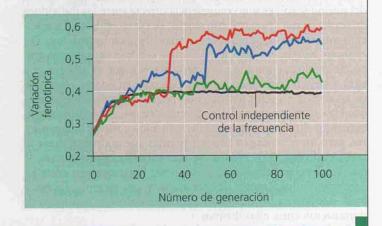




Fondo plano

Fondo con un patrón

tivo a largo plazo de la selección mediante predadores reales. En este estudio, la población experimental de mariposas fue más difícil de distinguir delante de un fondo con un patrón en comparación con el control no seleccionado (como fue el control independiente de la frecuencia). Pero, como se observa en el gráfico de abajo, en tres estudios, el grupo experimental (líneas en color) mostró una variación fenotípica mucho mayor que el grupo de control independiente de la frecuencia (línea negra). Este resultado sostiene la hipótesis de Bond y Kamil de que la selección dependiente de la frecuencia mediante predadores visuales favorece el polimorfismo en una población de presas.



da y la picoteaban. La selección dependiente de la frecuencia preservó el polimorfismo en esta población: las mariposas nocturnas infrecuentes con cualquier patrón tenían ventajas y las mariposas nocturnas comunes con cualquier patrón estaban en desventaja porque los

arrendajos aprendían a encontrarlas con mayor facilidad que a las poco frecuentes. Semejante selección dependiente de la frecuencia se ha observado en numerosas interacciones depredador-presa en la vida salvaje.

Variación neutral

Probablemente, algunas de las variaciones genéticas en las poblaciones tienen poco o ningún impacto en el éxito reproductivo y, por esa razón, la selección natural no afecta a estos alelos. Por ejemplo, la mayor parte de las diferencias en las bases del DNA entre los seres humanos que se encuentran en las regiones no tra-· ducidas del genoma parece que no confieren ninguna ventaja selectiva y, por eso, son consideradas como una variación neutral. Y en los seudogenes, genes que se han vuelto inactivos por las mutaciones, el "ruido" genético tiene libertad de acumularse en todas las regiones del gen. Las frecuencias relativas de las variaciones neutrales no se ven afectadas por la selección natural; con el paso del tiempo, algunos alelos aumentan su frecuencia y otros la disminuyen mediante la deriva genética. Incluso los cambios mutacionales que alteran las proteínas pueden ser neutrales. Por ejemplo, los datos de las moscas Drosophila sugieren que cerca de la mitad de las mutaciones modificadoras de aminoácidos que se originan y con posterioridad se vuelven fijas no tienen un efecto selectivo; es decir, no afectan a la función de la proteína.

Por supuesto, es posible que las diferencias genéticas que parecen neutrales puedan influir de manera efectiva en el éxito reproductivo y de supervivencia, de modo que sean difíciles de medir. Además, un alelo variante puede ser neutral en un ambiente pero no en otro. El debate sobre la extensión de la variación neutral continúa (como se comentará más adelante en el capítulo 25), pero algo está claro: aunque solo una fracción de la extensa variación en un acervo génico afectara de forma significativa a la aptitud, todavía sigue siendo un enorme reservorio de materia prima para la selección natural y la evolución adaptativa.

Selección sexual

Charles Darwin fue el primero en explorar las implicaciones de la selección sexual, que es la selección natural para el éxito del apareamiento. Este tipo de selección puede dar como resultado un dimorfismo sexual, es decir, diferencias marcadas en las características sexuales secundarias entre los sexos, que no están directamente asociadas con la reproducción (fig. 23-15). Estas características incluyen diferencias en el tamaño, el color y la ornamentación. En los vertebrados, los machos son generalmente el sexo más llamativo.

Es importante diferenciar entre selección intrasexual e intersexual. La selección intrasexual, que significa selección "dentro del mismo sexo", es una competencia directa entre los individuos de un sexo para aparearse con sujetos del sexo opuesto. La selección intrasexual es, generalmente, más obvia en los machos. Por ejemplo, en muchas especies, un único macho controla a un grupo de hembras e impide a los otros machos que se apareen con ellas. El macho controlador puede defender su estatus, derrotando en combate a otros machos más pequeños, más débiles o menos feroces; más a menudo, es el vencedor psicológico en enfrentamientos ritualizados que desalientan a los posibles competidores, pero no se arriesga a padecer heridas que podrían reducir su capacidad (cap. 51). Pero están aumentando las evidencias de que la selección intrasexual puede tener lugar también entre las hembras. En los lémures de cola anillada, por ejemplo, las hembras dominan a los machos y también establecen jerarquías de dominación entre ellas mismas.

En la selección intersexual, también denominada elección de pareja, los individuos de un sexo (por lo general, las hembras) son exigentes, difíciles de satisfacer, cuando eligen sus parejas del otro sexo. En muchos casos, la elección de la hembra depende de lo atractivo del aspecto o de la conducta del macho (fig. 23-15).



▲ Fig. 23-15. Dimorfismo sexual y selección sexual. Los pavos reales macho y hembra muestran un dimorfismo sexual extremo. Se verifica una selección intrasexual entre los machos que compiten entre sí, seguida de una selección intersexual cuando las hembras eligen entre los machos más llamativos.

Sin embargo, como las hembras tienen menores posibilidades de aparearse que los machos, una hembra solo obtiene una ventaja sobre las otras si elige una pareja que le permita producir un mayor número de descendientes aptos.

Lo que intrigó a Darwin acerca de la elección de pareja es que algunos de los comportamientos de ostentación del macho no parecían ser adaptativos y, de hecho, podían generar cierto riesgo. Por ejemplo, el plumaje brillante vuelve a las aves más visibles para los depredadores. Pero si dicha característica sexual secundaria contribuye a que el macho gane una pareja, y este beneficio supera el riesgo de la predación, entonces ambos, tanto el plumaje brillante como la preferencia de la hembra por él estarán reforzados por la razón más darwiniana de todas, es decir, porque facilitan el éxito reproductivo. Cada vez que una hembra elige una pareja basándose en cierta apariencia o conducta, perpetúa los alelos que influyen en ella para realizar esta elección y permite que un macho con un fenotipo especialmente vistoso transmita sus alelos a la descendencia.

¿Cómo evolucionan las preferencias de las hembras por ciertas características del macho? ¿Podrían ser beneficiosos para la aptitud los rasgos llamativos? Muchos investigadores están poniendo a prueba la hipótesis de que estas ostentaciones sexuales reflejan la salud general del macho. Por ejemplo, los pájaros machos con infecciones parasitarias graves pueden tener un plumaje opaco y desaliñado. Generalmente, no conquistan a demasiadas hembras. Si la hembra elige un macho vistoso, llamativo, puede estar eligiendo también un macho sano, y el beneficio será una mayor probabilidad de descendientes saludables.

El enigma evolutivo de la reproducción sexual

Al mismo tiempo que los biólogos estudian los mecanismos de la selección sexual, continúan asombrándose por la propia evolución del sexo. Como mecanismo de rápida expansión de la población es muy inferior a la reproducción asexual. Considere, por ejemplo, una población de insectos en la que la mitad de las hembras se reproduce solo sexualmente y la otra mitad se reproduce solo asexualmente. Aunque ambos tipos de hembras produjeran el mismo número de descendientes en cada generación, la condición asexual aumentaría la frecuencia porque todos los descendientes de las hembras serían hijas, que están capacitadas

para producir más hijas reproductoras. Por el contrario, la mitad de los descendientes de las hembras que se reproducen sexualmente serán machos, que son necesarios para la reproducción, pero que no están capacitados por sí mismos para tener hijos. La **figura 23-16** esquematiza esta "desventaja reproductiva" del sexo.

No obstante, el sexo se mantiene en la gran mayoría de las especies eucariontes, incluso en aquellas que también pueden reproducirse asexualmente. De alguna manera esto debe favorecer el éxito reproductivo porque, de lo contrario, la selección natural actuaría a favor de los alelos que promueven la reproducción asexual. Pero, ¿cuál es la ventaja que proporciona el sexo?

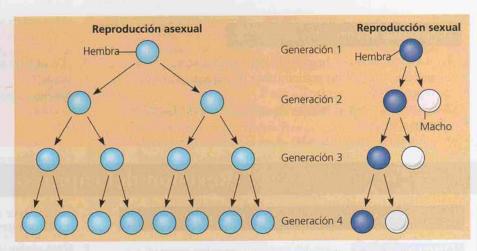
Una explicación es que los procesos de recombinación meiótica y fertilización generan la variación genética sobre la cual actúa la selección natural. Se supone que la selección

natural favorece al sexo, a pesar de sus desventajas reproductivas, porque la variación genética posibilita la adaptación *futura* a un medio continuamente cambiante. Pero esta suposición es díficil de defender. La selección natural siempre actúa aquí y ahora, para favorecer el éxito de los individuos que mejor se reproducen en el ambiente actual.

Por otro lado, considere la forma en que la variación genética que resulta del sexo podría beneficiar a los individuos que se reproducen sexualmente a corto plazo, en una escala de tiempo de generación a generación. Una hipótesis subraya la importancia de la variación genética en la resistencia a las enfermedades. Muchos patógenos bacterianos y virales reconocen e infectan a un huésped, adhiriéndose a moléculas receptoras de las células del huésped. Debería ser una ventaja producir descendencia que varíe su resistencia a diferentes enfermedades. Por ejemplo, un descendiente puede tener marcadores celulares que le vuelven resistente al virus A, mientras que otro puede ser resistente al virus B. Esta hipótesis predice que los loci génicos que codifican a los receptores a los cuales se unen los patógenos deberían tener varios alelos. Parece que esto es así. En los seres humanos, por ejemplo, hay cientos de alelos para cada uno de los dos loci génicos que codifican a las proteínas que dan a las superficies celulares sus improntas moleculares (en el capítulo 43 se describen más detalles acerca de estos marcadores celulares). Por supuesto, dado que la mayoría de los patógenos evolucionan rápidamente en su capacidad de unirse a receptores específicos del huésped, la resistencia de un determinado genotipo a una enfermedad específica no es permanente. Pero el sexo ofrece un mecanismo para "cambiar la cerradura" y modificarla entre los descendientes. Tal ejemplo de coevolución, en el cual el huésped y el parásito deben evolucionar rápidamente para poder permanecer cada uno con el otro, se describe a veces como la "carrera de la Reina de Corazones", en referencia a un personaje de la obra de Lewis Carroll, Alicia a través del espejo, la Reina de Corazones, quien le propone a Alicia correr lo más rápido que pueda para quedarse en el mismo sitio.

Por qué la selección natural no puede formar organismos perfectos

Como observamos en el capítulo 22, en la naturaleza abundan los ejemplos de organismos que parecen contar con una



▲ Fig. 23-16. La "desventaja reproductiva" del sexo. Estos diagramas contrastan el resultado reproductivo de las hembras (círculos azules) durante cuatro generaciones de reproducción asexual frente a reproducción sexual. Se supone que hay dos descendientes vivos por cada hembra. La población asexual crece con mucha más rapidez que la que se reproduce sexualmente.

"ingeniería" lejos de ser la ideal para su estilo de vida por muchas razones.

1. La evolución está limitada por restricciones históricas. Cada especie tiene un legado de descendencia con modificación a partir de una larga línea de formas ancestrales. La evolución no tira a la basura la anatomía ancestral y construye cada una de las nuevas y complejas estructuras desde el principio; elige entre las estructuras existentes y las adapta a situaciones nuevas. Por ejemplo, podríamos imaginar que algunas especies de aves pudieran beneficiarse si tuviesen alas para volar y también cuatro patas para correr de forma rápida y maniobrable, en lugar de solo dos patas. Pero las aves descienden de los reptiles, que tenían solo dos pares de extremidades, y elegir los miembros anteriores para el vuelo les dejó solo los dos miembros posteriores para moverse de un lado a otro sobre el suelo.

2. La adaptación es a menudo un compromiso. Cada organismo tiene que realizar muchas cosas diferentes. Una foca pasa parte de su tiempo sobre las rocas; podría caminar mejor si tuviera patas en lugar de aletas, pero entonces no podría nadar tan bien como lo hace. Los hombres debemos mucho de nuestra versatilidad y capacidad atlética a nuestras manos prensiles y miembros flexibles, que también nos predisponen a esguinces, desgarros de ligamentos y luxaciones. Un refuerzo estructural comprometería la agilidad.

3. El azar y la selección natural interactúan. Los sucesos aleatorios afectan a la subsiguiente historia evolutiva de las poblaciones. Por ejemplo, cuando una tormenta arrastra a insectos o pájaros cientos de millas a través del océano hacia una isla, el viento no necesariamente transporta las especies, o los miembros de una especie, que están mejor adaptados al nuevo medio. Por esa razón, no todos los alelos presentes en el acervo génico de una población fundadora están mejor adaptados al nuevo ambiente que los alelos que "quedaron detrás".

4. La selección sólo puede modificar las variaciones existentes. La selección natural favorece solo los fenotipos más aptos entre los actualmente presentes en la población, que pueden no poseer los rasgos ideales. La demanda no origina nuevos alelos.

Con todas estas restricciones, la evolución no puede fabricar organismos perfectos. La selección natural opera según el principio "mejor que". Podemos percibir la evidencia de la evolución en las muchas imperfecciones de los organismos que ella produce.

Evaluación de conceptos

- ¿La variabilidad de nucleótidos en una población corresponde siempre a un polimorfismo fenotípico? ¿Por qué sí o por qué no?
- ¿Cuál es la aptitud relativa de una mula estéril? Explique su respuesta.
- 3. ¿De qué manera la selección sexual produce dimorfismo sexual?
- Explique qué se entiende por "desventaja reproductiva" del sexo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 23

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 23-1

La genética de poblaciones proporciona un fundamento para estudiar la evolución

- La síntesis moderna (p. 455). La síntesis moderna integra la genética de Mendel con la teoría de la evolución mediante la selección natural de Darwin y se centra en las poblaciones como la unidad básica de la evolución.
- Acervos génicos y frecuencias de alelos (pp. 455-456). Una población, un grupo localizado de organismos que pertenecen todos a la misma especie, está unificada por su acervo génico, el conjunto de todos los alelos de la población.
- **Teorema de Hardy-Weinberg** (pp. 456-458). El teorema de Hardy-Weinberg sostiene que las frecuencias de los alelos y los genotipos en una población permanecerán constantes si la segregación mendeliana y el apareamiento aleatorio son los únicos procesos que afectan al acervo génico. Si *p* y *q* representan las frecuencias relâtivas de los dos únicos alelos posibles en un locus particular, entonces *p*² + 2*pq* + *q*² = 1, donde *p*² y *q*² son las frecuencias de los genotipos homocigotos y 2*pq* es la frecuencia del genotipo heterocigoto. Pese a que muchas poblaciones se aproximan al equilibrio de Hardy-Weinberg, en su sentido más estricto el equilibrio se aplica solo si la población es grande, el apareamiento es aleatorio, la mutación es despreciable, no hay flujo génico desde otras poblaciones y todos los individuos tienen el mismo éxito reproductivo.

Concepto 23-2

La mutación y la recombinación sexual producen variaciones que hacen posible la evolución

- Mutación (pp. 459-460). Los nuevos genes y los nuevos alelos se originan exclusivamente por mutación. La mayoría de las mutaciones no tienen ningún efecto o son perjudiciales, pero unas pocas aumentan la adaptación.
- Recombinación sexual (p. 460). La recombinación sexual entre los organismos que se reproducen sexualmente produce la mayor parte de las variaciones en los rasgos que determinan que la adaptación sea posible.

Concepto 23-3

La selección natural, la deriva genética y el flujo génico pueden alterar la composición genética de una población

- Selección natural (p. 460). El éxito reproductivo diferencial produce como resultado que ciertos alelos se transmitan a la siguiente generación en mayores proporciones que otros.
- Deriva genética (pp. 460-462). Las fluctuaciones aleatorias en las

- frecuencias de alelos de generación en generación tienden a reducir la variación genética en las poblaciones.
- Flujo génico (p. 462). El intercambio genético entre las poblaciones tiende a reducir las diferencias entre las poblaciones en el curso del tiempo.

Concepto 23-4

La selección natural es el principal mecanismo de la evolución adaptativa

- Variación genética (pp. 462-464). La variación genética incluye la variación entre los individuos de una población en los caracteres discretos y cuantitativos, así como la variación geográfica entre poblaciones.
- La selección natural en detalle (pp. 464-466). Un organismo tiene una mayor aptitud relativa que otro si produce un número mayor de descendientes. La selección favorece ciertos genotipos en una población, al actuar sobre los genotipos de organismos individuales. La selección natural puede favorecer a los individuos relativamente infrecuentes en uno de los extremos del rango fenotípico (selección direccional), favorecer a los individuos en ambos extremos del rango más que a los fenotipos intermedios (selección disruptiva) o actuar contra los fenotipos extremos (selección estabilizadora).
- Preservación de la variación genética (pp. 466-468). La diploidía mantiene un reservorio de variación recesiva oculta en los heterocigotos. El polimorfismo equilibrado puede mantener la variación en algunos loci génicos como resultado de la ventaja heterocigota o de la selección dependiente de la frecuencia.
- Selección sexual (p. 468). La selección sexual lleva a la evolución de características sexuales secundarias, que pueden conferir a los individuos una ventaja para el apareamiento.
- El enigma evolutivo de la reproducción sexual (pp. 468-469). Una mejor resistencia a las enfermedades basada en la variación genética es una explicación posible de la persistencia de la reproducción sexual pese a su menor eficiencia reproductiva en comparación con la reproducción asexual.
- Por qué la selección natural no puede formar organismos perfectos (p. 469). Las estructuras son resultado de modificaciones en la anatomía ancestral; la adaptación es con frecuencia un compromiso; el acervo génico puede verse afectado por la deriva genética; y la selección natural solo puede actuar sobre variaciones disponibles.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. En el acervo génico de una población con 100 individuos, un alelo fijo para un locus génico particular tiene una frecuencia de:
 - a. 0. b. 0,5.
- c. 1.
- d. 100.
- e. No puede calcularse con esta información.

2. Los investigadores que examinan un gen particular en una población de moscas de la fruta descubren que el gen puede tener una de dos secuencias ligeramente diferentes, designadas como A1 y A2. Pruebas complementarias muestran que el 70% de los gametos producidos en la población contienen la secuencia A1. Si la población se encuentra en el equilibrio de Hardy-Weinberg, ¿qué proporción de moscas portan tanto A1 como A2?

a. 0,7.

b. 0,49.

c. 0,21.

d. 0,42.

- 3. En un locus con un alelo dominante y uno recesivo en equilibrio de Hardy-Weinberg, el 16% de los individuos son homocigotos para el alelo recesivo. ¿Cuál es la frecuencia del alelo dominante en la población? a. 0,84. b. 0.36. c. 0,6. d. 0.4. e. 0.48.
- 4. La longitud promedio de las orejas de la liebre americana disminuye de forma gradual al aumentar la latitud. Esta variación es un ejemplo de:

a. Selección direccional.

d. Deriva genética.

b. Variación discreta. e. Selección disruptiva.

c. Polimorfismo.

- 5. ¿Cuál de los siguientes es un rasgo polimórfico en los seres humanos?
 - a. Variación en la estatura.
 - b. Variación en la inteligencia.
 - c. Lóbulos de las orejas libres o pegados (fig. 14-14).
 - d. Variación en el número de dedos.
 - e. Variación en las impresiones digitales.
- 6. La selección natural modifica las frecuencias de los alelos en las poblaciones porque algunos sobreviven y se reproducen con más éxito que otros.

a. Alelos

d. Loci génicos

b. Organismos individuales

e. Especies

c. Acervos génicos .

- 7. Las colas de las golondrinas macho evolucionaron a mayor longitud porque las golondrinas hembras prefieren aparearse con los machos que tienen las colas más largas. Este proceso se describe mejor co
 - a. Deriva genética que modifica las frecuencias de los alelos para la longitud de la cola.
 - b. Selección natural para la reproducción sexual que mantiene la variación en los genes que influyen en la longitud de la cola.
 - c. Selección intersexual de rasgos, como las colas largas, que ayudan a los machos a atraer a las hembras.
 - d. Selección intrasexual de rasgos, como las colas largas, que ayudan a los machos en la competencia para acceder a las hembras.
 - e. Selección direccional de rasgos, como las colas largas, que mejora la capacidad de los machos de volar con mayor fuerza y obtener alimentos en áreas más extensas.
- 8. No existen dos seres humanos iguales, con excepción de los gemelos idénticos. La principal causa de la variación entre los individuos es
 - a. Nuevas mutaciones que se producen en la generación preceden-

- b. Recombinación sexual.
- c. Deriva genética causada por el tamaño más pequeño de la población.
- d. Variación geográfica dentro de la población.
- e. Efectos ambientales.
- 9. La construcción de una carretera ha aislado a una pequeña población de escarabajos de la población principal. Tras unas pocas generaciones, esta nueva población exhibe diferencias genéticas dramáticas con respecto a la primitiva, probablemente porque:
 - a. Las mutaciones son más frecuentes en el nuevo ambiente.
 - b. Las frecuencias de alelos entre los escarabajos separados difiere por azar de aquellas del acervo génico de la población progenitora y la deriva genética subsiguiente causó aun una mayor divergencia del acervo génico original.
 - c. El nuevo ambiente es diferente del anterior y favorece la selección
 - d. El flujo génico aumenta en un nuevo ambiente.
 - e. Los miembros de una población pequeña tienden a migrar, lo que elimina alelos del acervo génico.
- 10. Los gorriones con alas de tamaño promedio sobreviven mejor a las tormentas que aquellos con alas más grandes o más pequeñas, lo
 - a. El efecto cuello de botella.

d. La variación neutral.

b. La selección estabilizadora.

e. La selección disruptiva.

c. La selección dependiente de la frecuencia.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

¿De qué manera la imperfección de los organismos vivos revela el proceso de la evolución?

Problemas científicos

En la población de flores silvestres que utilizamos para poner a prueba el teorema de Hardy-Weinberg, la frecuencia de CR es de 0,8 y la frecuencia de C" es de 0,2. En una población diferente de estas flores, las frecuencias de los genotipos no se encuentran en el equilibrio de Hardy-Weinberg: el 60% de las plantas son CRCR y el 40% son CWCW. En el supuesto de que todas las condiciones de Hardy-Weinberg se satisfacen, los genotipos alcanzarán el equilibrio en la próxima generación. Suponga, sin embargo, que las plantas se cruzan solo consigo mismas (autofertilización). ¿Cuáles serán las frecuencias de los alelos y los genotipos en la próxima generación?

Ciencia, tecnología y sociedad

Hasta qué punto los seres humanos están viviendo en una sociedad tecnológica exenta de selección natural? Justifique su respuesta.

El origen de las especies



▲ Fig. 24-1. El cormorán áptero (Nannopterum harrisi), una de las muchas nuevas especies que se originaron en las aisladas islas Galápagos.

Conceptos clave

- **24-1** El concepto biológico de especie subraya el aislamiento reproductivo
- **24-2** La especiación puede tener lugar con separación geográfica o sin ella
- 24-3 Los cambios macroevolutivos pueden acumularse a través de muchos acontecimientos de especiación

Panorama general

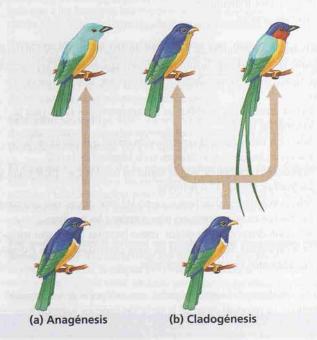
Ese "misterio de los misterios"

arwin llegó a las islas Galápagos ávido por explorar formaciones terrestres recientemente emergidas del mar. Observó que estas islas volcánicas, a pesar de su juventud geológica, estaban llenas de plantas y animales desconocidos en cualquier otra parte del mundo y, más tarde, se dio cuenta de que estas especies, como las islas, eran recientes (fig. 24-1). Escribió en su diario: "Tanto en el espacio como en el tiempo, nos parece haber encontrado algo cercano a ese gran acontecimiento—ese misterio de los misterios— que fue la primera aparición de seres nuevos sobre esta Tierra".

El origen de nuevas especies, o especiación, es un punto esencial de la teoría evolutiva porque la aparición de nuevas especies es la fuente de la diversidad biológica. No es suficiente explicar cómo evolucionan las adaptaciones en una población (el tema comentado en el capítulo 23; estos cambios, confinados a una única reserva génica, se describen como microevolución). La teoría evolutiva debe explicar también la forma en la cual se originan y desarrollan las nuevas especies mediante la subdivisión y posterior divergencia de las reservas génicas. El registro fósil revela los efectos acumulativos de la especiación durante largos intervalos de tiempo. El término macroevolución se refiere a este cambio evolutivo por encima del nivel de las especies; por ejemplo, la aparición de plumas durante la evolución de las aves a partir de un grupo de dinosaurios, y otras de estas "novedades

evolutivas" que pueden utilizarse para definir grupos taxonómicos más elevados.

Podemos distinguir dos patrones básicos de cambio evolutivo: la anagénesis y la cladogénesis (fig. 24-2). La anagénesis (del griego ana, nueva, y genos, raza), también denominada evolución filética, es la acumulación de cambios que transforman gradualmente a una especie determinada en una especie con características diferentes. La cladogénesis (del griego klados, rama), también denominada evolución ramificada, es la escisión de una reserva génica en dos o



▲ Fig. 24-2. Dos patrones de cambio evolutivo. (a) La anagénesis es la acumulación de cambios heredables que alteran las características de una especie. (b) La cladogénesis es la evolución por ramificación, en la cual una nueva especie se origina de una población que surge a partir de una especie progenitora (obsérvese que la especie "progenitora" también puede modificarse). La cladogénesis es la base de la diversidad biológica.

más reservas separadas, cada una de los cuales da origen a una o a más especies nuevas. Solo la cladogénesis puede promover la diversidad biológica al aumentar el número de especies.

En este capítulo exploraremos los mecanismos por los cuales se originan las especies. También examinaremos los posibles orígenes de algunas características nuevas que definen los grupos taxonómicos más elevados. Pero, en primer lugar, consideremos qué entendemos exactamente cuando nos referimos a una "especie".

Concepto 24-1

El concepto biológico de especie subraya el aislamiento reproductivo

Especie es una palabra latina que significa "tipo" o "apariencia". Distinguimos entre varios "tipos" de plantas y animales –entre perros y gatos, por ejemplo– por diferencias en su aspecto. Pero, ¿los organismos se encuentran verdaderamente divididos en esas unidades discretas que llamamos especies o ésta es una clasificación arbitraria que intenta imponer orden en el mundo natural? Para responder esta pregunta, los biólogos han comparado no solo la morfología (forma del cuerpo) de diferentes grupos de organismos sino también diferencias menos obvias en la fisiología, la bioquímica y las secuencias del DNA. Los resultados, generalmente, confirman que las especies diferentes desde el punto de vista morfológico son en realidad grupos discretos, con muchas diferencias además de las morfológicas.

El concepto biológico de especie

La definición primaria de especie utilizada con mayor frecuencia en este libro fue propuesta en 1942 por el biólogo Ernst Mayr. Este concepto biológico de especie define una especie como una población o grupo de poblaciones cuyos miembros tienen el potencial de entrecruzarse en la naturaleza y producir descendencia viable y fértil, pero que no son capaces de producir descendientes viables y fértiles con miembros de otras poblaciones (fig. 24-3). En otras palabras, lo que une a los miembros de una especie biológica es ser reproductivamente compatibles, al menos potencialmente. Todos los seres humanos, por ejemplo, pertenecen a la misma especie biológica. Es poco probable que una mujer de negocios de Manhattan se encuentre con un campesino de un tambo en Mongolia, pero, si llegara a suceder que ambos se unieran, podrían tener niños viables que se desarrollarán como adultos fértiles. Por el contrario, los seres humanos y los chimpancés continúan siendo especies biológicas diferentes aun en el caso de que compartan un territorio porque hay muchos factores que impiden que se apareen y produzcan descendencia fértil.

Aislamiento reproductivo

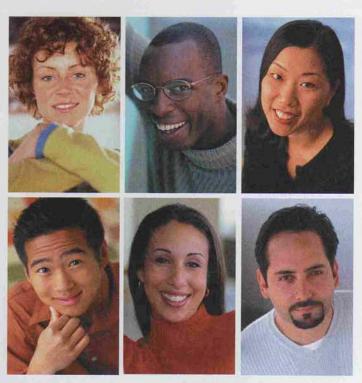
Como las especies biológicas se diferencian en función de su incompatibilidad reproductiva, el concepto se articula con el aislamiento reproductivo, la existencia de factores biológicos (barreras) que impiden a los miembros de dos especies diferentes producir híbridos viables y fértiles. Pese a que una barrera única tal vez no consiga bloquear todo el intercambio genético entre las especies, una combinación de varias barreras puede aislar de manera efectiva la reserva génica de una especie.

Es evidente que una mosca no puede aparearse con una rana





(a) Semejanza entre especies diferentes. Sturnella magna (nombre común, turpial oriental) y Sturnella neglecta (nombre común, turpial gorjeador) tienen la forma del cuerpo y el color similares. No obstante, son especies biológicas diferentes porque su canto y otras conductas son suficientemente distintas como para impedir que se apareen cuando se encuentran en la naturaleza.



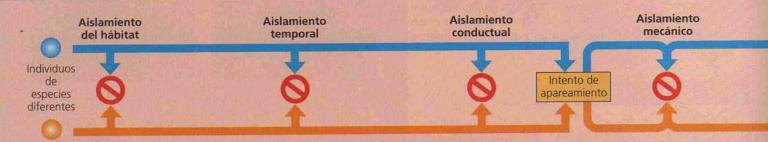
(b) Diversidad dentro de una especie. Aunque podemos ser muy diferentes en nuestro aspecto, todos los seres humanos pertenecemos a una especie biológica única (Homo sapiens), definida por nuestra capacidad de relacionarnos.

▲ Fig. 24-3. El concepto biológico de especie se basa en el potencial de cruzamiento más que en la semejanza física.

o con un helecho, pero las barreras reproductivas entre especies emparentadas más cercanamente no son tan obvias. Estas barreras pueden clasificarse en función de que contribuyan al aislamiento reproductivo antes o después de la fecundación. Las barreras precigóticas ("antes del cigoto") impiden el apareamiento entre las especies o evitan la fecundación de los óvulos si los miembros de especies diferentes intentan aparearse. Si un espermatozoide de una especie supera las barreras precigóticas y fecunda un óvulo de otra especie, las barreras postcigóticas ("después del cigoto") impiden con frecuencia que el huevo híbrido se desarrolle en un adulto viable y fértil. La figura 24-4, describe varias barreras precigóticas y postcigóticas.

Exploración de las barreras reproductivas

Las barreras precigóticas impiden el apareamiento o evitan la fertilización si se produce apareamiento



AISLAMIENTO DEL HÁBITAT

Dos especies que ocupan diferentes hábitats en el mismo área pueden encontrarse raramente una con la otra, aunque no estén aisladas por barreras físicas obvias como cadenas montañosas.

Ejemplo: dos especies de serpientes de jarretera del género *Thamnophis* existen en las mismas áreas geográficas, pero una vive sobre todo en el agua (a) mientras que la otra es principalmente terrestre (b).

AISLAMIENTO TEMPORAL

Las especies que se aparean durante diferentes momentos del día, diferentes estaciones o diferentes años no pueden mezclar sus gametos.

Ejemplo: en América del Norte, la distribución geográfica de la mofeta moteada oriental (*Spilogale putorius*) (c) y de la mofeta moteada occidental (*Spilogale gracilis*) (d) se superponen, pero S. putorius se aparea al final del invierno y *S. gracilis* lo hace al final del verano.

AISLAMIENTO CONDUCTUAL

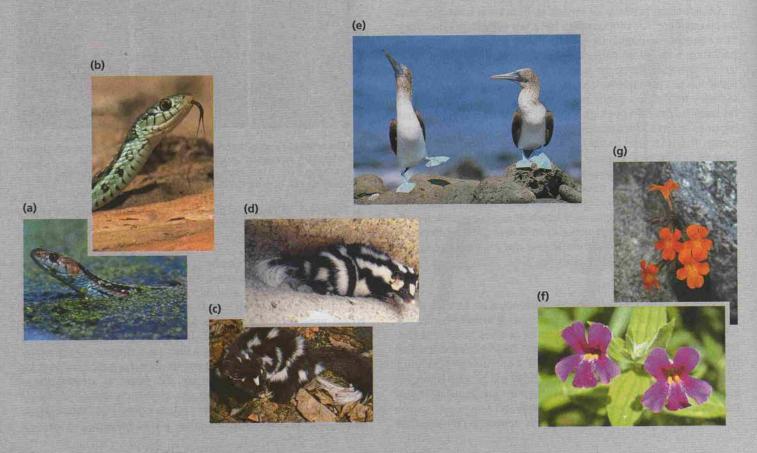
Los rituales de cortejo que atraen a las parejas y otras conductas únicas de una especie son barreras reproductivas efectivas, incluso entre especies cercanamente emparentadas.

Ejemplo: los piqueros de patas azules, habitantes de las Galápagos, se aparean solo después de un ritual de cortejo único de esta especie. Parte del "guión" de este ritual exige que el macho levante sus patas en lo alto, una conducta que llama la atención de las hembras por las brillantes patas azules del macho (e).

AISLAMIENTO MECÁNICO

Las diferencias morfológicas pueden impedir el apareamiento con éxito.

Ejemplo: aun en especies vegetales cercanamente emparentadas, a veces, las flores tienen apariencia distinta que atrae a polinizadores diferentes. Estas dos especies de mímulo (Mimulus) difieren considerablemente en la forma y el color de sus flores (f, g). Por esa razón no se produce la polinización cruzada entre estas plantas.



Las barreras postcigóticas impiden a un cigoto híbrido desarrollarse como adulto viable y fértil



AISLAMIENTO GAMÉTICO

Los espermatozoides de una especie pueden no ser capaces de fertilizar los óvulos de otra especie. Muchos mecanismos pueden producir este aislamiento. Por ejemplo, los espermatozoides pueden ser incapaces de sobrevivir en el tracto reproductivo de las hembras de otras especies, o mecanismos bioquímicos pueden impedir que el espermatozoide atraviese la membrana que rodea al óvulo de otras especies.

Ejemplo: el aislamiento gamético separa ciertas especies de animales acuáticos estrechamente emparentadas como los erizos de mar (h). Los erizos de mar liberan sus espermatozoides y óvulos al agua circundante, donde se fusionan y forman cigotos. Los gametos de diferentes especies, como los erizos rojo y púrpura que aquí se muestran, son incapaces de fusionarse.

VIABILIDAD REDUCIDA DEL HÍBRIDO

Los genes de especies progenitoras diferentes pueden interactuar y empeorar el desarrollo del hibrido

Ejemplo: algunas subespecies de salamandras del género Ensatina viven en las mismas regiones y hábitats, donde ocasionalmente se hibridan. Pero la mayoría de los híbridos no completan su desarrollo, y los que lo hacen son frágiles (i).

FERTILIDAD REDUCIDA DEL HÍBRIDO

Aunque los híbridos sean fuertes, pueden ser estériles. Si los cromosomas de las dos especies progenitoras difieren en número o estructura; la meiosis en los híbridos puede fracasar y no producir gametos normales. Puesto que los híbridos infértiles no pueden producir descendencia cuando se aparean con alguna de las especies progenitoras, los genes no pueden fluir libremente entre las especies.

Ejemplo: el descendiente híbrido de un asno (j) y un caballo (k), la mula (l), es robusto pero estéril.

FRACASO DEL HÍBRIDO

Algunos híbridos de primera generación son viables y fértiles, pero cuando se aparean con otro híbrido o con alguna de las especies progenitoras, los descendientes de la siguiente generación son débiles o estériles.

Ejemplo: algunas razas de arroz cultivado han acumulado diferentes alelos recesivos mutantes en dos loci durante su divergencia a partir de un ancestro común. Los híbridos son fuertes y fértiles (m, izquierda y derecha), pero las plantas de la siguiente generación que poseen demasiados de estos alelos recesivos son pequeñas y estériles (m, centro). Aunque estas variedades de arroz todavía no se consideran especies diferentes, ya han comenzado a separarse mediante barreras postcigóticas.













Limitaciones del concepto biológico de especie

Mientras que el hincapié en el aislamiento reproductivo del concepto biológico de especie ha influido enormemente en la teoría evolutiva, el número de especies a las cuales puede aplicarse con utilidad este concepto es limitado. Por ejemplo, no hay forma de evaluar el aislamiento reproductivo de los fósiles u organismos asexuados como los procariontes. (Muchos procariontes transfieren genes por conjugación y otros procesos –véase capítulo 18– pero esta transferencia es diferente de la recombinación sexual. Además, los genes se transfieren, por lo general, entre procariontes lejanamente emparentados) También es difícil aplicar el concepto biológico de especie a muchos organismos sexuales sobre los que se conoce muy poco acerca de su capacidad de aparearse con diferentes tipos de organismos. Por esas razones, en ciertas situaciones son útiles conceptos alternativos para definir qué es una especie.

Otras definiciones de especie

Mientras que el concepto biológico de especie recalca la separación de una especie con respecto a otra por medio de barreras reproductivas, muchas otras definiciones subrayan la unidad entre las especies. Por ejemplo, el concepto morfológico de especie caracteriza a una especie por la forma de su cuerpo, su tamaño, y otras características estructurales. El concepto morfológico de especie tiene ventajas: puede aplicarse a organismos sexuales y asexuales, y puede ser útil aun sin información de la extensión del flujo génico. En la práctica, así es cómo los científicos distinguen a la mayoría de las especies. Una desventaja, sin embargo, es que esta definición se fundamenta en criterios subjetivos; los investigadores pueden no estar de acuerdo en cuáles son las características estructurales que distinguen a una especie.

El concepto paleontológico de especie se centra desde el punto de vista morfológico en especies discretas conocidas solo a través del registro fósil. Estamos forzados a distinguir muchas especies de esta manera porque existe muy poca o ninguna información acerca de su capacidad de apareamiento.

El concepto ecológico de especie analiza una especie en función de su nicho ecológico, es decir, su papel en una comunidad biológica (cap. 53). Por ejemplo, dos especies de pinzones de Galápagos pueden ser similares en su aspecto pero se diferencian en función de lo que comen. A diferencia del concepto biológico de especie, esta definición puede aplicarse tanto a las especies sexuales como a las asexuales.

El concepto filogenético de especie define a una especie como un conjunto de organismos con una historia genética única, es decir, como una rama en el árbol de la vida. Los biólogos trazan la historia filogenética de una especie comparando sus características físicas o sus secuencias moleculares con las de otros organismos. Este análisis puede distinguir grupos de individuos que son suficientemente diferentes para ser considerados especies separadas (por supuesto, la dificultad estriba en determinar el grado de diferencia requerida para indicar especies separadas). A veces, la información filogenética revela la existencia de "especies hermanas": especies que parecen tan similares que no se pueden diferenciar en función de su morfología. Los científicos pueden, entonces, aplicar el concepto biológico de especie para determinar si la distinción filogenética se confirma mediante la incompatibilidad reproductiva.

La utilidad de cada una de estas definiciones depende de la situación y de las preguntas que nos hacemos. El concepto biológico de especie, con su enfoque en las barreras reproductivas, es particularmente valioso para estudiar cómo se originan las espe-

Evaluación de conceptos

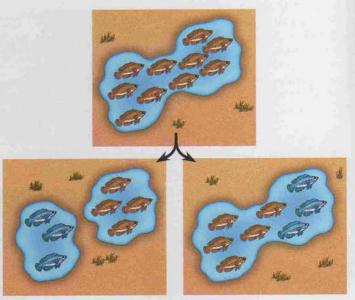
- 1. No se sabe si dos especies de pájaros de un bosque se aparean entre sí. Una especie se alimenta y se aparea en la copa de los árboles y la otra en el suelo. Pero en cautiverio, las dos especies se aparean y producen descendencia viable y fértil. ¿Qué tipo de barrera reproductiva es la que con mayor probabilidad mantiene a estas especies separadas? Explique su respuesta.
- 2. a. ¿Qué concepto para definir especie puede utilizarse tanto en el caso de las especies sexuales como en el de las asexuales? b. ¿Cuál puede aplicarse solo a las especies sexuales? c. ¿Cuál sería el más útil para identificar especies en el campo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 24-2

La especiación puede tener lugar con separación geográfica o sin ella

La especiación se puede producir de dos formas principales, que dependen del modo en que se interrumpe el flujo génico entre las poblaciones (fig. 24-5).



(a) Especiación alopátrica. Una población forma una nueva especie cuando se aísla geográficamente de la población progenitora.

(b) Especiación simpátrica. Una pequeña población se transforma en una nueva especie sin separación geográfica.

▲ Fig. 24-5. Los dos principales modos de especiación.

Especiación alopátrica ("en otro país")

En la especiación alopátrica (del griego allos, otro, y patra, país), el flujo génico se interrumpe cuando una población se divide en dos subpoblaciones geográficamente aisladas. Por ejemplo, el nivel de agua de un lago puede descender y producir como resultado lagos más pequeños que constituyen el hábitat de poblaciones separadas (fig. 24-5). Un río puede modificar su curso y dividir una población de animales que no pueden atraversarlo. La especiación alopátrica puede producirse también sin remodelación geológica, como cuando los individuos colonizan un área remota y sus descendientes quedan geográficamente aislados de la población progenitora. Un ejemplo es la especiación que se produjo en las islas Galápagos tras la colonización de organismos del continente.

¿Qué eficacia debe tener una barrera geográfica para mantener separadas las poblaciones alopátricas? La respuesta depende de la capacidad que tengan los organismos para desplazarse. Los pájaros, los pumas y los coyotes pueden cruzar colinas, ríos y cañones. Tampoco impiden esas barreras el traslado por acción del viento del polen de los pinos o las semillas de muchas plantas con flores. Por el contrario, para los pequeños roedores, un cañón profundo o un río ancho pueden constituir una barrera muy eficaz (fig. 24-6).

Una vez que se ha producido la separación geográfica las reservas génicas separadas divergen por medio de alguno o todos los mecanismos descritos en el capítulo 23: se originan mutaciones diferentes, la selección sexual toma un camino diferente en las respectivas poblaciones, otras presiones selectivas actúan de manera distinta en los organismos separados y la deriva genética altera las frecuencias alélicas. Dado que las poblaciones pequeñas y aisladas tienen más oportunidades que las poblaciones grandes de sufrir una modificación significativa de su reserva génica en un lapso de tiempo relativamente corto a causa de la selección y la deriva, son las que mayor probabilidad tienen de experimentar una especiación alopátrica. En menos de 2 millones de años, los pocos animales y plantas del continente sudamericano que colonizaron las islas Galápagos dieron origen a todas las nuevas especies que ahora se encuentran allí. Pero por cada población pequeña y aislada que se transforma en una nueva especie, muchas más perecen en su nuevo medio ambiente.

Para confirmar un caso de especiación alopátrica es necesario



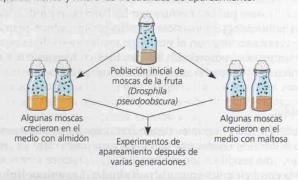
▲ Fig. 24-6. Especiación alopátrica de las ardillas antílope en las orillas opuestas del Gran Cañón del Colorado. La ardilla antílope de Harris (Ammospermophilus harrisi) habita en la orilla o borde sur del cañón (izquierda). Separada por unas pocas millas, la ardilla antílope de cola blanca (Ammospermophilus leucurus), estrechamente emparentada, vive en el borde norte (derecha). Por el contrario, las aves y otros organismos que pueden dispersarse fácilmente a través del cañón no se han diversificado en especies diferentes en las orillas opuestas.

determinar si las poblaciones alopátricas se han modificado suficientemente como para no tener más el potencial de cruzarse entre ellas y producir descendencia fértil. En algunos casos, los investigadores evalúan si la especiación se ha producido colocando juntos a los miembros de poblaciones separados en el ámbito del laboratorio (fig. 24-7). Los biólogos también pueden establecer

Figura 24-7

investigación: ¿La divergencia de las poblaciones alopátricas de la mosca de la fruta puede llevar al aislamiento reproductivo?

Diane Dodd, de la Universidad de Yale, dividió una población de moscas de la fruta poniendo algunas poblaciones en un medio con almidón y otras en un medio con maltosa. Tras varias generaciones, la selección natural produjo como resultado una evolución divergente: las poblaciones criadas con almidón digerían el almidón más eficientemente, mientras que las que se criaron con maltosa digerían la maltosa con mayor eficiencia. Entonces Dodd puso moscas de la misma o de diferentes poblaciones en cajas de apareamiento y midió las frecuencias de apareamiento.



Cuando las moscas de las "poblaciones de almidón" se mezclaron con las moscas de las "poblaciones de maltosa", las moscas tendieron a aparearse con parejas similares. En el grupo control, las moscas tomadas de diferentes poblaciones que se habían adaptado al mismo medio se aparearon aproximadamente de forma similar entre ellas que con moscas de sus propias poblaciones.

	Hembra Almidón Maltosa			Poblaciones idénticas	Poblaciones diferentes
ho Almidón	22	9	ho Poblaciones idénticas	18	15
Macho Maltosa Aln	8	20	Macho Poblaciones Podiferentes	12	15

CONCLUSIÓN

La marcada preferencia de las "moscas del almidón" y de las "moscas de la maltosa" para aparearse con moscas adaptadas de forma semejante, aun proveniendo de diferentes poblaciones, indica que se está formando una barrera reproductiva entre las poblaciones divergentes de moscas. La barrera no es absoluta (se produjo algún apareamiento entre las moscas en almidón y las moscas en maltosa) pero parece estar en camino tras varias generaciones de divergencia, como resultado de la separación de estas poblaciones alopátricas en diferentes ambientes.

la especiación alopátrica en la naturaleza. Por ejemplo, las hembras de pinzón terrestre de Galápagos, *Geospiza difficilis*, responden al canto de los machos de la misma isla, pero ignoran los cantos de los machos de la misma especie de otras islas (poblaciones alopátricas) con los que se encuentran. Este hallazgo indica que se han desarrollado diferentes barreras conductuales (precigóticas) en estas poblaciones alopátricas de *G. difficilis*, que pueden, finalmente, transformarse en especies separadas.

Debemos hacer hincapié en que el aislamiento geográfico, aunque obviamente impide el apareamiento entre las poblaciones alopátricas, no es, en sí mismo, un mecanismo de aislamiento biológico. Los mecanismos de aislamiento —que son intrínsecos a los organismos mismos— impiden el cruzamiento incluso en ausencia de aislamiento geográfico.

A continuación explicaremos los mecanismos que pueden producir una nueva especie sin el aislamiento geográfico de la población progenitora.

Especiación simpátrica ("en el mismo país")

En la **especiación simpátrica** (del griego syn, juntos), la especiación tiene lugar en poblaciones que se superponen geográficamente. ¿Cómo pueden evolucionar las barreras reproductivas entre las poblaciones simpátricas cuando sus miembros permanecen en contacto uno con el otro? Los mecanismos de la especiación simpátrica comprenden los cambios cromosómicos y el apareamiento no aleatorio que reduce el flujo génico.

Poliploidía

Algunas especies vegetales tienen sus orígenes en accidentes durante la división celular que dan lugar a un juego extra de cromosomas, una modificación mutacional que produce como resultado la condición denominada poliploidía. Un autopoliploide (del griego autos, por sí mismo) es un individuo que tiene más de dos juegos de cromosomas, todos derivados de una única especie. Por ejemplo; un error de la división celular puede duplicar la cantidad de cromosomas de una célula desde un número diploide (2n) a un número tetraploide (4n) (fig. 24-8). Esta mutación impide a un tetraploide cruzarse con éxito con plantas diploides de la población original: los descendientes triploides (3n) de esas uniones son estériles porque sus cromosomas impares producen una meiosis anormal. Sin embargo, las plantas tetraploides todavía pueden producir una descendencia tetraploide

fértil mediante autopolinización o cruzamiento con otras tetraploides. Por tanto, en apenas una generación, la autopoliploidía puede generar un aislamiento reproductivo sin ninguna separación geográfica.

Una forma mucho más frecuente de poliploidía puede producirse cuando dos especies diferentes se cruzan y producen un híbrido. Los híbridos interespecíficos son muchas veces estériles porque el juego de cromosomas de una especie no se puede aparear durante la meiosis con el juego de cromosomas de la otra especie. Sin embargo, pese a ser infértil, el híbrido puede ser capaz de propagarse de forma asexual (como pueden hacer muchas plantas). En generaciones sucesivas, varios mecanismos pueden cambiar un híbrido estéril en un poliploide fértil conocido como un alopoliploide (la figura 24-9 ilustra este mecanismo). Los alopoliploides son fértiles entre sí, pero no pueden cruzarse con ninguna de las dos especies progenitoras: por tanto, representan una nueva especie biológica.

El origen de nuevas especies de plantas poliploides es bastante común y suficientemente rápido como para que los científicos hayan documentado muchas de estas especiaciones; por ejemplo, dos nuevas especies de plantas del género Tragopogon (nombres comunes: barba de cabra y salsifí) se originaron en el noroeste del Pacífico a mediados de 1900. Aunque el género de barba de cabra es originario de Europa, los hombres introdujeron tres especies en América al comienzo del siglo xx. Estas especies, T. dubius, T. pratensis y T. porrifolius son actualmente malezas comunes en playas de estacionamiento abandonadas y otros terrenos baldíos urbanos. En la década de 1950, los botánicos identificaron dos nuevas especies del género Tragopogon en regiones de Idaho y Washington, donde se encuentran también las tres especies europeas. Una nueva especie, T. miscellus, es un híbrido tetraploide de T. dubius y T. pratensis; la otra nueva especie, T. mirus, también es un alopoliploide, pero sus ancestros son T. dubius y T. porrifolius. Mientras que la población de T. mirus crece, principalmente por reproducción de sus propios miembros, episodios adicionales de hibridación entre las especies ancestrales continúan agregando individuos a la población de T. mirus; éste es solo un ejemplo entre muchos de un proceso de especiación en marcha que es posible observar.

Muchos cultivos agrícolas importantes –como avena, algodón, patatas, tabaco y trigo– son poliploides. El trigo utilizado para el pan, *Triticum aestivum*, es un alohexaploide (seis juegos de cromosomas, dos juegos de cada una de tres especies diferentes). El primero de los acontecimientos poliploides que con el tiempo condujo al trigo moderno, probablemente se produjo hace cerca de

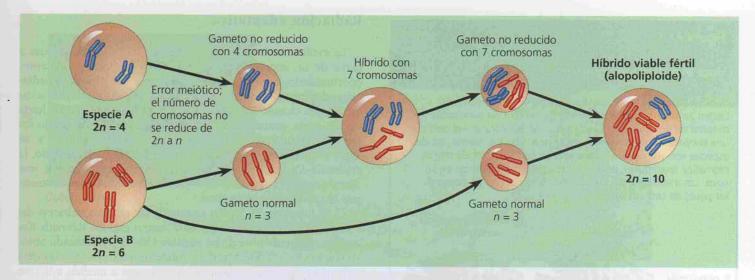
8 000 años en el Oriente Medio como un híbrido espontáneo de un trigo primitivo cultivado y una hierba silvestre. Hoy en día, los genetistas de vegetales crean nuevos poliploides en el laboratorio, utilizando sustancias químicas que inducen errores meióticos y mitóticos. Aprovechando el proceso evolutivo, los investigadores pueden producir nuevas especies híbridas con la calidad deseada, como, por ejemplo, un híbrido que combina el alto rendimiento del trigo con la dureza del centeno.

El fracaso de la división Los descendientes con celular en una célula de una Los gametos producidos cariotipos tetraploides planta diploide después de la por las flores de esta pueden ser viables y duplicación cromosómica fértiles: una nueva origina una rama u otro tejido rama tetraploide son especie biológica tetraploide. diploides. 4n = 12

▲ Fig. 24-8. Especiación simpátrica por autopoliploidía en las plantas.

Diferenciación del hábitat y selección sexual

La especiación poliploide también se produce en los animales, aunque es menos frecuente que en las plantas. Existen



▲ Fig. 24-9. Un mecanismo de especiación alopoliploide en las plantas. Un híbrido de dos especies diferentes es generalmente estéril porque sus cromosomas no son análogos y no pueden aparearse durante la meiosis. Sin embargo, ese híbrido tiene la capacidad de reproducirse asexualmente. Este diagrama muestra un mecanismo que puede producir híbridos fértiles (alopoliploides) que constituyen nuevas especies. La nueva especie tiene un número diploide de cromosomas igual a la suma de los números diploides de los cromosomas de las dos especies progenitoras.

otros mecanismos que también pueden producir especiación simpátrica tanto en los animales como en las plantas. Por ejemplo, puede producirse aislamiento reproductivo cuando los factores genéticos permiten a una subpoblación explotar un recurso no utilizado por la población progenitora. Éste es el caso de la larva de la mosca de la manzana norteamericana. Rhagoletis pomonella. El hábitat original de la mosca eran los espinos nativos, pero hace aproximadamente 200 años, algunas poblaciones colonizaron los manzanos introducidos por colonos europeos. Las manzanas maduran con mayor rapidez que la fruta del espino, y entonces las moscas que se alimentaban de manzanas fueron seleccionadas por su rápido desarrollo. Estas poblaciones que se alimentan de manzanas actualmente muestran un aislamiento temporal de las R. pomonella que se alimentan de los espinos. Aunque los dos grupos están todavía clasificados como subespecies en vez de como especies separadas, la especiación parece hallarse en camino.

Uno de los puntos de especiación animal más activos de la Tierra es el lago Victoria en África Oriental. Este enorme lago de aguas poco profundas se llenó y secó repetidas veces en respuesta a cambios climáticos. El lago actual, que solo tiene 12 000 años de edad, es el hábitat de más de 500 especies de peces cíclidos. Estas especies son, desde el punto de vista genético, tan similares que es muy probable que muchas se hayan originado desde la última vez que el lago se llenó. La subdivisión de la población original de peces en grupos adaptados a explotar diferentes fuentes de alimentación fue uno de los factores que contribuyó a esta rápida especiación. Pero los investigadores de la Universidad de Leiden, en Holanda, han demostrado que un factor adicional puede haber sido el apareamiento no aleatorio (selección sexual), por el cual las hembras eligen a los machos según su aspecto.

Estos investigadores estudiaron dos especies simpátricas de ciclidos estrechamente emparentadas que se diferencian, sobre todo, por su color: *Pundamilia pundamilia* tiene el dorso de color azulado, y *Pundamilia nyererei* tiene el dorso de color rojizo. Es una hipótesis razonable que la preferencia por parejas del mismo color actúa como una barrera conductual para el cruzamiento.

En un acuario con luz natural, las hembras de cada especie se aparean solo con los machos de su misma especie. Pero en un acuario iluminado con una lámpara monocromática anaranjada, que determina que las dos especies de cíclidos parezcan idénticas, las hembras de cada especie se aparean de manera indiscriminada con los machos de ambas especies (fig. 24-10). Los híbridos del cruzamiento entre *P. pundamilia y P. nyererei* fueron viables y fértiles.

A partir de los resultados de estos experimentos podemos deducir que la elección de pareja basada en el color es la principal barrera reproductiva que normalmente mantiene separadas las reservas génicas de estas dos especies. Y, también podemos deducir de su capacidad de aparearse en el laboratorio que, como las larvas de la mosca de la manzana, estas especies están comenzando a divergir recientemente. Parece probable que la población ancestral fue polimorfa para el color y que la divergencia comenzó con la aparición de dos nichos ecológicos que dividieron a los peces en subpoblaciones. La deriva genética produjo diferencias aleatorias en su constitución genética, con el resultado de que las hembras de una subpoblación favorecen el rojo en sus parejas, mientras que las hembras de la otra subpoblación prefieren el azul. Entonces la selección sexual refuerza preferentemente la diferencia de color, ya que las hembras se aparean con los machos que tienen los genes para el color menos equívoco (véase en el capítulo 23 la selección sexual). En la actualidad, la polución está volviendo más opacas las aguas del lago Victoria, de manera que quizás la divergencia de los cíclidos pueda invertirse. Si a las hembras de los cíclidos se les hace más difícil distinguir visualmente entre los machos, las reservas génicas de P. pundamilia y P. nyererei pueden mezclarse entre si nuevamente.

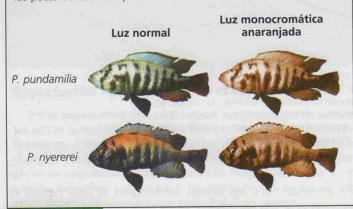
Especiación alopátrica y simpátrica: resumen

Antes de continuar con nuestra explicación, repasemos las dos principales maneras por las cuales se forman nuevas especies. En la especiación alopátrica, una nueva especie se forma cuando está aislada geográficamente de su población progenitora. Como la población aislada evoluciona por selección natural y

Figura 24-10

duce el aislamiento reproductivo?

Los investigadores de la Universidad de Leiden juntaron machos y hembras de *Pundamilia pundamilia* y P. *nyererei* en dos tanques acuario, uno con luz natural y el otro con una lámpara monocromática anaranjada. Con luz normal, las dos especies son visiblemente diferentes en su color; con luz monocromática anaranjada, las dos especies parecen idénticas en su color. Los investigadores observaron las elecciones de pareja de los peces de cada tanque.



Con luz normal, las hembras de las dos especies se aparearon solo con machos de su misma especie. Pero con luz anaranjada, las hembras de las dos especies se aparearon indiscriminadamente con los machos de ambas especies. Los híbridos resultantes fueros viables y fértiles.

CONCLUSION

Los investigadores concluyeron que la elección de la pareja de las hembras basada en el color es la principal barrera reproductiva que normalmente mantiene separadas las reservas genéticas de estas dos especies. Como las especies todavía pueden cruzarse entre ellas, cuando esta barrera conductual precigótica se supera en el laboratorio la divergencia genética entre las especies es probablemente pequeña. Esto sugiere que la especiación en la naturaleza se ha producido en un momento relativamente reciente.

deriva genética, el aislamiento reproductivo de la especie ancestral puede originarse como un producto colateral de la modificación genética. Estas barreras reproductivas impiden el cruzamiento con la población progenitora, aún cuando las poblaciones vuelvan a estar en contacto.

La especiación simpátrica, por el contrario, requiere la emergencia de una barrera reproductiva que aisla a una parte de la población sin una separación geográfica de la población progenitora. Un mecanismo frecuente, en especial en las plantas, es la alopoliploidía: la hibridación entre especies estrechamente emparentadas que se conjuga con errores durante la división celular que conducen a la producción de individuos poliploides fértiles. La especiación simpátrica también puede producir-se cuando una parte de una población queda aislada desde el punto de vista reproductivo por un cambio de hábitat, fuente de alimentos, u otros recursos que no son utilizados por la población progenitora. En los animales, la especiación también puede ser resultado de la selección sexual en una población polimorfa.

Radiación adaptativa

La evolución de muchas especies diversamente adaptadas a partir de un ancestro común tras la introducción a diferentes oportunidades y desafíos ambientales nuevos se denomina radiación adaptativa. La radiación adaptativa se produce de forma característica cuando unos pocos organismos se encaminan hacia nuevas áreas, generalmente alejadas (fig. 24-11), o cuando los cambios ambientales ocasionan numerosas extinciones y se abren nichos ecológicos para los sobrevivientes. Por ejemplo, la evidencia fósil indica que los mamíferos experimentaron una dramática dispersión adaptativa tras la extinción de los dinosaurios hace 65 millones de años.

El archipiélago de Hawai es una de las grandes vidrieras del mundo de la dispersión adaptativa, como explicó Kenneth Kaneshiro en la entrevista de las páginas 436-437. Localizado aproximadamente a 3 500 km del continente más cercano, las islas volcánicas son progresivamente más jóvenes a medida que uno se desplaza hacia el sudeste; la isla más reciente, Hawai, tiene menos de un millón de años y todavía tiene volcanes activos. Cada isla nació "desnuda" y se fue poblando de forma gradual mediante organismos extraviados que viajaron transportados por las corrientes océanicas y los vientos, no solo desde lejanas áreas del continente sino también de las islas más antiguas del mismo archipiélago. La diversidad física de cada isla —que incluye inmensos rangos de altitudes y de precipitaciones pluviales— proporciona muchas oportunidades para la divergencia evolutiva por selección natural (fig. 24-12).

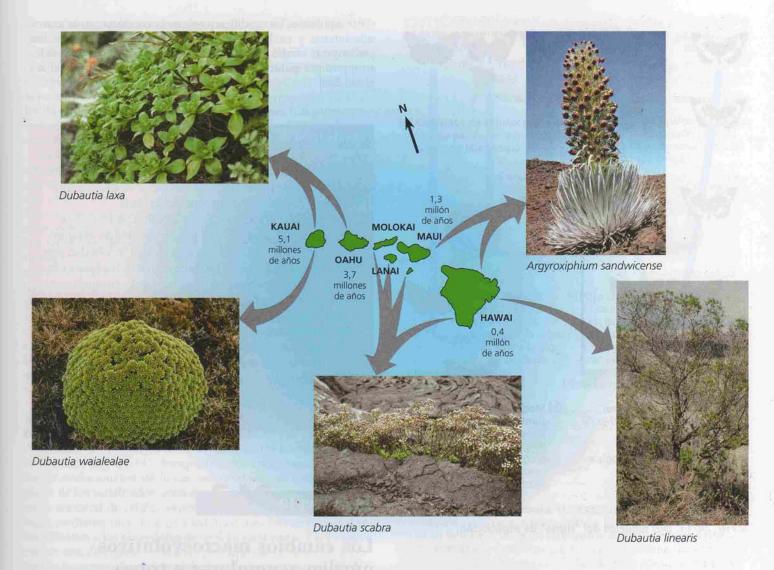
Las invasiones múltiples y los acontecimientos de especiación alopátrica y simpátrica encendieron una explosión de dispersión adaptativa: la mayoría de las miles de especies que habitan las islas no se encuentran en ninguna otra parte de la Tierra.

Estudio de la genética de la especiación

Los rápidos avances en genética están permitiendo a los investigadores determinar con precisión los genes que desempeñan un papel clave en casos particulares de especiación. En uno de estos estudios, Douglas Schemske y sus colegas de la Universidad de



▲ Fig. 24-11. Dispersión a grandes distancias. Las semillas de la planta *Pisonia* se adhieren como si fueran Velcro a este garotín oscuro o tiñosa negra (*Anous minutus*) migratorio lejos de las costas de Australia. Este mecanismo permite que las semillas sean transportadas a distancias grandes (de hecho, el estudio de la forma en que estas semillas se unen de forma estrecha pero reversible a las plumas y a la piel inspiró a los inventores del Velcro).



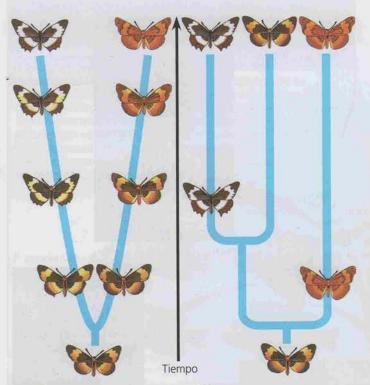
▲ Fig. 24-12. Dispersión adaptativa. El análisis molecular indica que estas plantas hawaianas, notablemente variadas, conocidas colectivamente como la "alianza silversword", son todas descendientes de una planta ancestral del género Madia (llamada comúnmente melosa) que llegó a las islas hace 5 millones de años desde América del Norte. Los miembros de la alianza silversword se han diseminado desde entonces en varios hábitats diferentes en las islas, para evolucionar en formas distintas mediante especiación alopátrica y simpátrica.

Michigan examinaron dos especies de mímulo (Mimulus; véase fig. 24-4f y g). Mimulus lewisii (mímulo o bufón rosado) y Mimulus cardinalis (mímulo o bufón rojo) son polinizados por abejas y colibríes, respectivamente, y mantienen sus reservas génicas separadas mediante aislamiento precigótico. Pero estas especies no presentan hasta ahora un aislamiento postcigótico; pueden cruzarse efectivamente en un invernadero. Los híbridos resultantes producen descendientes con flores con una amplia variedad de formas y colores. Observando qué polinizadores visitaban a cada flor e investigando con posterioridad las diferencias genéticas entre las plantas, los investigadores llegaron a la conclusión de que dos loci génicos eran los principales responsables de la elección del polinizador. Un locus influye en el color de la flor y el otro afecta a la cantidad de néctar que producen las flores. Por tanto, al determinar el atractivo de las flores para los diferentes polinizadores, la diversidad alélica en estos loci produjo como resultado, en última instancia, la especiación.

El "ritmo" de la especiación

El registro fósil incluye muchos episodios en los cuales nuevas especies aparecen de manera súbita en un estrato geológico, persisten esencialmente sin modificaciones a través de varios estratos y luego desaparecen. Los paleontólogos Niles Eldredge, del Museo Americano de Historia Natural, y Stephen Jay Gould, de la Universidad de Harvard, acuñaron el término equilibrio puntual para describir estos períodos de aparente estancamiento interrumpidos por cambios súbitos.

Algunos científicos sugieren que estos patrones exigen una explicación distinta del modelo darwiniano de descendencia con modificación gradual. Sin embargo, éste no es necesariamente el caso. En primer término, estas puntuaciones deben haber sido menos abruptas de lo que parecen considerando el registro fósil. Suponga que una especie sobrevivió durante 5 millones de años, pero que la mayoría de sus alteraciones morfológicas se produje-



(a) Modelo de gradualismo.

Las especies que descendieron de un ancestro común gradualmente divergen más y más en su morfología a medida que adquieren adaptaciones únicas. (b) Modelo de equilibrio puntual. Una nueva especie cambia sobre todo cuando surge a partir de una especie progenitora y luego se modifica poco durante el resto de su existencia.

A Fig. 24-13. Dos modelos del "ritmo" de especiación.

ron durante los primeros 50 000 años de su existencia, un 1% de su tiempo total de vida. Debido a que los períodos de tiempo de esta magnitud, generalmente no pueden distinguirse en los estratos fósiles, parecerá que esta especie apareció súbitamente y luego permaneció con muy pocos o ningún cambio antes de llegar a su extinción. Aun si la emergencia de esta especie en realidad tardó decenas de miles de años, este período de cambio no se percibe en el registro fósil (fig. 24-13).

De hecho, el mismo Darwin observó este patrón en el registro fósil. Anticipó el concepto de equilibrio puntual cuando escribió: "Aunque cada especie ha debido pasar por numerosos estados de transición, es probable que los períodos durante los cuales cada especie experimentó una modificación, si bien medidos en años parecen muchos y prolongados, hayan sido cortos en comparación con los períodos durante los cuales cada especie permaneció en una condición sin cambios".

También puede explicarse el estancamiento. Todas las especies continúan adaptándose después de que inician su existencia, pero, con frecuencia, en formas que no pueden detectarse mediante los fósiles, como por ejemplo, modificaciones pequeñas en su bioquímica. Por necesidad, los paleontólogos han basado sus hipótesis acerca de la descendencia casi por completo en la anatomía externa y los esqueletos. Durante los períodos de apa-

rente equilibrio, las modificaciones en la conducta, en la anatomía interna y en la fisiología pueden pasar inadvertidas. Sin embargo, el medio ambiente cambia, el estancamiento se interrumpirá por puntuaciones que dejarán trazas visibles en el registró fósil.

Evaluación de conceptos

- 1. Explique por qué es menos probable que la especiación alopátrica ocurra en una isla cercana al continente que en una isla del mismo tamaño más aislada.
- 2. Las plantas normales de la sandía son diploides (2n = 22), pero los criadores han producido sandías tetraploides (4n = 44). Si las plantas tetraploides se hibridan con sus parientes diploides producen semillas triploides (3n = 33). Estos descendientes pueden producir rápidamente sandías sin semillas y se pueden seguir propagando mediante secciones. ¿Las plantas de sandía diploides y tetraploides son especies diferentes? Justifique su respuesta.
- En el registro fósil, los fósiles transicionales que relacionan las especies más nuevas con las más antiguas son relativamente raros. Sugiera una explicación para esta observación.

Véanse las respuestas en el Apéndice A..

Concepto 24-3

Los cambios macroevolutivos pueden acumularse a través de muchos acontecimientos de especiación

La especiación puede ser el resultado de diferencias aparentemente pequeñas, como el color del dorso de un cíclido. Sin embargo, como las especies divergen y la especiación se produce una y otra vez, estas diferencias pueden acumularse y hacerse más pronunciadas. Por esa razón, la especiación es el comienzo del cambio macroevolutivo. Las transformaciones macroevolutivas, como los cambios microevolutivos que tienen lugar dentro de una reserva génica única, se acumulan por medio de procesos que examinamos en el capítulo 23: selección natural, mutación, deriva genética y flujo génico. Son los cambios acumulados durante miles de pequeños episodios de especiación los que explican las profundas transformaciones evolutivas. Veremos a continuación algunas de las maneras en las que han tenido lugar estas importantes transformaciones.

Novedades evolutivas

El concepto darwiniano de descendencia con modificación puede extenderse para explicar incluso las transformaciones morfológicas más grandes. En la mayoría de los casos, las estructuras complejas han evolucionado de forma escalonada a partir de versiones mucho más simples que cumplen las mismas funciones básicas.

Por ejemplo, considere el ojo humano, un órgano muy sofisticado construido con numerosas partes que trabajan juntas para formar una imagen y transmitirla al cerebro. ¿Cómo pudo haber evolucionado el ojo humano mediante incrementos graduales? Si el ojo requiere todos sus componentes para funcionar, ¿cómo podría un ojo parcial haber sido de alguna utilidad para nuestros ancestros?

La endeblez de este argumento, como el mismo Darwin observó, reside en la suposición de que solo los ojos complejos son útiles. De hecho, muchos animales dependen de ojos que son mucho menos complejos que los nuestros (fig. 24-14). Los ojos más simples que conocemos son parches de células fotorreceptoras sensibles a la luz. Estos ojos simples parecen haber tenido un origen evolutivo único y se encuentran actualmente en una variedad de animales, como las lapas, pequeños moluscos (miembros del filo Mollusca). Estos ojos no tienen lentes ni ningún otro equipo que les permita focalizar las imágenes, pero le permiten al animal distinguir la luz de la oscuridad. Las lapas se aferran más estrechamente a la roca cuando cae una sombra sobre ellas, una adaptación conductual que reduce el riesgo de ser comido. Puesta que las lapas tienen una larga historia evolutiva podemos concluir que sus ojos "simples" son bastante adecuados para sostener su supervivencia y reproducción.

En el reino animal, ojos complejos de varios tipos evolucionaron independientemente varias veces a partir de esas estructuras básicas. Algunos moluscos, entre ellos los calamares y los pulpos, tienen ojos tan complejos como los de los seres humanos y otros vertebrados (fig. 24-14). Aunque los ojos complejos de los moluscos evolucionaron de forma independiente de los ojos complejos de los vertebrados, ambos evolucionaron de un simple cúmulo ancestral de células fotorreceptoras. Esta divergencia tuvo lugar mediante una serie de modificaciones incrementales que beneficiaron a los poseedores de ojos en cada etapa. Las evidencias de esta divergencia evolutiva provienen del análisis filogenético de los genes que actúan como "reguladores maestros" del desarrollo del ojo y que se comparten por todos los animales con ojos.

A lo largo de toda su historia evolutiva, los ojos han mantenido su función básica de la visión. Pero las novedades evolutivas también pueden originarse cuando las estructuras que originalmente desempeñaban un papel adquieren de modo gradual un papel diferente. Las estructuras que evolucionan en un contexto pero que son elegidas para otra función se denominan, a veces, exaptaciones para distinguirlas del origen adaptativo de la estructura original

Obsérvese que el concepto de exaptación no implica que una estructura de alguna manera evolucione en anticipación a una utilidad futura. La selección natural no puede decir el futuro; puede solamente mejorar una estructura en el contexto de su utilidad actual. Por ejemplo, los huesos esponjosos de los pájaros, de poco peso y estructura en panal de abejas, son homólogos de los huesos de los ancestros terrestres de las aves. Sin embargo, los huesos esponjosos pudieron no haber evolucionado en los ancestros como una adaptación para el vuelo futuro: deben haber tenido otro beneficio. Se han encontrado en China fósiles de algunos parientes cercanos de los pájaros. Estos pequeños animales no eran capaces de volar pero tenían pies que les permitían trepar y posarse en los árboles. Los huesos de poco peso podrían haber contribuido a este estilo de vida. Es posible que las extremidades anteriores con aspecto de

Células pigmentadas (fotorreceptores)

Epitelio

Fibras nerviosas

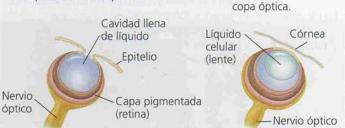
Células pigmentadas

Pibras nerviosas

Células pigmentadas

(b) Copa óptica. El molusco

(a) Conjunto de células pigmentadas. La lapa *Patella* tiene un conjunto simple de fotorreceptores.



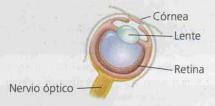
(c) Ojo tipo cámara Pinhole.
El ojo de Nautilus funciona
como una cámara con un
orificio, del tamaño de la cabeza
de un alfiler (la cámara pinhole,
es un antiguo tipo de cámara
que carece de lente).

(d) Ojo con una lente primitiva.

El caracol marino *Murex* tiene
una lente primitiva compuesta por
una masa de células semejantes
al cristal. La córnea es una región
transparente del epitelio (capa
exterior) que proteje al ojo y
contribuye a focalizar la luz.

de caparazón hendido

Pleurotomaria tiene una



(e) Ojo complejo tipo cámara. El calamar Loligo tiene un ojo complejo cuyas características (córnea, lente y retina), a pesar de ser similares a las de los vertebrados, evolucionaron de forma independiente.

▲ Fig. 24-14. El rango de complejidad del ojo entre los moluscos.

alas y las plumas, que aumentarían la superficie de los miembros anteriores de estos pequeños animales, fueran elegidos para el vuelo, después de haber funcionado en alguna otra capacidad, como el cortejo, la termorregulación o el camuflaje (funciones que todavía cumplen las plumas). Los primeros vuelos pueden haber sido solo cortos planeos. En realidad, las primeras plumas que dejaron trazos en el registro fósil eran cortas y vellosas; las plumas adaptadas para el vuelo aparecieron más tarde. Con el paso del tiempo, la selección natural remodeló las plumas y las alas, al actuar sobre mutaciones adicionales de manera que se adaptaran mejor a su nueva función.

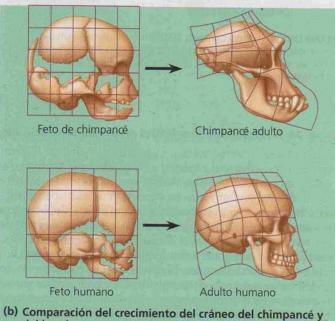
El concepto de exaptación ofrece una explicación sobre la forma en que nuevas características pueden originarse gradualmente mediante una serie de estados intermedios, cada uno de los cuales tiene alguna función en el contexto actual del organismo. En las palabras del zoólogo Karel Liem de la Universidad de Harvard: "La evolución es como modificar una máquina mientras está funcionando".

Evolución de los genes que controlan el desarrollo

Como usted leyó en el capítulo 21, la biología del desarrollo evolutiva o "evo-devo" –la interfase entre la biología evolutiva y la biología del desarrollo— está esclareciendo la manera en que leves divergencias genéticas se pueden magnificar para constituir importantes diferencias morfológicas entre las especies. Los ge-

Recién nacido 2 5 15 Adulto
Edad (años)

(a) Tasas de crecimiento diferencial en el hombre. Los brazos y las piernas se alargan más durante el crecimiento que la cabeza y el tronco, como puede verse en esta conceptualización de un individuo a diferentes edades, representadas a diferentes escalas para que la altura del individuo no varíe.



(b) Comparación del crecimiento del cráneo del chimpancé y del hombre. Los cráneos fetales del chimpancé y del hombre tienen una forma similar. El crecimiento alométrico transforma el cráneo redondeado y la cara vertical de un chimpancé recién nacido en el cráneo alargado y cara oblicua característica de los monos adultos. El mismo patrón de crecimiento alométrico se produce en el hombre, pero con una elongación menos acelerada de la mandíbula en relación con el resto del cráneo.

▲ Fig. 24-15. Crecimiento alométrico. La velocidad de crecimiento diferencial de las distintas partes del cuerpo determina las proporciones corporales.

nes que programan el desarrollo controlan la velocidad, el tiempo y el patrón espacial de los cambios en la forma del organismo, mientras ésta se desarrolla desde un cigoto hasta un adulto.

Cambios en la velocidad y el tiempo

Muchas transformaciones evolutivas impactantes son resultado de la heterocronía (del griego hetero, diferente, y chronos, tiempo), un cambio evolutivo en la tasa (velocidad) y en el tiempo en que se producen los acontecimientos del desarrollo. Por ejemplo, la forma de un organismo depende en parte de las tasas de crecimiento relativas de diferentes partes del cuerpo durante el desarrollo. Esta proporción, que contribuye a darle al cuerpo su forma específica, se denomina crecimiento alométrico (del griego allos, otro, y metron, medida). La figura 24-15a muestra el modo en que el crecimiento alométrico altera las proporciones del cuerpo humano durante el desarrollo. Cambiar ligeramente estas tasas de crecimiento relativas, transforma la forma del adulto de manera sustancial. Por ejemplo, patrones alométricos diferentes contribuyen a las formas contrastantes del cráneo de los seres humanos y de los chimpancés (fig. 24-15b).

La heterocronía también ha desempeñado un papel en la evolución de los dedos de la salamandra (fig. 24-16). La mayoría



Un período más prolongado de crecimiento del pie produce dedos más largos y menores uniones interdigitales.



(b) Salamandra arbórea.
El crecimiento del pie finaliza antes. Este cambio evolutivo en el tiempo es responsable de los dedos más cortos y las uniones interdigitales más extensas, que ayudan a la salamandra a trepar

verticalmente por las ramas de los árboles.

▲ Fig. 24-16. La heterocronía y la evolución de los pies de la salamandra en especies estrechamente emparentadas.

de las salamandras viven en el suelo, pero algunas especies viven en los árboles. Los pies de las especies que habitan en los árboles están adaptados para trepar verticalmente más que para caminar sobre el suelo; por ejemplo, sus dedos más cortos con unio-· nes interdigitales más extensas les otorgan una mejor tracción. La base para esta adaptación fue, probablemente, la selección de alelos de genes que controlan el momento adecuado del desarrollo del pie. De acuerdo con esta hipótesis, el pie de la salamandra ancestral crecía hasta que los productos de ciertos genes reguladores detenían el crecimiento y producían un pie de un determinado tamaño. Una mutación en uno o más de estos genes reguladores podría haber detenido el crecimiento más temprano, para dar como resultado el pie menos desarrollado de la salamandra que habita en los árboles. De esta manera, una proporción relativamente pequeña de cambio genético puede verse amplificada en un cambio morfológico sustancial.

La heterocronía también puede alterar el tiempo del desarrollo reproductivo en relación con el desarrollo de los órganos somáticos (no reproductivos). Si la velocidad de desarrollo reproductivo se acelera en comparación con el desarrollo somático, el estado sexualmente maduro de una especie puede retener características corporales que fueron estructuras juveniles en una especie ancestral, una condición denominada pedomorfosis (del griego paedos, de un niño, y morphosis, formación). Por ejemplo, la mayoría de las especies de salamandras tienen un estado larval que experimenta una metamorfosis para transformarse en un adulto. Pero algunas especies crecen hasta el tamaño de un adulto y maduran sexualmente, mientras que simultáneamente conservan las branquias y otras características larvales (fig. 24-17). Esta alteración evolutiva del instante en que se produce el desarrollo puede producir animales con un aspecto muy diferente del de sus ancestros, pese a que el cambio genético total puede ser pequeño. Efectivamente, algunas evidencias recientes sugieren que un cambio genético en un locus único es probablemente suficiente para producir la pedomorfosis en la salamandra ajolote (también denominada axolote), aunque otros genes también pueden contribuir a ello.

En resumen, la heterocronía afecta a la evolución de la morfología al alterar las velocidades a las cuales se desarrollan diferentes partes del cuerpo, o al modificar el tiempo de comienzo o de terminación del desarrollo de una parte de él.

Cambios en el patrón espacial

Los cambios evolutivos sustanciales también pueden ser resultado de alteraciones en los genes que controlan la ubicación y la organización espacial de las partes del cuerpo. Por ejemplo, como se describió en el capítulo 21, los genes homeóticos determinan esas características básicas, como por ejemplo dónde se desarrollará un par de alas y un par de patas en un pájaro o cómo se dispondrán las partes de la flor de una planta.

Los productos de una clase de genes homeóticos denominados genes *Hox* proporcionan información posicional en el embrión animal. Esta información induce a las células a desarrollarse en estructuras apropiadas para una localización particular. Los cambios en los genes *Hox* y en los genes que a su vez los regulan, pueden tener un impacto profundo en la morfología. Considere, por ejemplo, la evolución de los tetrápodos (los vertebrados terrestres que incluyen anfibios, aves y otros reptiles, y mamíferos) a partir de los peces, que son vertebrados acuáticos. Durante este proceso, cuatro aletas de los peces evolucionaron en extremidades. Entre las adaptaciones de los miembros de los tetrápodos se encuentran los dedos (de la mano y del pie en el

hombre) que extienden el soporte del esqueleto hasta el extremo del miembro.

En el embrión de un pez, el gen *Hox* se expresa en una banda de células que se distribuyen a lo largo de un borde del brote de la aleta **(fig. 24-18)**. En los embriones de los tetrápodos este mismo gen *Hox* está también expresado en el extremo del origen del miembro, la estructura embrionaria que se desarrolla en un miembro anterior o un miembro posterior. El producto de este gen *Hox* proporciona información posicional acerca de la distancia a la cual los dedos y otros huesos deben extenderse desde el miembro.

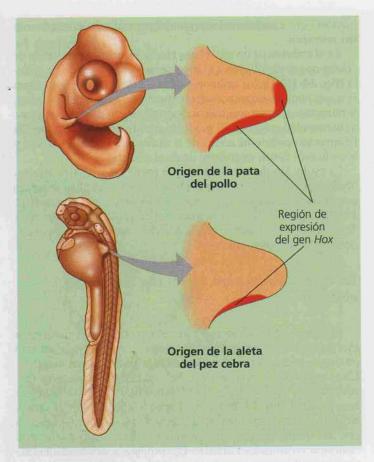
La evolución de los vertebrados a partir los animales invertebrados fue un cambio evolutivo prolongado, y además se asoció con alteraciones en los genes *Hox* y en los genes los regulan **(fig. 24-19)**. Al producir esta novedad morfológica, los cambios en la dinámica del desarrollo sin duda han desempeñado un papel importante en la macroevolución.

La evolución no está orientada hacia un objetivo

El registro fósil muestra con frecuencia tendencias claras en la evolución. Por ejemplo, algunos linajes evolutivos exhiben una tendencia hacia un tamaño corporal más grande o más pequeño. Un ejemplo es la evolución del caballo actualmente existente (género Equus), que desciende de Hyracotherium, de 40 millones de años de edad (fig. 24-20). Con el tamaño aproximado de un perro grande, Hyracotherium tenía cuatro dedos en sus pies anteriores, tres dedos en sus pies posteriores y dientes adaptados para ramonear en arbustos y árboles. En comparación, los caballos actuales son de mayor tamaño, tienen solo un dedo en cada pie y poseen dientes modificados para pastorear en la hierba. ¿Estos cambios representan tendencias verdaderas? y en ese caso, ¿cómo las justificamos?



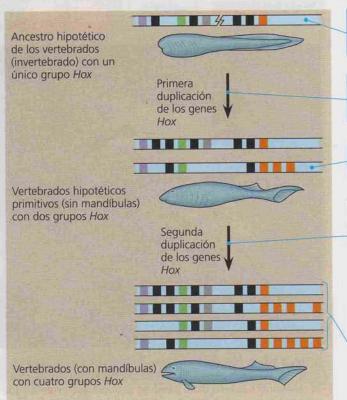
▲ Fig. 24-17. Pedomorfosis. Algunas especies conservan en la edad adulta características que fueron juveniles en sus ancestros. Esta salamandra es un ajolote (también denominado axolote), que crece hasta su tamaño completo, madura sexualmente y se reproduce reteniendo ciertas características larvales (renacuajo), incluyendo las branquias.



◄ Fig. 24-18. Los genes *Hox* y la evolución de los miembros en los tetrápodos. Las zonas rojas indican las regiones donde se expresa un gen *Hox* implicado en el desarrollo del esqueleto.

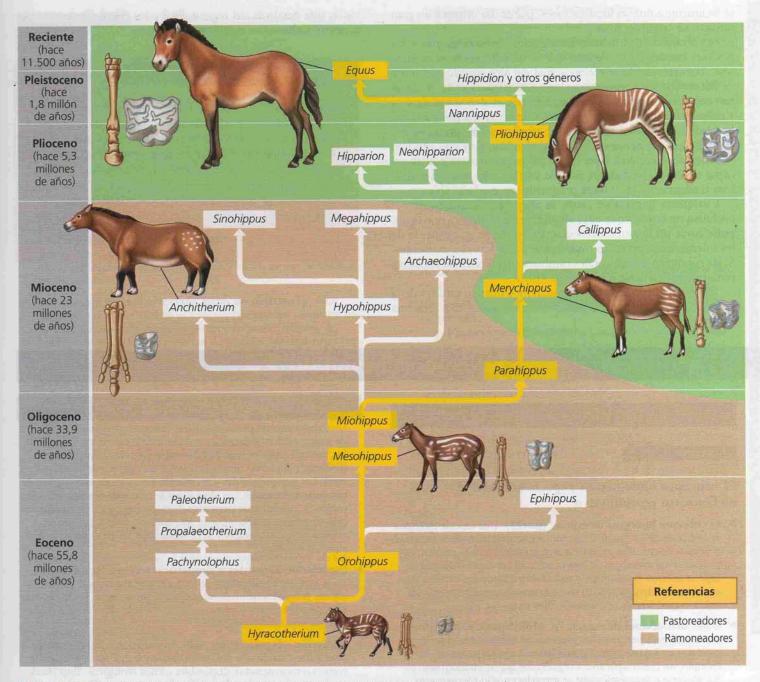
Extraer una progresión evolutiva única a partir del registro fósil puede conducir a equivocaciones; es como describir un arbusto que crece en dirección a un punto único, trazando solamente las ramas que conducen a esa ramificación. Por ejemplo, al seleccionar ciertas especies de los fósiles disponibles es posible ordenar una sucesión de animales intermedios entre Hyracotherium y los caballos actualmente vivos que muestra una tendencia a aumentar el tamaño, reducir el número de dedos y a modificar los dientes para el pastoreo (línea amarilla en fig. 24-20). Sin embargo, si incluimos todos los caballos fósiles hoy conocidos, esta tendencia clara se desvanece. El género Equus no evolucionó en línea recta; es la única rama superviviente de un árbol evolutivo tan ramificado que se parece más a un arbusto que a un árbol. Equus desciende a través de una serie de episodios de especiación que incluyen varias dispersiones adaptativas, de las cuales, no todas condujeron a caballos de mayor tamaño, con un solo dedo, que se alimentan de hierbas. Por ejemplo, observe en la figura 24-20 que solo los linajes derivados de Parahippus incluyen pastoreadores; otros linajes derivados de Miohippus, todos los cuales están extintos en la actualidad, permanecieron como ramoneadores con múltiples dedos durante 35 millones de años.

La ramificación evolutiva puede resultar en una tendencia evolutiva a pesar de que algunas nuevas especies contradigan la



- ① La mayoría de los invertebrados tienen un grupo de genes homeóticos (el complejo Hox), que aquí se muestra como bandas coloreadas en un cromosoma. Los genes Hox dirigen el desarrollo de las principales partes del cuerpo.
- 2 Una mutación (duplicación) del complejo Hox único se produjo hace cerca de 520 millones de años y puede haber proporcionado material genético asociado con el origen de los primeros vertebrados.
- 3 En un vertebrado prímitivo, el juego de genes duplicados desempeñó funciones completamente nuevas, como dirigir el desarrollo de una columna vertebral.
- 4 Una segunda duplicación del complejo Hox, que generó los cuatro grupos que se encuentran en la mayoría de los vertebrados actuales, se produjo más tarde, hace alrededor de 425 millones de años. Esta duplicación, probablemente, resultado de un acontecimiento de poliploidía, permitió el desarrollo de una complejidad estructural aun mayor, como las mandíbulas y las extremidades.
- **6** El complejo Hox en los vertebrados contiene duplicados de muchos de los mismos genes de un único grupo invertebrado, prácticamente en el mismo orden lineal en los cromosomas, que dirigen el desarrollo secuencial de las mismas regiones corporales. Por esa razón, los científicos deducen que los cuatro grupos del complejo Hox de los vertebrados son homólogos del grupo único de los invertebrados.

▲ Fig. 24-19. Mutaciones Hox y el origen de los vertebrados.



▲ Fig. 24-20. La evolución ramificada de los caballos. Utilizando el color amarillo para trazar la secuencia de los caballos fósiles que son intermediarios en la formación del caballo actualmente viviente (Equus) y su ancestro del Eoceno, Hyracotherium, se genera la ilusión de una tendencia progresiva hacia mayor tamaño, reducción del número de dedos y modificación de los dientes para el pastoreo. De hecho, el caballo viviente es la única rama sobreviviente de un arbusto evolutivo con muchas tendencias divergentes.

tendencia. Por ejemplo, un modelo de tendencias a largo plazo propuesto por Steven Stanley de la Universidad de Johns Hopkins considera que las especies son análogas a los individuos: la especiación es su nacimiento, la extinción es su muerte y las nuevas especies que divergen de ellas son sus descendientes. En este modelo, Stanley sugiere que así como un organismo individual experimenta la selección natural, las especies experimentan la selección de especies. Las especies que sobreviven más tiempo y generan la mayor cantidad de nuevas especies descendientes determinan la dirección de las principales tendencias evolutivas. El

modelo de selección de especies sugiere que el "éxito diferencial de la especiación" desempeña un papel en la macroevolución semejante al papel del éxito reproductivo diferencial en la microevolución.

En tanto que la tasa de especiación y la longevidad de las especies reflejan el éxito, la analogía con la selección natural es aún más intensa. Es posible que algunas características que no están relacionadas con el éxito general de los organismos en ambientes específicos se vuelvan importantes cuando se selecciona la especie completa. Por ejemplo, si una especie es capaz de dispersar-

se fácilmente a nuevas localizaciones, puede dar origen a un gran número de "especies hijas".

Sea o no válido el modelo de selección de especies, hay otras posibles fuentes de tendencias que se observaron en el registro fósil. Por ejemplo, la selección sexual del alce irlandés del norte de Europa impulsó un aumento inmenso del tamaño de sus cuernos deciduos, aunque ello no impidió que el alce se extinguiera a causa del cambio de la vegetación y de la cacería por parte del hombre. Y cuando los ancestros del caballo invadieron las praderas que se diseminaron en la Edad de los Mamíferos, se produjo una intensa selección a favor de los pastoreadores que podían escapar de sus depredadores porque corrían con más velocidad. Esta tendencia no se hubiera producido sin praderas abiertas.

Cualquiera que sea su causa, la aparición de una tendencia evolutiva no implica que haya alguna fuerza intrínseca que la impulse hacia un fenotipo particular. La evolución es resultado de las interacciones entre los organismos y sus actuales ambientes. Si las condiciones ambientales cambian, una tendencia evolutiva clara puede detenerse o incluso invertirse.

En el próximo capítulo continuaremos nuestro estudio de la especiación y la divergencia posterior de los organismos, con una

visión más detallada del registro fósil y los efectos de las modificaciones ambientales significativas.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cómo puede el concepto darwiniano de descendencia con modificación explicar la evolución de estructuras tan complejas como el ojo o el corazón de los vertebrados?
- Explique por qué el concepto de exaptación no significa que una estructura evolucione como una anticipación a un cambio ambiental futuro.
- 3. ¿Cómo puede la heterocronía causar la evolución de diferentes formas corporales?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 24

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 24-1

El concepto biológico de especie subraya el aislamiento reproductivo

- ▶ El concepto biológico de especie (p. 473). Una especie biológica se compone de un grupo de poblaciones cuyos individuos tienen el potencial de cruzarse y producir descendientes fértiles entre sí, pero no con los miembros de otra especie. El concepto biológico de especie subraya el aislamiento reproductivo mediante barreras precigóticas y postcigóticas que, como resultado, pueden separar las reservas genéticas de poblaciones diferentes.
- Otras definiciones de especie (p. 476). Aunque es particularmente útil para pensar en los procesos de especiación, el concepto biológico de especie tiene algunas limitaciones importantes. Por ejemplo, no puede aplicarse a organismos que se conocen solo como fósiles o a organismos que se reproducen solo asexualmente. Por esa razón, los científicos conservan conceptos alternativos de especie, como el concepto morfológico de especie, que son útiles en diferentes contextos.

Concepto 24-2

La especiación puede tener lugar con separación geográfica o sin ella

Especiación alopátrica ("en otro país") (pp. 477-478). La especiación alopátrica puede producirse cuando dos poblaciones de una especie se separan geográficamente una de la otra. Una o las dos poblaciones pueden experimentar un cambio evolutivo durante el período de separación. Si vuelven a ponerse en contacto, pueden quedar separadas por los mecanismos de aislamiento precigóticos y postcigóticos que han acumulado.

- Especiación simpátrica ("en el mismo país") (pp. 478-479). Una nueva especie puede originarse mientras permanece en un área de superposición geográfica con la especie progenitora. En particular, muchas especies vegetales han evolucionado simpátricamente mediante poliploidía (multiplicaciones del número de cromosomas). Los autopoliploides son especies derivadas de esta manera de una especie ancestral. Los alopoliploides son especies con múltiples juegos de cromosomas derivados de diferentes especies. La especiación simpátrica también puede ser resultado de la aparición de nuevos nichos ecológicos y del cruzamiento no aleatorio en poblaciones polimorfas.
- Especiación alopátrica y simpátrica: resumen (pp. 479-480). En la especiación alopátrica se forma una nueva especie cuando es aislada geográficamente de su población progenitora. En la especiación simpátrica, una barrera reproductiva aisla parte de una población sin separación geográfica.
- Padiación adaptativa (pp. 480). La radiación adaptativa puede producirse cuando una población encuentra una multiplicidad de nuevos o recientemente disponibles nichos ecológicos. Esto puede producirse durante la colonización de un nuevo ambiente, como las islas volcánicas de reciente formación, o tras un cambio ambiental que haya producido extinciones en masa de otras especies en un área determinada.
- Estudio de la genética de la especiación (pp. 480-481). La explosión de la genómica está permitiendo a los investigadores identificar genes específicos que participan en algunos casos de especiación.
- ▶ El "ritmo" de la especiación (pp. 481-482). El modelo de equilibrio puntual de Eldredge y Gould se basa en evidencia fósil que muestra que las especies se modifican en mayor medida cuando se originan a partir de una especie ancestral, para luego experimentar relativamente muy pocos cambios durante el resto de su existencia. Este modelo se opone al modelo del cambio gradual a lo largo de la existencia de una especie.

Concepto 243

Los cambios macroevolutivos pueden acumularse a través de muchos acontecimientos de especiación

- Novedades evolutivas (pp. 482-483). La mayor parte de las nuevas estructuras biológicas evolucionan en varias etapas a partir de estructuras previamente existentes. Algunas estructuras complejas, como el ojo, han cumplido funciones similares durante todas las etapas de su evolución. Asimismo, las funciones más importantes de otras, como por ejemplo las plumas, se han modificado.
- Evolución de los genes que controlan el desarrollo (pp. 484-485). Muchos cambios evolutivos importantes se han asociado con mutaciones en genes que regulan el desarrollo. Dichos cambios pueden afectar al momento en que se producen los eventos del desarrollo (heterocronía) o la organización espacial de las partes del cuerpo. Algunas de estas modificaciónes son el resultado de cambios mutacionales en genes homeóticos y en los genes que los regulan
- La evolución no está orientada hacia un objetivo (p. 485-488). Las tendencias evolutivas a largo plazo pueden originarse como adaptaciones a un medio ambiente cambiante. Además, de acuerdo con el modelo de selección de especies, las tendencias pueden producirse cuando especies con ciertas características existen durante más tiempo y se especian con mayor frecuencia que aquellas con otras características.

EVALUACION DE CONOCIMIENTO

Autoevaluación

- El concepto biológico de especie no es útil en organismos conocidos solo como fósiles porque:
 - a. Los fósiles raramente se conservan suficientemente bien como para distinguir las especies sobre la base de la morfología.
 - b. No es posible investigar el aislamiento reproductivo en las formas fósiles.
 - c. No es posible deducir los tipos de hábitats ocupados por los fósiles antes de su extinción.
 - d. Al examinar los organismos fósiles no es posible distinguir los machos de las hembras.
 - e. El registro fósil puede utilizarse solo para estudiar la anagénesis, pero no la cladogênesis.
- 2. La unidad *mayor* dentro de la cual puede producirse con facilidad el flujo génico es:
 - a. Una población.
 - b. Una especie.
 - c. Un género.
 - d. Un híbrido.
 - e. Un filo.
- 3. Las guías ornitológicas anteriormente clasificaban a (*Dendroica auduboni*) chipe coronado y al chipe de Audubon como especies distintas. Recientemente, estos pájaros se han clasificado como formas orientales y occidentales de una única especie, *Dendroica coronata*, el chipe rabadilla-amarilla. ¿Cuál de las siguientes evidencias, si fuera verdad, sería la causa de esta reclasificación?
 - a. Se observó que las dos formas se cruzan con éxito donde sus hábitats se superponen.

- b. Las dos formas viven en hábitats similares.
- c. Las dos formas tienen muchos genes en común.
- d. Las dos formas tienen requerimientos alimentarios similares.
- e. Las dos formas son muy similares en su color.
- 4. Los machos de diferentes especies de la mosca de la fruta *Drosophila* que viven en las mismas regiones de las islas de Hawai tienen elaborados rituales de cortejo diferentes que implican la lucha con otros machos y movimientos estilizados para atraer a las hembras. ¿Qué tipo de aislamiento reproductivo representa esta?
 - a. Aislamiento de hábitat.
 - b. Aislamiento temporal.
 - c. Aislamiento conductual.
 - d. Aislamiento gamético.
 - e. Barreras postcigóticas.
- 5. ¿Cuál de los siguientes factores no contribuiría a la especiación alopátrica?
 - a. Una población queda geográficamente aislada de la población progenitora.
 - b. La población separada es pequeña y se produce deriva genética.
 - La población aislada está expuesta a presiones de selección diferentes de la población ancestral.
 - d. Diferentes mutaciones comienzan a distinguir las reservas génicas de las poblaciones separadas.
 - e. El flujo génico entre las dos poblaciones es extenso.
- 6. La especie vegetal A tiene un número diploide de 12. La especie vegetal B tiene un número diploide de 16. Una nueva especie C se origina como un alopoliploide a partir de A y B. El número diploide probable de la especie C sería presumiblemente:
 - a. 12.
 - b. 14.
 - c. 16.
 - d. 28. e. 56.
- 7. El episodio de especiación descrito en la pregunta 6 es probablemente un caso de:
 - a. Especiación alopátrica.
 - b. Especiación simpátrica.
 - c. Especiación basada en la selección sexual.
 - d. Radiación adaptativa.
 - e. Anagénesis.
- 8. Mimulus lewisii y M. cardinalis son plantas que no se hibridan en la naturaleza pero que pueden cruzarse fácilmente en el laboratorio para producir descendientes fértiles. ¿Cuál de las siguientes causas es la que tiene menos probabilidad de mantener las reservas génicas de estas dos plantas separadas en la naturaleza?
 - a. Incompatibilidad gamética.
 - b. Diferente atractivo para los polinizadores.
 - c. Diferentes nichos ecológicos.
 - d. Diferentes rangos geográficos.
 - e. Diferencias estacionales para florecer.
- 9. De acuerdo con el modelo de equilibrio puntual,
 - a. La selección natural no es importante como mecanismo de la evolución.

- b. Con suficiente tiempo, la mayoría de las especies existentes se ramificarán de forma gradual en nuevas especies.
- c. La mayoría de las nuevas especies acumulan sus características únicas cuando inician su existencia, luego cambian poco durante el resto de su duración como especie.
- d. La mayor parte de la evolución se orienta hacia un objetivo.
- e. La especiación se debe en general a una mutación única.
- 10. Un cambio genético que causó que un determinado gen Hox se exprese a lo largo del extremo del origen de un miembro de un vertebrado, en lugar de hacerlo a mayor distancia en el dorso, hizo posible la evolución de los miembros de los tetrápodos. Este tipo de cambio es ilustrativo de:
 - a. La influencia del ambiente en el desarrollo de un individuo.
 - b. Pedomorfosis, o retención de estructuras juveniles ancestrales en un organismo adulto.
 - c. Un cambio en un gen del desarrollo o en su regulación que alteró la organización espacial de las partes del cuerpo.
 - d. Equilibrio puntual.
 - e. El origen de una nueva especie causado por alopoliploidía.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

En el margen de uno de sus cuadernos de apuntes, Darwin garabateó una nota para acordarse él mismo de no utilizar los términos "superior" o "inferior" al referirse a las especies. Era, y todavía es, muy común que la gente piense que algunas especies o grupos de especies están más o menos evolucionadas que otras. Esto, probablemente, se origina en una noción de "progreso" evolutivo. ¿Existe algo como progreso evolutivo? Justifique su respuesta y defienda su posición como si estuviera debatiendo con alguien que sostiene el punto de vista opuesto.

Problemas científicos

Las plantas cultivadas de algodón americano tienen un total de 52 cromosomas (2n = 52). En cada célula, 13 pares de cromosomas (26 cromosomas) son más pequeños que los otros 13 pares. Las plantas de algodón del Viejo Mundo tienen un total de 26 cromosomas (2n = 26), todos grandes. Las plantas silvestres de algodón americano tienen 26 cromosomas, todos pequeños. Proponga una hipótesis para explicar cómo pudo haberse originado el algodón americano cultivado. ¿Cómo podría poner a prueba su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

¿Cuál es la base biológica para sostener que todas las poblaciones humanas constituyen una única especie? ¿Puede pensar en un escenario en el que una segunda especie humana pudiera originarse en el futuro por cladogénesis?

Filogenia y sistemática



▲ Figura 25-1. El fósil de una libélula de Brasil, de más de 100 millones de años de antigüedad.

Conceptos clave

- 25-1 Las filogenias se basan en los ancestros comunes inferidos a partir de la evidencia fósil, morfológica y molecular
- 25-2 La sistemática filogenética conecta la clasificación con la historia evolutiva
- 25-3 La sistemática filogenética describe la construcción de árboles filogenéticos basados en características compartidas
- 25-4 Gran parte de la historia evolutiva de un organismo está documentada en su genoma
- 25-5 Los relojes moleculares contribuyen a trazar el tiempo evolutivo

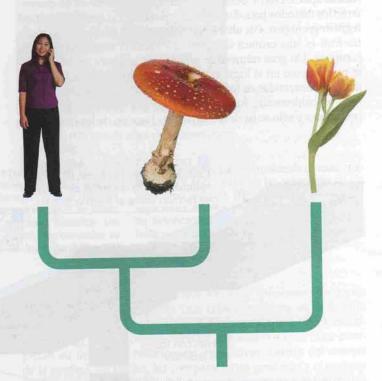
Panorama general

Investigación del árbol de la vida

a biología evolutiva estudia los procesos evolutivos y la historia de la Tierra. En esta unidad ya hemos examinado los procesos de la evolución: la selección natural y otros mecanismos que cambian la composición genética de las poblaciones (véase cap. 23) y que pueden conducir al origen de especies nuevas (véase el cap. 24). Pero los biólogos evolutivos también intentan reconstruir los resultados a largo plazo de estos procesos: la historia completa de la vida en la Tierra.

En este capítulo se describe la forma en que los biólogos trazan la **filogenia** (del griego *phylon*, tribu, y *génesis*, origen), la historia evolutiva de una especie o grupo de especies. Para construir las filogenias, los biólogos estudian el registro fósil, que aporta información sobre organismos antiguos (**fig. 25-1**). También utilizan la **sistemática**, un enfoque analítico para entender la diversidad y las relaciones de los organismos, tanto actuales como extinguidos. Tradicionalmente, los sistemáticos estudiaron las semejanzas morfológicas y bioquímicas entre los organismos como base para inferir las relaciones evolutivas. En décadas recientes, los sistemáticos han obtenido una poderosa herramienta nueva: la **sistemática molecular**,

que utiliza comparaciones de DNA, RNA y otras moléculas para inferir las relaciones evolutivas entre genes individuales e incluso entre genomas enteros (fig. 25-2). Esta explosión de información está permitiendo a los biólogos evolutivos construir un árbol universal de toda la vida, el cual continuará refinándose a medida que crezca la base de datos de secuencias de DNA y RNA.



▲ Figura 25-2. Un árbol familiar inesperado. ¿Qué relación evolutiva existe entre una persona, un champiñón y un tulipán? La sistemática molecular ha demostrado que, a pesar de las apariencias; los animales, incluidos los seres humanos, y los hongos, como el champiñón, están más relacionados entre sí que con las plantas.

Concepto 25-1

Las filogenias se basan en los ancestros comunes inferidos a partir de la evidencia fósil, morfológica y molecular

Para deducir las filogenias debemos recopilar tanta información como podamos acerca de las morfologías, el desarrollo y la bioquímica de los organismos vivos. Pero también es esencial estudiar los fósiles, los restos conservados de las impresiones dejadas por los organismos que vivieron en el pasado. Los fósiles son útiles para establecer las relaciones entre los organismos vivos porque revelan las características ancestrales que pueden haberse perdido a lo largo del tiempo en el caso de ciertos linajes.

El registro fósil

Las rocas sedimentarias son las fuentes de fósiles más ricas. La arena y el cieno erosionado de la tierra son transportados por los ríos hasta los mares y pantanos, donde los minerales se asientan en el fondo junto con los restos de organismos. A lo largo de millones de años, los depósitos se acumulan y se comprimen debajo los sedimentos más antiguos formando capas llamadas estratos (fig. 25-3). El registro fósil se basa en la secuencia en la cual los fósiles se acumularon en esos estratos.

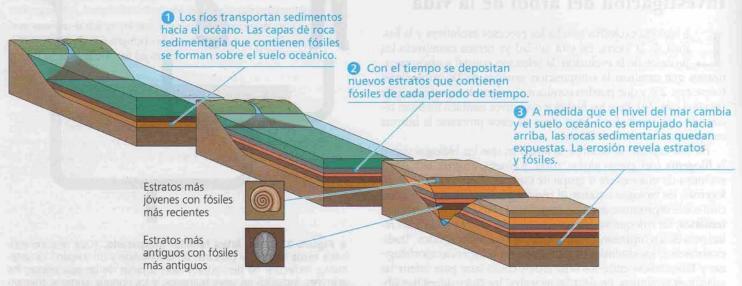
Pese a que los fósiles sedimentarios son los más comunes, los paleontólogos también estudian otros tipos de fósiles (fig. 25-4). Pero los fósiles aportan algo a la filogenia solo si es posible determinar sus edades, al dilucidar el orden en el que diversas características aparecieron y desaparecieron. En el capítulo 26 se comentarán los métodos para datar fósiles y para asignar las divisiones del registro geológico. Por ahora mantengamos en mente que el registro fósil es una crónica del cambio evolutivo sustancial pero incompleta. Un gran número de especies de la Tierra probablemente no murieron en el lugar apropiado y en el momento apropiado para ser convertidas en fósiles; muchos de los fósiles que se formaron, probablemente, fueron destruidos por procesos geológicos posteriores y solo se ha descubierto una fracción de los fósiles exis-

tentes. En lugar de proporcionar una indicación verdadera de la diversidad de la vida pasada, el registro fósil es parcial a favor de las especies que existieron durante mucho tiempo, que eran abundantes y estaban ampliamente extendidas, y que poseían conchas duras, esqueletos u otras partes duras que facilitaron su fosilización. Sin embargo, incluso con estas limitaciones, el registro fósil constituye un informe muy detallado de cambio biológico a lo largo de la vasta escala de tiempo geológico.

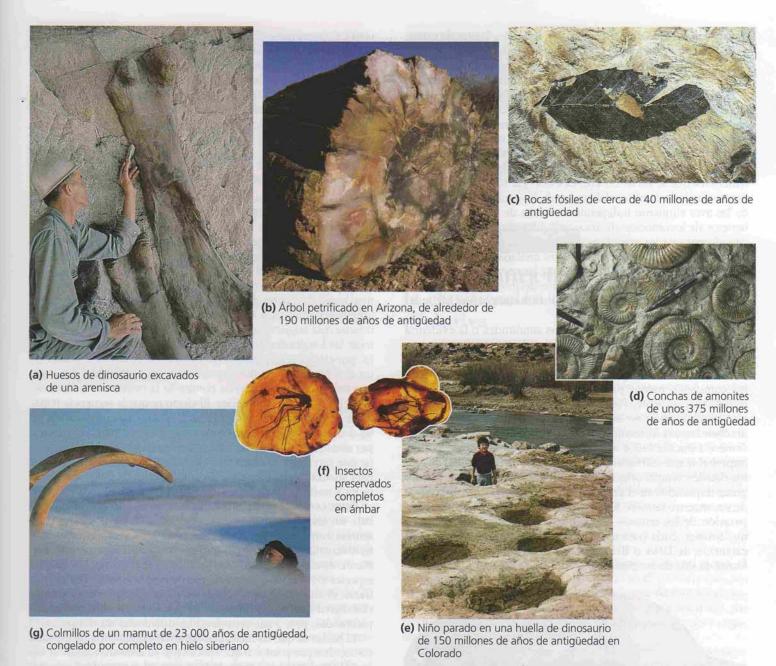
Homologías morfológicas y moleculares

Además de los organismos fósiles, la historia filogenética puede deducirse a partir de ciertas similitudes moleculares entre organismos vivos. Recuerde que las similitudes debidas a la ascendencia se denominan homologías. Por ejemplo, la similitud en el número y disposición de huesos en los miembros posteriores de los mamíferos se debe a su descendencia de un ancestro común con la misma estructura ósea; éste es un ejemplo de una homología morfológica (fig. 22-14). De igual forma, los genes u otras secuencias de DNA son homólogas si la naturaleza de sus similitudes sugiere que son descendientes de las secuencias transportadas por un ancestro común.

En general, es probable que los organismos que comparten morfologías muy similares o secuencias de DNA similares tengan un parentesco más cercano que los organismos con estructuras o secuencias enormemente diferentes. Sin embargo, en algunos casos, la divergencia morfológica entre especies emparentadas es mayor y su divergencia genética menor (o viceversa). Por ejemplo, considere las plantas hawaianas llamadas silversword que estudiamos en el capítulo 24. Estas especies varían de manera espectacular en apariencia a lo largo de las islas. Algunas son árboles altos y ramificados, y otras son arbustos densos pegados al suelo (fig. 24-12). Pero a pesar de estas llamativas diferencias fenotípicas, los genes de las silversword son muy similares. Basadas en estas pequeñas divergencias moleculares, los científicos estiman que el grupo de las silversword comenzó a divergir hace 5 millones de años, lo que es también la época aproximada en la que se formó la más antigua de las islas actuales. Podemos deducir que la diversidad morfológica de las silversword está controlada por relativamente pocas diferencias genéticas.



▲ Figura 25-3. Formación de estratos sedimentarios que contienen fósiles.



▲ Figura 25-4. Una galería de fósiles. (a) Es más probable que se conserven como fósiles las partes duras de un organismo que contienen minerales, como los huesos, las conchas o los dientes. (b) Algunos fósiles se formaron cuando los minerales se filtraron y reemplazaron la materia orgánica. (c) Algunos fósiles sedimentarios retie-

nen material orgánico, a partir del cual, los científicos pueden extraer moléculas para el análisis. (d) Los organismos enterrados que se descomponen pueden dejar impresiones que se llenan de agua que contiene minerales disueltos. Los moldes que se forman cuando los minerales se endurecen son réplicas de los organismos. (e) Los rastros fósiles son las huellas de pisadas, madrigueras y otros restos de las actividades de un organismo antiguo. (f) A veces, se encuentran organismos enteros preservados en ámbar (resina petrificada de un árbol). (g) Raramente, el hielo o una ciénaga ácida preservan el cuerpo de un organismo muy grande.

Clasificación de la homología a partir de la analogía

Una potencial pista falsa que puede presentarse en la construcción de una filogenia es la similitud debida a la evolución convergente –denominada analogía– en lugar de a una ascendencia común (homología). Como se comentó en el capítulo 22, la evolución convergente se produce debido a la presión de un medio similar en el cual la selección natural produce adaptaciones similares en organismos de diferentes linajes evolutivos (fig. 22-17). Por ejemplo, los topos excavadores australianos y norteamericanos son muy similares en apariencia (fig. 25-5). Sin em-

bargo, sus sistemas reproductivos son muy diferentes: los topos australianos son marsupiales (sus crías completan su desarrollo embrionario en una bolsa fuera del cuerpo de la madre), mientras que los topos norteamericanos son euterios (sus crías completan su desarrollo embrionario en el útero, dentro del cuerpo de la madre). De hecho, las comparaciones genéticas y el registro fósil proporcionan evidencias de que el ancestro común de los topos vivió hace, aproximadamente 120 millones de años, el momento en que divergieron los mamíferos marsupiales y los euterios. Este ancestro y la mayor parte de sus descendientes no eran parecidos a los topos, pero algunas características similares evo-

lucionaron de forma independiente en estos dos linajes de topos, a medida que se adaptaron a diferentes estilos de vida.

Distinguir entre homología y analogía es crucial para reconstruir las filogenias. Por ejemplo, tanto los murciélagos como las , aves tienen adaptaciones que les permiten volar. Esta similitud superficial puede implicar que los murciélagos están más estrechamente emparentados con las aves que con los gatos, que no pueden volar. Pero un examen más detallado revela que la estructura compleja del aparato de vuelo de los murciélagos es mucho más similar a los miembros delanteros de los gatos y otros mamíferos que al ala de un ave. La evidencia fósil también documenta que los miembros delanteros de los murciélagos y las alas de las aves surgieron independientemente de los miembros delanteros de locomoción de ancestros diferentes. Por tanto, es lícito afirmar que los miembros delanteros del murciélago son homólogos a los de otros mamíferos, pero análogos en función al ala de un ave. Las estructuras análogas que han evolucionado de forma independiente, como los miembros delanteros de un murciélago y las alas de las aves, se denominan homoplasias (del griego "moldear de igual manera").

Además de intentar corroborar las similitudes o la evidencia fósil, otra pista para distinguir entre homología y analogía es considerar la complejidad de los caracteres que están sujetos a comparación. Cuanto más puntos de semejanza tengan dos estructuras complejas, menos probable es que hayan evolucionado de forma independiente. Por ejemplo, los cráneos de un ser humano y un chimpancé no se componen de un único hueso, sino de muchos huesos fusionados entre sí. La composición de los dos cráneos coincide casi a la perfección, hueso por hueso. Es muy improbable que estructuras tan complejas, que coincidan en tantos detalles, tengan origenes separados. Es más probable que los genes implicados en el desarrollo de ambos cráneos se heredaran de un ancestro común. El mismo argumento se aplica a la comparación de los mismos genes, que son secuencias de miles de nucleótidos. Cada posición de los nucleótidos a lo largo de una extensión de DNA o RNA representa un carácter heredado en forma de una de las cuatro bases del DNA: A (adenina), G (gua-



▲ Figura 25-5. Evolución convergente de características para la excavación análogas. Un cuerpo alargado, patas frontales agrandadas, ojos pequeños y una almohadilla de piel engrosada que protege una nariz aguzada han evolucionado de forma independiente en el topo australiano marsupial (arriba) y en el topo norteamericano euterio (abaio).

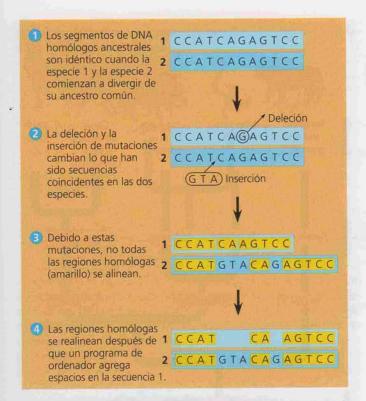
nina), C (citosina) o T (timina). Por tanto, las regiones comparables de DNA que tienen 1000 nucleótidos de largo proporcionan 1000 puntos de similitud o diferencia entre dos especies. Los sistemáticos comparan largas extensiones de DNA e incluso genomas enteros para evaluar las relaciones entre las especies. Si los genes de dos organismos comparten muchas porciones de sus secuencias de nucleótidos, es muy probable que los genes sean homólogos.

Evaluación de las homologías moleculares

Con frecuencia, las comparaciones moleculares de los ácidos nucleicos plantean retos técnicos. El primer paso es alinear secuencias comparables de ácidos nucleicos de las dos especies en estudio. Si las especies están estrechamente emparentadas, es probable que las secuencias difieran solo en uno o en pocos sitios. En contraste, las secuencias de ácidos nucleicos comparables en especies remotamente emparentadas, por lo general, tienen bases diferentes en muchos sitios e incluso pueden tener longitudes diferentes. Esto se debe a que durante períodos de tiempo más largos se acumulan inserciones y deleciones, que alteran las longitudes de las secuencias de genes (cap. 23). Suponga, por ejemplo, que ciertas secuencias de DNA no codificante en un gen particular en dos especies son muy similares, pero que una mutación de deleción ha eliminado la primera base de la secuencia en una de las especies. El efecto es que la secuencia remanente se desplaza una posición hacia atrás. Una comparación de las dos secuencias, que no tenga en cuenta esta deleción, pasaría por alto lo que de hecho es una coincidencia muy buena. Para evitar este problema, los sistemáticos utilizan programas informáticos para analizar segmentos de DNA comparables de diferentes longitudes y realinearlos de forma apropiada (fig. 25-6).

Estas comparaciones moleculares revelan que se han acumulado un enorme número de sustituciones de bases y otras diferencias entre los genes comparables de los topos australianos y norteamericanos, indicando que sus linajes divergieron enormemente desde su ancestro común; por lo tanto, decimos que las especies vivas no están estrechamente emparentadas. Por el contrario, el alto grado de similitud en la secuencia génica entre las silversword sustenta la hipótesis de que están estrechamente emparentadas, pese a sus considerables diferencias morfológicas.

El hecho de que las moléculas hayan divergido entre las especies no nos dice por sí solo en qué época vivió su ancestro común. A veces, al igual que en el caso de los topos, el registro fósil proporciona información acerca del momento en el cual habría vivido el ancestro común. Pero en el caso de la silversword se han encontrado pocos fósiles. Para este tipo de especies, los investigadores pueden comparar su divergencia molecular con la que se encuentra en otros linajes vegetales que tienen registros fósiles más complejos. Estos valores pueden servir como un tipo de patrón molecular para medir el lapso de tiempo aproximado de diversos grados de divergencia (así es como los investigadores calcularon que el ancestro común de las silversword vivó hace cerca de 5 millones de años, como comentamos con anterioridad). Igual que con los caracteres morfológicos, es necesario distinguir homología de analogía con el objeto de determinar la utilidad de las similitudes moleculares para los estudios evolutivos. Es muy probable que dos secuencias que se asemejan entre sí en muchos puntos en toda su longitud sean homólogas (fig. 25-6). Pero en los organismos que no parecen estar estrechamente emparentados, las bases que comparten sus secuencias -que de otra forma serían muy diferentes- pueden tratarse simplemente de coincidencias fortuitas o de homoplasias moleculares (fig. 25-7). Los



▲ Figura 25-6. Alineación de segmentos de DNA. Los sistemáticos utilizan programas de ordenador para encontrar y realinear secuencias similares a lo largo de segmentos de DNA de dos especies (en este ejemplo, ninguna base ha cambiado y las secuencias comparables todavía son idénticas después de ajustar la longitud).

científicos han desarrollado herramientas matemáticas que pueden distinguir homologías "distantes" de estas coincidencias fortuitas en secuencias extremadamente divergentes. Por ejemplo, este análisis molecular proporcionó evidencias de que, pese a nuestra ausencia de similitud morfológica, los seres humanos, en efecto, compartimos un ancestro común con las bacterias.

Hasta el momento, los científicos han secuenciado más de 20 mil millones de bases de ácidos nucleicos de miles de especies. Esta enorme cantidad de información ha suscitado un florecimiento en el estudio de la filogenia, al explicar muchos parentescos evolutivos, como los que existen entre los topos australianos y norteamericanos y los que existen entre las silversword. En el resto de este capítulo y en la siguiente unidad usted verá muchos ejemplos del tremendo impacto de la sistemática molecular.

Evaluación de conceptos

- Sugiera si cada uno de los siguientes pares de estructuras representa analogía u homología y explique su razonamiento: a) las púas de un puercoespín y las espinas de un cactus; b) una pata de gato y una mano humana; c) el ala de un búho y el ala de una avispa.
- 2. ¿Cuál de los siguientes pares de especies es más probable que estén emparentadas: dos especies con apariencia similar pero secuencias génicas muy divergentes, o dos especies con apariencias muy diferentes pero genes casi idénticos? Explíquelo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

ACGGATAGTCCACTAGGCACTA TCACCGACAGGTCTTTGACTAG

▲ Figura 25-7. Una homoplasia molecular. Estas dos secuencias de DNA de organismos que no están cercanamente emparentados comparten, por casualidad, el 25% de sus bases. Se han desarrollado muchas herramientas para determinar si las secuencias de DNA que comparten proporciones más elevadas de sus bases lo hacen debido a que son homólogas.

Concepto 25-2

La sistemática filogenética conecta la clasificación con la historia evolutiva

La disciplina de la sistemática data del siglo XVIII. En 1748, el botánico y anatomista Carlos Línneo publicó Sistema naturae ("Sistema de la naturaleza"), su clasificación taxonómica de todas las plantas y animales conocidos en aquel momento. La taxonomía es una división ordenada de organismos en categorías basadas en un conjunto de características utilizadas para evaluar las similitudes y diferencias. Aunque la clasificación de Linneo no se basaba en relaciones evolutivas, sino simplemente en semejanzas, muchas características de su sistema siguen siendo útiles en la sistemática filogenética. Dos de éstos son las designaciones binomiales para especie y la clasificación jerárquica.

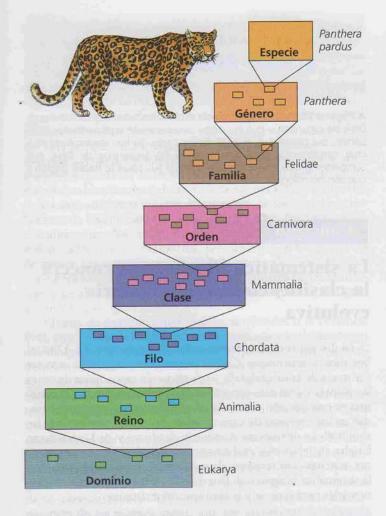
Nomenclatura binomial

Los nombres comunes para los organismos –como el mono, el pinzón y la lila– transmiten un significado en el uso informal, pero también pueden causar confusión. Cada uno de esos nombres, por ejemplo, se refiere a más de una especie. Y por supuesto, diferentes lenguajes tienen diferentes palabras para diversos organismos.

Para evitar la ambigüedad cuando se comunica una investigación, los biólogos se refieren a los organismos por sus nombres científicos en latín. El formato de dos partes del nombre científico, llamado binomio, fue instituido por Linneo. La primera parte del binomio es el género al cual pertenece la especie. La segunda parte, el epíteto específico, se refiere a una especie dentro del género. Un ejemplo de binomio es *Panthera pardus*, el nombre científico para el gran felino que, en general, se conoce como guepardo. Nótese que la primera letra del género se escribe mayúscula y todo el binomio está en cursiva (los nombres científicos también están "latinizados": usted puede bautizar un insecto que descubra en honor a un amigo, pero le debe agregar una terminación latina apropiada). Muchos de los más de 11 000 binomios asignados por Linneo aún se utilizan hoy en día, incluido el nombre optimista que le dio a nuestra propia especie, *Homo sapiens*, que significa "hombre sabio".

Clasificación jerárquica

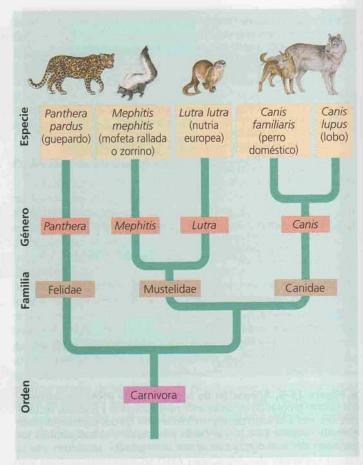
Además de nombrar especies, Linneo también las agrupó en una jerarquía de categorías cada vez más amplias. El primer agrupamiento está constituido dentro del binomio; las especies



▲ Figura 25-8. Clasificación jerárquica. Las especies se ubican en grupos que pertenecen a grupos más amplios.

que parecen hallarse estrechamente emparentadas se encuentran agrupadas en el mismo género. Por ejemplo, el guepardo (Panthera pardus) pertenece a un género que también incluye al león africano (Panthera leo), el tigre (Panthera tigris) y el jaguar (Panthera onca). Por encima del género, los sistemáticos emplean categorías de clasificación progresivamente más amplias (fig. 25-8). Agrupan los géneros emparentados en la misma familia, las familias en órdenes, los órdenes en clases, las clases en filos, los filos en reinos y recientemente, los reinos en dominios. La unidad taxonómica denominada a cualquier nivel se llama taxón. Por ejemplo, Panthera es un taxón en el nivel del género y Mammalia es un taxón en el nivel de clase que incluye los numerosos órdenes de mamíferos. Nótese que los taxones más amplios que el nivel del género no están en cursiva, a pesar de que van con mayúscula. La clasificación biológica resultante de un organismo concreto es en cierta forma como una dirección postal que identifica a una persona en un apartamento en particular, en un edificio con muchos apartamentos, en una calle con muchos edificios de apartamentos, en una ciudad con muchas calles, en un estado con muchas ciudades, y así sucesivamente.

Clasificar especies es algo natural en los seres humanos: es una forma de estructurar nuestra visión del mundo. Agrupamos varias especies de árboles a las cuales les damos el nombre común de roble y los distinguimos de otras especies de árboles a los que llamamos castaños. Los taxonomistas decidieron que los ro-



▲ Figura 25-9. La conexión entre clasificación y filogenia. La clasificación jerárquica se refleja en el estrechamiento progresivo de la ramificación de los árboles filogénicos. Este árbol traza las posibles relaciones evolutivas entre algunos de los taxones dentro del orden Carnivora, en sí mismo una rama de la clase Mammalia.

bles y los castaños son suficientemente diferentes como para pertenecer a diferentes géneros. Aun así, a los robles y los castaños se les considera suficientemente similares como para ser agrupados en la misma familia, Fagaceae. Esta decisión fue, en última instancia, arbitraria porque, por lo general, los niveles de clasificación superiores se definen por diversos caracteres morfológicos elegidos por los taxonomistas en lugar de por alguna medida cuantitativa aplicable a todos los organismos. Por este motivo, las categorías más grandes a menudo no son comparables entre linajes; es decir, un orden de caracoles no tiene, necesariamente, el mismo grado de diversidad genética o morfológica que un orden de mamíferos.

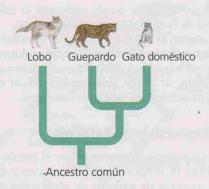
Vinculación entre clasificación y filogenia

Vimos el modo en el que los sistemáticos exploran la filogenia, al examinar diversas características en los organismos vivos y fósiles. Utilizan diagramas de ramificación denominados árboles filogenéticos para representar sus hipótesis sobre las relaciones evolutivas. La ramificación de estos árboles refleja la clasificación jerárquica de grupos incluidos dentro de grupos más inclusivos (fig. 25-9). Con frecuencia, un árbol filogenético se construye a partir de una serie de dicotomías o puntos de ramificación de dos vías; cada punto de ramificación representa la divergencia de dos especies de un ancestro común. Por ejemplo,

podemos representar un punto de ramificación dentro de la familia del gato de esta forma:



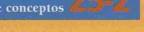
Como en la figura 25-9, podemos diagramar la ramificación dicotómica de los taxones que son más inclusivos que las especies, como las familias y los órdenes. Cada uno de los puntos de ramificación "más profundos" representa cantidades progresivamente mayores de divergencia.



No confunda la secuencia de ramificación en un árbol con la longevidad (edad real) de las especies en particular. El árbol en la figura 25-9 no indica que el lobo evolucionara más recientemente que la nutria europea, sino solo que su ancestro común precedió el último ancestro común del lobo y el perro doméstico.

Los métodos para trazar la filogenia comenzaron con Darwin, quien a diferencia de Linneo, se dio cuenta de las consecuencias evolutivas de la clasificación jerárquica. Darwin introdujo la sistemática filogenética en *El origen de las especies* al escribir: "Nuestras clasificaciones se volverán, en la medida en que se las pueda configurar de esa manera, genealogías".

Evaluación de conceptos



- ¿Qué niveles de la clasificación en la figura 25-8 comparten los seres humanos con el guepardo?
- 2. ¿Qué indica el árbol filogenético en la figura 25-9 acerca de los parentescos evolutivos del guepardo, la mofeta rayada, y el lobo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 25-3

La sistemática filogenética describe la construcción de árboles filogenéticos basados en características compartidas

Los patrones de características compartidas pueden representarse en un diagrama llamado **cladograma** (fig. 25-11b, p. 499). Un cladograma por sí solo no implica historia evolutiva. Pero si las características compartidas se deben a un ancestro común (es decir, si son homólogos), entonces, el cladograma forma la base de un árbol filogenético. Dentro del árbol, un **clado** (del griego *klados*, rama) se define como un grupo de especies que incluye una especie ancestral y todos sus descendientes. El análisis de la manera en que las especies pueden agruparse en clados se denomina **cladística**.

Cladística

Los clados, al igual que los rangos taxonómicos, pueden agruparse dentro de clados más grandes. Por ejemplo, la familia del gato representa un clado dentro de un clado mayor que también incluye la familia del perro. Pero no todos los agrupamientos de organismos se califican como clados. Un clado válido es monofilético (que significa "tribu única"), que significa que está compuesto por las especies ancestrales y todos sus descendientes (fig. 25-10a). Cuando carecemos de información acerca de algunos miembros de un clado, el resultado es un agrupamiento parafilético que está compuesto por una especie ancestral y algunos, pero no todos sus descendientes (fig. 25-10b). O el resultado puede ser un agrupamiento polifilético de varias especies que carecen de un ancestro común (fig. 25-10c). Estas situaciones demandan una mayor reconstrucción para develar especies que unen estos agrupamientos en clados monofiléticos.

Caracteres primitivos y derivados compartidos

Después de que los sistemáticos hayan separado las similitudes homólogas de las análogas, deben clasificar las homologías para distinguir entre caracteres compartidos primitivos y compartidos derivados. Aquí "carácter" hace alusión a cualquier rasgo que posea un taxón particular. Los caracteres que son relevantes para la filogenia, por supuesto, son los homólogos. Por ejemplo, todos los mamíferos comparten el carácter homólogo de una columna vertebral. Sin embargo, la presencia de una columna vertebral no distingue a los mamíferos de otros vertebrados porque los vertebrados no mamíferos como los peces y los reptiles también tienen columna vertebral. La columna vertebral es una estructura homóloga que precede a la ramificación del clado mamífero de los otros vertebrados; es un carácter primitivo compartido, un carácter que es compartido más allá del taxón que tratamos de definir. Por el contrario, el pelo, un carácter compartido por todos los mamíferos pero que no se encuentra en los vertebrados no mamíferos, es un carácter derivado compartido, una novedad evolutiva única de un clado particular, en este caso, el clado de los mamíferos.

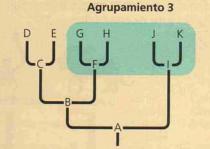
Nótese que la columna vertebral también puede clasificarse como un carácter derivado compartido, pero en un punto de ramificación más profundo que distingue a *todos* los vertebrados de otros animales. *Entre* los vertebrados, la columna vertebral se considera un carácter primitivo compartido porque evolucionó en el ancestro común a todos los vertebrados.

Agrupamiento 1 DE G H L J K Agrupamiento 1

(a) Monofilético. En este árbol, el agrupamiento 1, Compuesto por las siete especies B-H, es un grupo monofilético, o clado. Un grupo monofilético está constituido por una especie ancestral (especie B en este caso) y todas sus especies descendientes. Sólo los grupos monofiléticos pueden calificarse como taxones legítimos derivados de la cladística.

Agrupamiento 2

(b) Parafiléticos. El agrupamiento 2 no cumple con el criterio cladístico: es parafilético, lo que significa que se compone de un ancestro (A en este caso) y algunos, pero no todos, los descendientes de ese ancestro (el agrupamiento 2 incluye los descendientes I, J, y K, pero excluye B-H, que también descienden de A).



(c) Polifilético. El agrupamiento 3 también falla en la prueba de cladística. Es polifilético, lo que significa que carece del ancestro común (A) de las especies en el grupo. Más aún, un taxón válido que incluye las especies existentes G, H, J y K, necesariamente, contendría también a D y E, que también son descendientes de A.

▲ Figura 25-10. Agrupamientos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos.

Grupo externo

Los sistemáticos utilizan la comparación de grupos externos para diferenciar entre caracteres derivados y caracteres primitivos compartidos. Para demostrar este método dispongamos cinco vertebrados -un guepardo, una tortuga, una salamandra, un atún y una lamprea (un vertebrado acuático sin mandíbula)- en un cladograma. Como base de comparación necesitamos designar un grupo externo, que es una especie o un grupo de especies que está estrechamente emparentado con el grupo interno, las diversas especies que estamos estudiando; se sabe, que el grupo externo está menos emparentado de lo que lo están cualquiera de los miembros del grupo interno entre sí basándose en otra evidencia (como la evidencia paleontológica, el desarrollo embrionario y las secuencias génicas). Una buena elección de un grupo externo para nuestro ejemplo es Branchiostoma lanceolatum (Pallos, 1774) (nombre común, anfioxo), un pequeño animal que vive en las marismas y (al igual que los vertebrados) es un miembro del filo Cordata, pero no tiene una columna vertebral. Podemos comenzar a construir nuestro cladograma por medio de la comparación del grupo interno con el grupo externo.

La comparación del grupo externo se basa en la suposición de que las homologías presentes tanto en el grupo externo como en el grupo interno deben ser caracteres primitivos que anteceden a la divergencia de ambos grupos de ancestros comunes. En nuestro caso de estudio, un ejemplo de este carácter es una estructura denominada notocorda, un cordón flexible que corre a lo largo del animal. Los anfioxos tienen notocordas durante toda su vida pero, en los vertebrados, la notocorda está presente solo en los embriones y la reemplaza la columna vertebral en las etapas posteriores del desarrollo. Las especies que constituyen el grupo interno muestran una mezcla de caracteres primitivos y derivados compartidos. La comparación del grupo externo nos permite centrar la atención en solo los caracteres que se derivaron en los diversos puntos de ramificación de la evolución de los vertebrados. La figura 25-11a tabula ejemplos de estos caracteres. Obsérvese que todos los vertebrados en el grupo interno tienen columna vertebral; éste es un carácter primitivo compartido que estuvo presente en el vertebrado ancestral, pero no en el grupo externo. Ahora nótese que las mandíbulas con bisagra son un carácter ausente en las lampreas pero presentes en otros miembros

del grupo interno; este carácter nos ayuda a identificar un punto de ramificación temprano en el clado de los vertebrados. La **figura 25-11b** ilustra cómo puede traducirse la información de nuestro cuadro de homologías en un cladograma.

El cladograma en la figura 25-11b no es un árbol filogenético. Cabe sospechar que nos relata una historia evolutiva, pero, para convertirlo en un árbol filogenético, necesitaríamos más información; por ejemplo, de fósiles, que pueden indicar cuándo, y en qué grupos, aparecieron los primeros caracteres.

Árboles filogenéticos y datación

Cualquier cronología representada por el patrón de ramificación de un árbol filogenético es relativa (antes y después) más que absoluta (número de millones de años atrás). Pero algunos tipos de diagramas de árbol pueden utilizarse para presentar información más específica acerca del momento del suceso: los filogramas presentan información acerca de la secuencia de acontecimientos en relación mutua, y los árboles ultramétricos presentan la información del momento real en que tuvo lugar un suceso concreto.

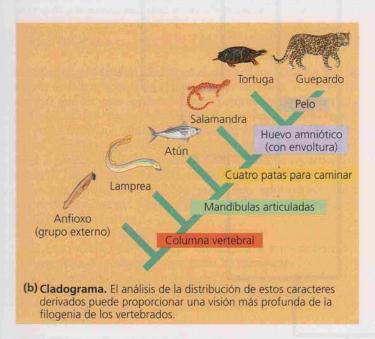
Filogramas

En un **filograma**, la longitud de una rama refleja el número de cambios que se han producido en una determinada secuencia de DNA en ese linaje **(fig. 25-12)**. Nótese que en el filograma en la figura 25-12, la *longitud total* de las líneas verticales desde la base del árbol hasta el ratón es menor que la de la línea que conduce a las especies del grupo externo, la mosca de la fruta *Drosophila*. Esto señala que se produjeron más cambios genéticos en el linaje de *Drosophila* que en los linajes de las aves y los mamíferos desde que divergieron. En un apartado posterior de este capítulo aprenderá el modo en que los científicos pueden estimar el tiempo que transcurrió para que se produjera un número particular de cambios en una secuencia de DNA o RNA.

Árboles ultramétricos

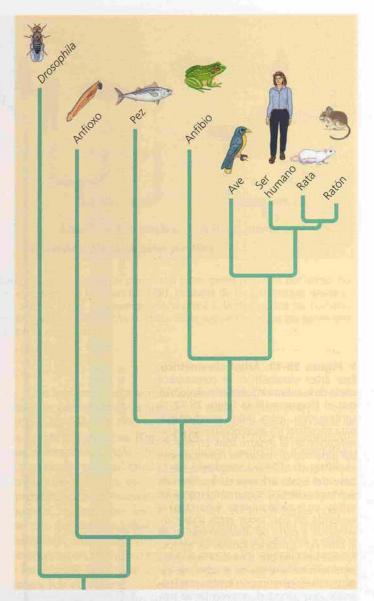
Aunque las ramas de un filograma pueden tener diferentes longitudes, todos los linajes diferentes que descienden de un ancestro común han perdurado el mismo número de años. Tomando un ejemplo extremo, los seres humanos y las bacterias tuvie-





▲ Figura 25-11. Construcción de un cladograma.

ron un ancestro común que vivió hace 3 mil millones de años. La evidencia indica que este ancestro era un procarionte unicelular y, por consiguiente, debe haber sido más similar a una bacteria moderna que a un ser humano. Aunque la estructura de las bacterias parece haber cambiado poco desde aquel ancestro común, ha habido 3 mil millones de años de evolución en el linaje bacteriano, al igual que ha habido 3 mil millones de años de evolución en el linaje de los eucariontes que incluye a los seres humanos. Esta misma cantidad de tiempo cronológico puede representarse como un árbol ultramétrico. En un árbol ultramétrico, el patrón de ramificación es el mismo que en un filograma, pero todas las ramas a las que se les puede seguir el rastro desde el ancestro común hasta la actualidad tienen igual longitud (fig. 25-13). Aunque los árboles ultramétricos no contienen información sobre las diferentes tasas evolutivas que pueden encontrarse en



▲ Figura 25-12. Filograma. Este filograma se construyó mediante la comparación de genes homólogos hedgehog, al emplear el gen de Drosophila como grupo externo. El gen hedgehog es importante en el desarrollo. Las longitudes variables de las ramas indican que el gen evolucionó en tasas levemente diferentes en los distintos linajes.

los filogramas, pueden extraer información del registro fósil para colocar ciertos puntos de ramificación en el contexto del tiempo geológico.

Máxima parsimonia y máxima probabilidad

A medida que la información disponible acerca de las secuencias de DNA se incrementa y se pueden conectar más y más especies, la dificultad de construir el árbol filogenético que mejor describe la historia evolutiva también crece. ¿Qué sucede si analiza la información de 50 especies? ¡Existen 3×10^{76} formas diferentes de disponer 50 especies en un árbol! ¿Y qué árbol en este enorme bosque refleja la verdadera filogenia? Los sistemáticos nunca pueden estar seguros de encontrar el mejor árbol en tan enorme colección de datos, pero pueden acotar las posibilidades

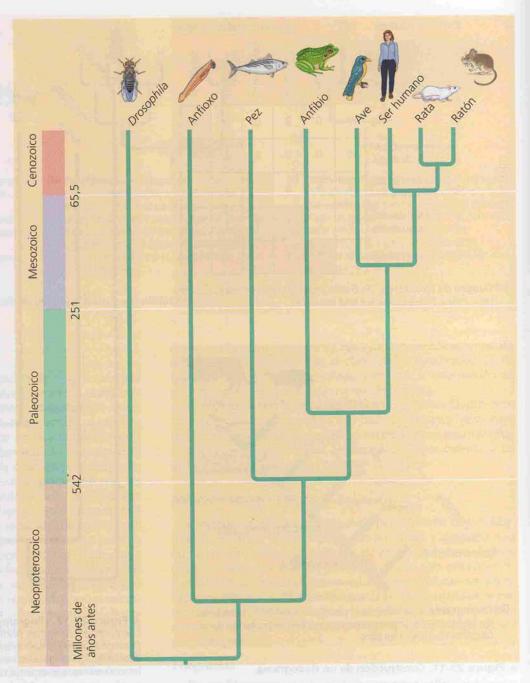


Figura 25-13. Árbol ultramétrico. Este árbol ultramétrico se construyó a partir de la misma información molecular que el filograma de la figura 25-12. A continuación, estos datos se adaptaron para encontrar los acontecimientos de ramificación en el registro fósil. En este árbol ultramétrico, todas las ramificaciones ahora tienen la misma longitud desde la base del árbol a través de los diversos segmentos verticales que conducen a los rótulos en la parte superior. Esto refleja la evidencia de que todos estos linajes divergieron a partir del ancestro común de la base en cantidades iguales de tiempo. Nótese también que a medida que usted se mueve hacia arriba en el árbol, de cada punto de ramificación brotan dos linajes de igual longitud, representando momentos iguales de divergencia de dicho ancestro común. Debido a que la raíz del árbol se ubica un momento antes de que comience un registro fósil sustancial, su fecha es menos cierta.

aplicando los principios de máxima parsimonia y máxima probabilidad.

De acuerdo con el principio de máxima parsimonia deberíamos investigar primero la explicación más simple que sea compatible con los datos (el principio de parsimonia también se llama la "Navaja de Occam", en honor a Guillermo de Occam, un filósofo del siglo XIV que abogaba por esta metodología minimalista de resolución de problemas en la cual se "arrasa" con las complicaciones innecesarias). En el caso de los árboles basados en caracteres morfológicos, el árbol parsimonioso es el que requiere que se hayan presentado el menor número de sucesos evolutivos en forma de caracteres derivados compartidos. Para los filogramas basados en las secuencias de DNA, el árbol más sencillo requiere el menor número de cambios de base.

El principio de máxima probabilidad enuncia que dadas ciertas reglas acerca de cómo cambia el DNA a lo largo del tiempo se puede encontrar un árbol que refleje la secuencia más probable de sucesos evolutivos. Los métodos de máxima probabilidad incorporan tanta información como sea posible. Como ejemplo simple de árboles más probables y menos probables regresemos a las relaciones filogenéticas entre un ser humano, un hongo y un tulipán. La figura 25-14 muestra dos posibles árboles igualmente sencillos para estos tres seres vivos. En el árbol 1, el ser humano está más emparentado con el hongo, mientras que en el árbol 2, el ser humano está más emparentado con el tulipán. El árbol 1 es más probable si suponemos que los cambios en el DNA ocurrieron a tasa iguales a lo largo de todas las ramas del árbol desde el ancestro común. El árbol 2 también es posible, pero requiere aceptar que la tasa de evo-

	Ser humano	Hongo	Tulipán
er umano	0	30%	40%
ongo		0	40%
lipán			0

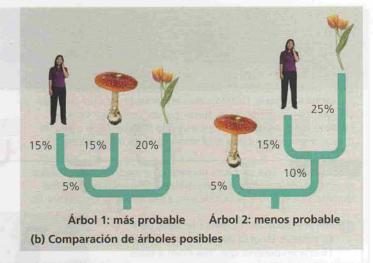


Figura 25-14. Los árboles con diferentes probabilidades. Sobre la base de las diferencias de porcentaje entre genes portados por un ser humano, un hongo y un tulipán (a), podemos construir dos filogramas posibles con la misma longitud total (b). La suma de los porcentajes desde un punto de divergencia en un árbol iguala las diferencias de porcentaje como se indican en (a). Por ejemplo, en el árbol 1, la divergencia ser humanotulipán es de 15% + 5% + 20% = 40%. En el árbol 2, esta divergencia también iguala el 40% (15% + 25%). En el supuesto de que los genes evolucionaran a la misma velocidad en las diferentes ramas, el árbol 1 es más probable que el árbol 2.

lución se retrasó en gran medida en el clado de los hongos y que se aceleró de forma notable en el clado de los tulipanes. Por tanto, al suponer que las tasas iguales son más comunes que las tasas desiguales, el árbol 1 es más probable. Pronto veremos que muchos genes evolucionan con una tasa aproximadamente igual en diferentes linajes. Pero si se encontrase evidencia nueva de tasas desiguales, jel árbol 2 podría ser más probable! La probabilidad de un árbol depende de las suposiciones en las cuales se basa.

Se han desarrollado muchos programas informáticos para buscar árboles que son parsimoniosos y probables. Esto incluyen los siguientes métodos:

- 1. Los métodos de "distancia" minimizan el total de las diferencias porcentuales entre todas las secuencias.
- 2. Los métodos más complejos de "estados de carácter" minimizan el número total de cambios de base o buscan el patrón más probable de cambios de base entre todas las secuencias.

Aunque los investigadores nunca pueden estar seguros de qué árbol refleja verdaderamente la filogenia, si han recopilado una gran cantidad de información precisa, los diversos métodos generalmente producen árboles similares. Como ejemplo de un método, la **figura 25-15** lo lleva a través del proceso de identificación de los árboles moleculares más parsimoniosos para un problema de cuatro especies.

Árboles filogenéticos como hipótesis

Éste es un buen momento para reiterar que cualquier árbol filogenético constituye una hipótesis sobre cómo se relacionan entre sí los diversos organismos en el árbol. La mejor hipótesis es la que hace concordar mejor toda la información disponible. Una hipótesis filogenética puede modificarse cuando hay nuevas evidencias que obligan a los sistemáticos a revisar sus árboles. De hecho, muchas hipótesis filogenéticas más antiguas se han cambiado o rechazado desde la introducción de los métodos moleculares para comparar especies y trazar filogenias.

Con frecuencia, en ausencia de información contradictoria, el árbol más parsimonioso es también el más probable, pero, a veces, existe una poderosa evidencia que indica que la mejor hipótesis no es la más parsimoniosa (fig. 25-16). La naturaleza no siempre toma el curso más simple. Quizás, el carácter molecular o morfológico particular que utilizamos para clasificar el taxón, en realidad, evolucionó múltiples veces. Por ejemplo, tanto las aves como los mamíferos tienen corazones con cuatro cámaras, mientras que los lagartos, las serpientes, las tortugas y los cocodrilos tienen corazones con tres cámaras (véase cap. 42). La suposición más sencilla sería que el corazón de cuatro cámaras evolucionó una vez y estuvo presente en un ancestro común a las aves y a los mamíferos pero no a los lagartos, las serpientes, las tortugas y los cocodrilos. Sin embargo, hay abundantes evidencias que indican que las aves están más emparentadas con los lagartos, las serpientes, las tortugas y los cocodrilos que con los mamíferos. Por consiguiente, el corazón de cuatro cámaras parece haber evolucionado de forma independiente en las aves y en los animales. En efecto, los estudios han demostrado que los corazones de cuatro cámaras de las aves y los mamíferos se desarrollaron de forma diferente, lo que sustenta la hipótesis de que evolucionaron de forma independiente. El árbol aparentemente parsimonioso de la figura 25-16a no es compatible con estos hechos, mientras que el árbol de la figura 25-16b concuerda con los hechos adicionales.

En este ejemplo, el problema no tiene que ver tanto con el principio de parsimonia como con el asunto de la analogía-homología. Los corazones de cuatro cámaras de las aves y los mamíferos resultan ser análogos, no homólogos. Los cambios coincidentes de bases en las secuencias de DNA de dos especies también pueden suscitarse de forma independiente, pero mientras haya más bases involucradas, es menos probable que los cambios coincidentes sean pura casualidad. Aplicar la parsimonia en la sistemática molecular es más fiable para un conjunto de datos de muchas secuencias largas de DNA que para un conjunto de datos más pequeño. Igualmente, es menos probable que un mal juicio sobre una similitud análoga en morfología, como un carácter (homólogo) derivado compartido, distorsione un árbol filogenético si cada clado en el árbol se define por varios caracteres deri-

Figura 25-15

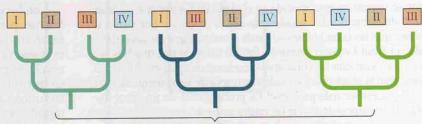
Hanados de leverigación Aplicación del principio de parsimonia a un problema de sistemática molecular

APLICACIÓN Al considerar las filogenias posibles para un grupo de especies, los sistemáticos comparan la información molecular de la especie. La forma más eficiente de estudiar las diversas hipótesis filogenéticas es comenzar por considerar las más parsimoniosas; es decir, las hipótesis que requieren que ocurra el menor número de sucesos evolutivos (cambios moleculares).

TÉCNICA Siga los pasos numerados a medida que aplicamos el principio de parsimonia a un problema filogenético hipotético que afecta a cuatro especies de aves estrechamente emparentadas.

1 Primero dibuje las filogenias posibles para las especies (aquí se muestran solo 3 de los 15 árboles posibles que relacionan a estas cuatro especies).



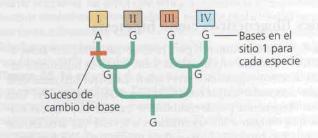


Tres posibles hipótesis filogénicas

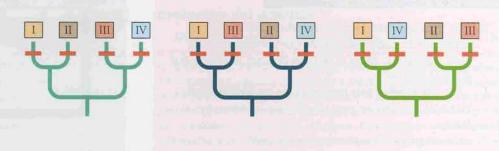
2 Tabule la información molecular para las especies (en este ejemplo simplificado, la información representa una secuencia de DNA que se compone de solo siete bases de nucleótidos).

		Sitios en la secuencia de DNA						
		1_	2	3	4	5	6	7
Especies	1	А	G	G	G	G	G	Т
	11	G	G	G	А	G	G	G
	Ш	G	А	G	G	A	А	T
	IV	G	G	А	G	А	А	G

3 Ahora céntrese en el sitio 1 de la secuencia de DNA. Un único suceso de cambio de base, marcado mediante la barra transversal en la rama que conduce a la especie I, es suficiente para explicar la información de el sitio 1.

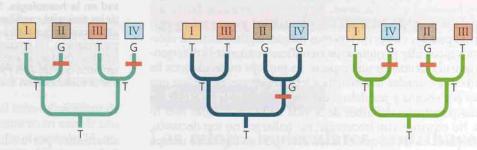


4 Al continuar la comparación de bases en los sitios 2, 3 y 4 se hace evidente que cada uno de estos posibles árboles requiere un total de cuatro sucesos de cambios de base (marcados por barras transversales). Por lo tanto, los primeros cuatro sitios de esta secuencia de DNA no nos ayudan a identificar el árbol más parsimonioso.

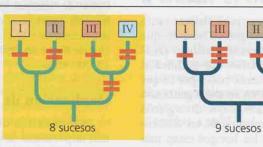


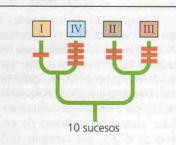
- Después de analizar los sitios 5 y 6, encontramos que el primer árbol requiere menos sucesos evolutivos que los otros dos árboles (dos cambios de base frente a cuatro). Observe que en estos diagramas suponemos que el ancestro común tenía GG en los sitios 5 y 6. Pero incluso si comenzáramos con un ancestro AA, el primer árbol todavía requeriría solo dos cambios, mientras que se necesitarían cuatro cambios para que las otras hipótesis funcionaran. Mantenga en mente que el principio de parsimonia solo considera el número total de sucesos, no la naturaleza particular de los sucesos (cuán probable es que sucedan los cambios de bases).
- GG GG AA AA GG AA

6 En el sitio 7, los tres árboles también difieren en el número de acontecimientos evolutivos necesarios para explicar la información de DNA.



Para identificar el árbol más sencillo sumamos todos los sucesos de cambios de bases destacados en los pasos 3-6 (no olvide incluir los cambios del sitio 1). Concluimos que el primer árbol es el más parsimonioso de estas tres posibles filogenias (pero ahora debemos completar nuestra búsqueda investigando los otros 12 árboles posibles).





vados. Las hipótesis filogenéticas más fuertes son las que tienen un sustento de múltiples líneas de evidencia morfológica y molecular al igual que de evidencia fósil.

Evaluación de conceptos 25-3

- Para distinguir un clado de mamíferos, en particular, dentro de un clado más grande que corresponde a la clase Mammalia, ¿sería el pelo un carácter útil? ¿Por qué sí o por qué no?
- ¿Por qué el árbol más parsimonioso no será necesariamente el más preciso para representar las relaciones evolutivas

entre un grupo de especies en particular?

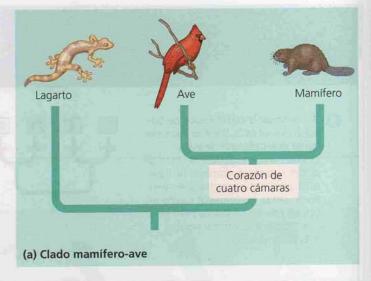
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

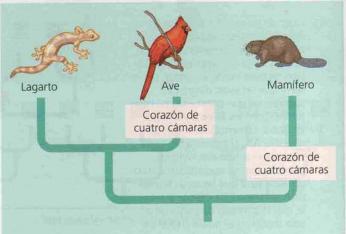
Concepto 25-4

Gran parte de la historia evolutiva de un organismo está documentada en su genoma

Usted pudo ver a lo largo de todo este capítulo que la sistemática molecular -comparar los ácidos nucleicos u otras moléculas para deducir el parentesco- es una herramienta valiosa para rastrear la historia evolutiva de un organismo. El enfoque molecular nos ayuda a entender las relaciones filogenéticas que no pueden medirse mediante métodos moleculares como la anatomía comparativa. Por ejemplo, la sistemática molecular nos ayuda a desvelar las relaciones evolutivas entre grupos que tienen pocos puntos en común para una comparación morfológica, como los seres humanos y las bacterias. Es posible reconstruir las filogenias entre grupos o bacterias de la actualidad y otros microorganismos para los cuales no tenemos ningún registro fósil. La sistemática molecular permite a los científicos comparar la divergencia genética dentro de una especie. La biología molecular nos ha ayudado a extender la sistemática a las relaciones evolutivas que están por encima y por debajo del nivel de las especies, desde las ramas principales del árbol de la vida hasta sus ramitas más finas. No obstante, con frecuencia, sus hallazgos no son decisivos, como casos en los en que el taxón divergió casi al mismo tiempo en el pasado distante. Las diferencias pueden ser aparentes, pero no el orden de su aparición.

La capacidad de los árboles moleculares para abarcar tanto los períodos de tiempo cortos como los largos se basa en que diferentes genes evolucionan a tasas diferentes, incluso en el mismo linaje evolutivo. Por ejemplo, el DNA que codifica el RNA ribosómico (rRNA) cambia relativamente poco, por lo que las comparaciones de las secuencias de DNA en estos genes son útiles para investigar relaciones entre taxones que divergieron hace cientos de millones de años. Los estudios de las secuencias de rRNA, por ejemplo, indican que los hongos están más estrechamente emparentados con los animales que con las plantas (fig. 25-2). Por el contrario, el DNA en la mitocondria (mtDNA) evoluciona de forma relativamente rápida y puede utilizarse para explorar sucesos evolutivos recientes. Un equipo de investigación trazó las relaciones entre los grupos de nativos



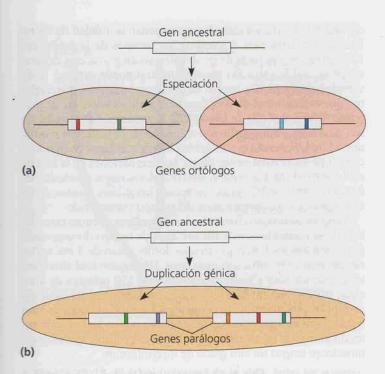


▲ Figura 25-16. La parsimonia y la analogía frente a una dificultad en la homología. Si interpretamos al corazón de cuatro cámaras de las aves y los mamíferos como homólogos en lugar de análogos y no utilizamos ninguna otra información, el árbol en (a) parece ser el más parsimonioso. Sin embargo, hay abundantes evidencias que sustentan la hipótesis de que las aves y los lagartos están más estrechamente emparentados que las aves y los mamíferos y que los corazones de cuatro cámaras evolucionaron más de una vez, para dar sustento al árbol en (b).

americanos por medio de sus secuencias de mtDNA. Los hallazgos moleculares corroboran otra evidencia de que los indios Pimas de Arizona, los Mayas de Méjico, y los Yanomanis de Venezuela están muy emparentados, por lo que descenderían de la primera de tres oleadas de inmigrantes que cruzaron el estrecho de tierra de Bering desde Asia a América hace alrededor de 13 000 años.

Duplicación de genes y familias génicas

La duplicación de genes es uno de los tipos en la evolución más importantes de mutación, debido a que incrementa el número de genes en el genoma, y proporciona oportunidades para que haya cambios evolutivos posteriores. Ahora se pueden seguir con detalle las filogenias moleculares de la duplicación de genes y la influencia de estas duplicaciones en la evolución del genoma. Estas filogenias deben explicar las duplicaciones repetidas que pro-



▲ Figura 25-17. Dos tipos de genes homólogos. Las bandas de color marcan regiones de los genes donde se han acumulado diferencias en las secuencias de base. Los genes ortólogos solo pueden divergir después de la especiación, mientras que los genes parálogos pueden divergir dentro del mismo linaje evolutivo.

dujeron familias génicas, que son grupos de genes emparentados dentro del genoma de un organismo (fig. 19-17). Al igual que los genes homólogos en diferentes especies, estos genes duplicados tienen ancestros confunes. Distinguimos estos tipos de genes homólogos por medio de nombres diferentes: genes ortólogos y genes parálogos.

El término **genes ortólogos** (del griego *orthos*, derecho) se refiere a los genes homólogos que se pasan en línea recta de una generación a la siguiente pero que han terminado en diferentes acervos génicos debido a la especiación **(fig. 25-17a)**. Los genes de la hemoglobina β en los seres humanos y en los ratones son ortólogos.

Los genes parálogos (del griego para, al lado de) resultan de la duplicación de genes, por lo que se encuentran en más de una copia en el mismo genoma (fig. 25-17b). En el capítulo 23, usted encontró un ejemplo: los genes del receptor olfativo, que han sufrido muchas duplicaciones de genes en los animales vertebrados. Los seres humanos y los ratones tienen familias enormes de más de 1 000 de estos genes parálogos.

Es posible describir la mayoría de los genes que constituyen genomas como representantes de uno de estos dos tipos de homología. Nótese que los genes ortólogos solo pueden divergir después de que haya tenido lugar la especiación, con el resultado de que los genes se encuentran en acervos génicos separados. Por ejemplo, los seres humanos y los ratones tienen un gen de hemoglobina β funcional. Estos genes cumplen funciones similares, pero sus secuencias han divergido desde el momento en que los seres humanos y los ratones tuvieron un ancestro común. Por otro lado, los genes parálogos pueden divergir incluso mientras se encuentran en el mismo acervo génico debido a que están presentes en más de una copia en el genoma. Los genes parálogos

que comprenden la familia de genes del receptor olfativo en los seres humanos han divergido entre sí durante nuestra larga historia evolutiva. Ahora especifican proteínas que confieren sensibilidad frente una amplia variedad de olores, desde los alimentos hasta las feromonas sexuales.

Evolución del genoma

Ahora que podemos comparar los genomas completos de diferentes organismos, incluyendo el nuestro, han surgido dos hechos notables. Primero, los genes ortólogos están ampliamente diseminados y pueden extenderse a través de enormes distancias evolutivas. El 99% de los genes de los seres humanos y los ratones son perceptiblemente ortólogos y el 50% de nuestros genes son ortólogos con los de la levadura. Esta notable universalidad demuestra que todos los organismos vivos comparten muchas vías bioquímicas y del desarrollo.

Y segundo, el número de genes no parece haberse incrementado a través de la duplicación en el mismo grado que la complejidad fenotípica. Los seres humanos tienen apenas cinco veces más genes que la levadura, un eucarionte unicelular simple, a pesar de que –a diferencia de las células de la levadura– tenemos un cerebro grande y complejo y un cuerpo que contiene más de 200 tipos de tejidos diferentes. Están apareciendo evidencias de que muchos genes humanos son más versátiles que los de la levadura y son capaces de desempeñar una amplia variedad de tareas en diversos tejidos del cuerpo. Frente a nosotros se extiende un enorme y excitante desafío científico: desentrañar los mecanismos que permiten esta adaptabilidad genómica.

Evaluación de conceptos



- Explique de qué forma las comparaciones entre las proteínas de dos especies pueden proporcionar información acerca de su parentesco evolutivo.
- 2. Contraste los genes ortólogos con los parálogos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 25-5

Los relojes moleculares contribuyen a trazar el tiempo evolutivo

Como mencionamos al principio de este capítulo, uno de los objetivos de la biología evolutiva es comprender las relaciones que hay entre todos los organismos vivos, incluidos aquellos para los cuales no hay fósiles. Sin embargo, cuando extendemos las filogenias moleculares más allá del registro fósil, debemos confiar en una suposición importante acerca de cómo puede suscitarse el cambio a nivel molecular.

Relojes moleculares

Recuerde nuestra afirmación previa de que los investigadores estimaron que el ancestro común de las silversword hawaianas vivió hace alrededor de 5 millones de años. ¿Cómo elaboraron es-

ta estimación? Ésta se basa en el concepto de **reloj molecular**, un patrón para medir el tiempo absoluto de cambio evolutivo basado en la observación de que algunos genes y otras regiones de genomas parecen evolucionar a velocidad constante. La suposición que subyace a los relojes moleculares es que el número de sustituciones nucleotídicas en los genes ortólogos es proporcional al tiempo transcurrido desde que las especies se ramificaron a partir de su ancestro común. En el caso de los genes parálogos, el número de sustituciones es proporcional al tiempo transcurrido desde que los genes se duplicaron .

Podemos calibrar el reloj molecular de un gen que tenía una tasa de evolución promedio fiable representando gráficamente el número de diferencias nucleotídicas en función de los tiempos de una serie de puntos de ramificación evolutivos que se conocen en función del registro fósil. Luego, la línea gráfica que representa la velocidad evolutiva de este reloj molecular puede utilizarse para estimar la fecha de episodios evolutivos que no pueden discernirse a partir del registro fósil, como el origen de las silverswords.

Por supuesto, ningún gen marca el tiempo con total precisión. De hecho, algunas porciones del genoma parecen haber evolucionado en tropezones irregulares que no habrían seguido en absoluto el ritmo regular de un reloj. E incluso los genes que parecen tener relojes moleculares fiables son precisos solo en el sentido estadístico de que muestran una tasa de cambio *promedio* bastante estable; con el tiempo, aún puede haber desviaciones aleatorias por encima y por debajo de esta tasa promedio. Por último, incluso entre los genes que son como relojes, la velocidad del reloj puede variar enormemente de un gen a otro; algunos genes evolucionan un millón de veces más rápido que otros.

Teoria neutral

La regularidad del cambio que nos permite utilizar algunos genes como relojes moleculares eleva la posibilidad de que muchos de los cambios en estas secuencias sean resultado de derivas genéticas, y que los cambios sean mayoritariamente neutrales: ni favorables ni perjudiciales a la adaptación. En la década de 1960, Jack King y Thomas Jukes, de la Universidad de California en Berkeley, y Matoo Kimura, del Instituto Nacional Japonés de Genética, publicaron estudios que sustentan esta teoría neutral: es decir, que gran parte del cambio evolutivo en los genes y proteínas no tiene efecto en la adaptabilidad y, por lo tanto, no está influido por la selección darwiniana. Kimura señaló que muchas mutaciones nuevas son dañinas y se eliminan rápidamente. Pero si la mayoría de las restantes son neutrales y tienen poco o ningún efecto en la adaptabilidad, entonces, la tasa de cambio molecular debería ser regular como un reloj. Las diferencias en la velocidad del reloj en distintos genes son una función de la importancia de cada gen. Si la secuencia exacta de aminoácidos que especifica un gen es esencial para la supervivencia, la mayoría de los cambios mutacionales serán dañinos y solo unos pocos serán neutrales. Como resultado, esos genes solamente cambian con lentitud. Pero si la secuencia exacta de aminoácidos es menos crítica, menos de las nuevas mutaciones serán dañinas y más serán neutrales. Estos genes cambian con mayor rapidez.

Las dificultades con los relojes moleculares

En realidad, el reloj molecular no funciona de forma tan estable como predice la teoría neutral. Es probable que muchas irregularidades sean resultado de la selección natural, en la cual algunos cambios de DNA se ven favorecidos en lugar de otros. En consecuencia, algunos científicos cuestionan la utilidad de los relojes moleculares para determinar los tiempos de la evolución. Su escepticismo es parte de un debate más amplio acerca del grado en el cual la variación genética neutral puede explicar la diversidad del DNA. De hecho, hay nuevas evidencias que sugieren que casi la mitad de las diferencias aminoacídicas en las proteínas de dos especies de *Drosophila*, *D. simulans y D. yakuba*, no son neutrales, sino que fueron resultado de la selección natural direccional. Sin embargo, es probable que a lo largo de períodos de tiempo extremadamente largos, las fluctuaciones en la tasa de evolución debida a la presión selectiva alcancen un promedio, de forma que incluso los genes con relojes irregulares pueden servir como marcadores aproximados del tiempo transcurrido.

Surge otra cuestión cuando los investigadores intentan extender los relojes moleculares más allá del lapso de tiempo documentado por el registro fósil. Aunque algunos fósiles datan de 3 mil millones de años atrás, éstos son muy raros. Un registro fósil abundante se extiende solo a partir de alrededor de 550 millones de años atrás, pero se han utilizado los relojes moleculares para datar divergencias evolutivas que tuvieron lugar hace mil millones de años o más. Estas estimaciones suponen que los relojes fueron constantes durante todo ese tiempo. Por lo tanto, es probable que estas estimaciones tengan un alto grado de incertidumbre.

Aplicación de un reloj molecular: el origen del HIV

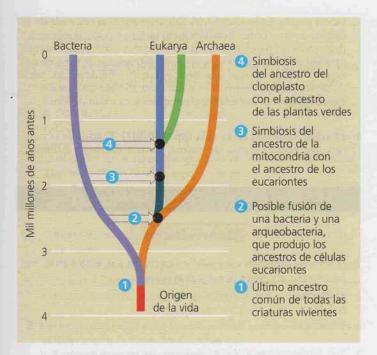
Recientemente, los investigadores del Laboratorio Nacional Los Álamos en Nuevo México utilizaron un reloj molecular para datar el origen de la infección por HIV en los seres humanos. El análisis filogenético muestra que el HIV, el virus que causa el SIDA, descendió de virus que infectaron a chimpancés y otros primates (los virus no causan ninguna enfermedad como el SIDA en huéspedes no humanos). ¿Cuándo se trasmitió el HIV a los seres humanos? No hay una respuesta simple debido a que el virus se propagó a los seres humanos más de una vez. Los orígenes múltiples del HIV están reflejados en la variedad de cepas (tipos genéticos) del virus. El material genético del HIV está constituido por RNA y, al igual que otros virus de RNA, evoluciona rápidamente.

La cepa más extendida en seres humanos es la HIV-1 M. Para localizar con precisión la infección por HIV-1 M más temprana, los investigadores compararon las muestras de los virus en diversos momentos durante la epidemia, incluida una secuencia viral parcial de 1959. Las muestras revelaron que el virus ha evolucionado de forma notablemente similar a un mecanismo de relojería desde 1959. Al realizar la extrapolación a partir de su reloj molecular, los investigadores concluyeron que la primera transmisión del HIV-1 M a los seres humanos tuvo lugar durante la década de 1930.

El árbol universal de la vida

En la década de 1960, los investigadores que descifraban el código genético descubrieron que es universal en todas las formas de vida. Dedujeron que todos los organismos actuales deben tener, en consecuencia, un ancestro común. Hoy los investigadores están aplicando la sistemática para conectar todos los organismos en un árbol de la vida (fig. 25-18).

Los investigadores utilizan dos criterios para identificar regiones de moléculas de DNA que pueden demostrar el patrón de ramificación de este árbol. Las regiones deben ser capaces de ser secuenciadas, y deben haber evolucionado tan lentamente que incluso las homologías entre organismos con un parentesco leja-



▲ Figura 25-18. El árbol universal de la vida. Todos los organismos vivos están divididos en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukaria. Los detalles de este árbol cambiarán a medida que dispongamos de nuevos datos, pero sus líneas generales parecen firmes.

no aún puedan detectarse. Los genes de rRNA, que codifican para las partes de RNA de los ribosomas, se ajustan a estos requerimientos. Puesto que los genes de rRNA son fundamentales para los trabajos de la célula, su reloj molecular corre con tanta lentitud que pueden servir como base para un árbol universal de la vida. En los capítulos siguientes analizaremos con mayor detalle este árbol, pero por el momento haremos una observación:

1. El árbol de la vida se compone de tres grandes dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. El dominio Bacteria incluye la mayor parte de los procariontes conocidos en la actualidad, entre ellos, las bacterias estrechamente emparentadas con los cloroplastos y las mitocondrias (examinaremos el origen bacteriano de estos orgánulos en el capítulo 26). El segundo dominio, Archaea, es un grupo diverso de organismos procariontes que habitan una amplia variedad de ambientes. Algunas arqueobac-

terias pueden utilizar el hidrógeno como fuente de energía, y algunas fueron las principales fuentes de los depósitos de gas natural que se encuentran en la corteza terrestre. En el capítulo 27 se exploran las bacterias y las arqueobacterias con mayor detalle. El tercer dominio, Eukarya, está compuesto por todos los organismos que poseen células con un núcleo verdadero. Este dominio incluye los numerosos grupos de organismos unicelulares, al igual que las plantas multicelulares, los hongos y los animales, y se tratará en los capítulos 28 a 34.

2. La historia inicial de estos tres dominios aún no está clara. Las comparaciones de genomas completos de los tres dominios muestran que, en especial durante la historia primitiva de la vida, hubo intercambios sustanciales de genes entre los organismos de los diferentes dominios. Esto tuvo lugar mediante la transferencia génica horizontal, en la cual los genes son transferidos de un genoma a otro a través de mecanismos como los elementos transponibles, y quizás a través de fusiones de organismos diferentes. El primer eucarionte pudo haber surgido a través de estas fusiones entre una bacteria ancestral y una arqueobacteria ancestral. Debido a que los árboles filogenéticos se basan en la suposición de que los genes pasan verticalmente de una generación a la siguiente, la ocurrencia de esos sucesos horizontales significa que los árboles universales construidos a partir de diferentes genes con frecuencia dan resultados incompatibles, en particular, cerca de la raíz del árbol. Como resultado, los detalles del árbol se revisan continuamente. Sin embargo, la división en tres grandes dominios ha permanecido segura desde que los sistemáticos vislumbraron por primera vez la forma global del árbol universal.

En la siguiente unidad de capítulos exploraremos la historia de la diversidad biológica y su variedad actual. Nuestro estudio se basará en los conceptos de evolución y sistemática que ha aprendido en esta unidad.

Evaluación de conceptos 🚄

- ¿Qué es un reloj molecular? ¿Qué suposición subyace al uso de un reloj molecular?
- Explique como pudieron ocurrir numerosos cambios de bases en el DNA y no tener ningún efecto en la adaptabilidad de un organismo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 25

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



Las filogenias se basan en los ancestros comunes inferidos a partir de la evidencia fósil, morfológica y molecular

- El registro fósil (p. 492). El registro fósil se basa en organismos fósiles preservados en los estratos geológicos de diferentes edades y revelan características ancestrales que pueden haberse perdido.
- ▶ Homologías morfológicas y moleculares (pp. 492-495). Es probable que los organismos que comparten morfologías muy similares o secuencias de DNA estén más estrechamente emparentados que los organismos con estructuras muy diferentes y secuencias genéticas. Pero la homología (similitud debida al ancestro común) debe clasificarse a partir de la analogía (similitud debida a la evolución convergente).

W.W.W.

Concepto 25-2

La sistemática filogenética conecta la clasificación con la historia evolutiva

- Nomenclatura binomial (p. 495). El sistema de Linneo otorga a los organismos un nombre de dos partes: un género más un epíteto espectífico.
- Clasificación jerárquica (pp. 495-496). Linneo introdujo un sistema para agrupar especies en categorías cada vez más amplias.
- Vinculación entre clasificación y filogenia (pp. 496-497). Los sistemáticos representan las relaciones evolutivas como árboles filogenéticos, que pueden basarse en diversos tipos de evidencia.



La sistemática filogenética describe la construcción de árboles filogenéticos basados en características compartidas

- ➤ Cladística (pp. 497-498). Un clado es una agrupación monofilética de especies que incluye una especie ancestral y todos sus descendientes. En el análisis cladístico, los clados se definen por sus novedades evolutivas, o caracteres derivados compartidos. Éstos se identifican por medio de la comparación de especies del grupo interno con una especie de un grupo externo que no tiene el carácter derivado compartido.
- Árboles filogenéticos y datación (pp. 498-499). En los filogramas, la longitud de una rama refleja el número de cambios evolutivos en ese linaje. Los árboles ultramétricos ubican los puntos de ramificación evolutiva en el contexto del tiempo geológico.
- Máxima parsimonia y máxima probabilidad (pp. 499-501). Entre las hipótesis filogenéticas, el árbol más parsimonioso es el que requiere menos cambios evolutivos, y el más probable es el que se basa en el patrón de cambios más probable.
- Árboles filogenéticos como hipótesis (pp. 501-504). Las mejores hipótesis filogenéticas son las que concuerdan con la mayoría de la información: morfológica, molecular y fósil.



Gran parte de la historia evolutiva de un organismo está documentada en su genoma

- Duplicación de genes y familias génicas (pp. 504-505). Los genes ortólogos, que se encuentran en una única copia en el genoma, pueden divergir solo después de la especiación. Los genes parálogos surgen a través de la duplicación dentro de un genoma y pueden divergir dentro de un clado; a menudo agregan funciones nuevas.
- Evolución del genoma (p. 505). Con frecuencia, los genes ortólogos son compartidos por especies relacionadas de forma distante. La variación relativamente pequeña en el número total de genes en los organismos de complejidad variable indica que los genes de los organismos complejos son muy versátiles y que cada gen puede realizar muchas funciones.



Los relojes moleculares contribuyen a trazar el tiempo evolutivo

Relojes moleculares (pp. 505-506). Las secuencias de bases de algunas regiones del DNA cambian a una velocidad suficientemente consistente como para permitir la datación de episodios en la evolución pasada. Estos relojes moleculares pueden ser resultado de la fijación de mutaciones neutrales, pero incluso cuando la selección desempeña un papel, muchos genes tienden a cambiar de una manera tan uniforme como el ritmo de un mecanismo de relojería a lo largo de extensos períodos de tiempo. Los investigadores han medido algunos relojes moleculares y han mostrado que son notablemente constantes. Sin embargo, otros genes, cambian de forma menos predecible.

El árbol universal de la vida (pp. 506-507). El árbol de la vida tiene tres grandes clados (dominios): Bacteria, Archaea y Eukarya.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Si los seres humanos y los pandas pertenecen a la misma clase, entonces también deben pertenecer al mismo:
 - a. Orden.
- d. género
- b. Filo.
- e. especie.
- c. Familia.
- Tres especies vivas X, Y y Z comparten un ancestro común T, al igual que las especies extintas U y V. Un grupo de especies T, X, Y y Z constituyen:
 - a. Un taxón válido.
 - b. Un clado monofilético.
 - c. Un agrupamiento monofilético.
 - d. Un agrupamiento polifilético.
 - e. Un grupo interno para comparar con la especie U como grupo externo.
- 3. En una comparación de aves con mamíferos, tener cuatro apéndices es:
 - a. Un carácter primitivo compartido.
 - b. Un carácter derivado compartido.
 - c. Un carácter útil para distinguir a las aves de los mamíferos.
 - d. Un ejemplo de analogía más que de homología.
 - e. Un carácter útil para clasificar especies de aves.
- 4. ¿Cómo se aplicaría el principio de parsimonia a la construcción de un árbol filogenético?
 - a. Eligiendo un árbol que suponga que todos los cambios evolutivos son igualmente probables.
 - b. Eligiendo el árbol en el cual los puntos de ramificación se basan en tantos caracteres derivados como sea posible.
 - c. Basando los árboles filogenéticos solo en el registro fósil, puesto que éste proporciona la explicación más simple para la evolución.
 - d. Eligiendo el árbol que represente los menores cambios evolutivos, bien en las secuencias de DNA o en la morfología.
 - e. Eligiendo el árbol con el menor número de puntos de ramificación.
- 5. ¿Cuál seria la mejor fuente de información para determinar las relaciones filogenéticas de los linajes de los protistas que divergieron hace cientos de millones de años?
 - a. Fósiles del eón Proterozoico.
 - b. Caracteres morfológicos que son compartidos y derivados.
 - Secuencias de aminoácidos de sus diversas moléculas de clorofila.

- d. Secuencias de mtDNA.
- e. Secuencias génicas de rRNA.
- 6. Si fuera a utilizar análisis cladísticos para constituir un árbol filogénico de gatos, ¿cuál de los siguientes sería el mejor grupo externo?
 - a. León
- d. Guepardo
- b. Gato doméstico
- e. Tigre
- c. Lobo
- 7. ¿Cuál de los datos siguientes sería más útil para construir árboles filogenéticos para diversas especies de peces?
 - a. Varias características análogas compartidas por todos los peces.
 - b. Una única característica homóloga compartida por todos los peces.
 - c. El grado total de similitud morfológica entre diversas especies de peces.
 - d. Varias características que se piensa que evolucionaron después de que diferentes peces divergieron entre sí.
 - e. Una única característica que es diferente en todos los peces.
- 8. Las longitudes relativas de las ramas de los anfibios y los ratones en el filograma de la figura 25-12 indica que
 - a. Los anfibios evolucionaron antes que los ratones.
 - b. Los ratones evolucionaron antes que los anfibios.
 - c. Los genes de anfibios y ratones sólo tienen homoplasias coincidentes.
 - d. El gen homólogo evolucionó con mayor rapidez en los anfibios.
 - e. El gen homólogo evolucionó con mayor rapidez en los ratones.
- 9. Seleccione el par de genes ortólogos de la siguiente lista:
 - a. Hemoglobina α humana y genes de hemoglobina α del chimpancé.
 - b. Dos alelos del gen de la hemoglobina α humana.
 - c. Gen de insulina de ratón y gen de tipo de apareamiento de la le-
 - d. Dos genes de receptores olfativos de rata.
 - e. Las copias múltiples de genes de rRNA en un genoma eucarionte.
- 10. La reciente estimación de que el HIV-1 M se transmitió por primera vez de los chimpancés a los seres humanos en la década de 1930 se basa en:
 - a. La primera evidencia clínica del SIDA registrada en los registros locales de una villa en África.

- b. Un reloj molecular que utilizó cambios en las secuencias de un gen de HIV extraído como muestra de pacientes durante los últimos 40 años para proyectar hacia atrás hasta un origen estimado.
- c. Una comparación de genes homólogos en el HIV encontrado en los chimpancés y en los seres humanos.
- d. Una explicación parsimoniosa de la relación evolutiva entre las diversas cepas de virus encontradas en los seres humanos hasta el día de hoy.
- e. El descubrimiento de HIV en una muestra de sangre de la década de 1930.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Darwin sugirió observar a los parientes de especies cercanas para saber cómo pudieron haber sido sus ancestros. ¿Por qué esta sugerencia anticipó el uso de grupos externos en los análisis cladísticos?

Problemas científicos

Algunos cambios en los nucleótidos causan sustituciones de aminoácidos en las proteínas codificadas (cambios no sinónimos), y otros no (cambios sinónimos). En una comparación de genes de roedores y de seres humanos, se descubrió que los roedores acumulan cambios sinónimos 2 veces más rápido que los seres humanos, y sustituciones no sinónimas 1,3 veces más rápido. ¿Qué factores pueden explicar esta diferencia? ¿De qué manera esta información complica el uso de relojes moleculares para datar los sucesos evolutivos?

Ciencia, tecnología y sociedad

La capacidad para comparar los genomas ha abierto nuevas avenidas en la investigación médica. Debido a que los seres humanos y los ratones comparten tantos genes ortólogos es posible deducir la función de los genes en los seres humanos al "inactivar" los genes ortólogos correspondientes en los ratones. ¿A qué aplicaciones médicas puede conducir esta investigación? ¿Cuáles pueden ser las consecuencias de estos descubrimientos para la sociedad?

La historia evolutiva de la diversidad biológica



una entrevista con Linda Graham

La profesora Linda Graham viaja por el tiempo. Al examinar los fósiles de las plantas más primitivas y sus parientes vivos más cercanos a través del microscopio, la doctora Graham se remonta a quinientos millones de años atras para investigar un avance primordial en la historia de la vida: el origen de las plantas terrestres a partir de su ancestro, el alga acuática. Esas plantas primitivas fueron las primeras criaturas microscópicas sobre la tierra. Además de su investigación acerca del origen y la diversificación temprana de las plantas terrestres, Graham y sus alumnos estudian la forma en que las plantas, en especial los musgos, aún tienen un impacto enorme sobre la biosfera actual. La doctora Graham, que es profesora de estudios botánicos y ambientales en la Universidad de Wisconsin-Madison, también está muy dotada para la enseñanza y en la entrevista que sigue explica los motivos por los que el estudio de la diversidad biológica es una parte importante de vuestra educación.

¿Cuál es el ancestro de las plantas terrestres?

Las plantas se originaron a partir de un grupo particular de algas verdes conocidas como las caroficeas. Hay evidencias muy fuertes a favor de que estos ancestros ya habían adquirido cierto grado de complejidad y que eran capaces de ramificarse. También tenían ciertas complejidades reproductivas que probablemente también fueron heredadas por las plantas terrestres más primitivas.

¿Hace cuánto tiempo que se originaron las plantas terrestres a partir de las algas?

El origen de las plantas terrestres aún es, en cierta medida, controversial en cuanto al tiempo. La comunidad paleobotánica cree que existen plantas sobre la superficie terrestre desde hace cerca de 475 millones de años. Esta conclusión se basa en evidencias de esporas fósiles y otros tipos de materia fosilizada de las plan-

tas. Sin embargo, algunos de mis colegas han hallado esporas fósiles que creen que se originaron de las plantas terrestres que vivieron hace 500 millones de años, a mediados del período Cámbrico. Predigo que en el futuro extenderemos el origen de las plantas terrestres hacia atrás hasta al menos la mitad del período Cámbrico, y quizás aún más.

¿Qué plantas vivas piensa que son más similares a las plantas terrestres más primitivas?

La evidencia molecular indica que las briófitas -hepáticas, antocerotes y musgos- son las ramas más antiguas del reino vegetal. Sin embargo, todavía nadie había encontrado fósiles completos de plantas similares a las briófitas que fueran más antiguos que los fósiles de las plantas vasculares primitivas -plantas con venas que transportan agua y nutrientes- las cuales, según la información molecular, divergieron después de las briófitas. Eso simplemente no tenía sentido. La explicación convencional de la ausencia de fósiles de briófitas primitivas era que simplemente no se conservaban bien. Sin embargo, yo sabía que las briófitas producían esporas y sospechaba que también producían otros materiales resistentes. Por tanto, queríamos evaluar la idea de que las briófitas tienen materiales que podrían fosilizarse.

¿Cómo lo hicieron?

Utilizamos dos técnicas para intentar imitar los efectos de la degradación que ocurrirían cuando una planta muere, cae en el agua y se degrada parcialmente por acción microbiana. Primero, tratamos al material de briófita viva con una técnica muy potente conocida como acetólisis que combina el calor intenso con ácidos fuertes. Ésta es la misma técnica que los paleobotánicos utilizan para extraer esporas de las rocas. Formulamos la hipótesis de que cualquier material vegetal que sobreviviera a un tratamiento tan potente era fosilizable y debería aparecer en un registro fósil. Algunos de nuestros colegas argumentaron que, en realidad, podríamos estar generando materiales resistentes mediante ese tratamiento tan extremo. Así que agregamos técnicas rotativas a nuestro

repertorio. Dejariamos nuestro material de briófita viva en suelo húmedo durante meses, y luego recuperaríamos el material y veríamos qué había quedado. De forma sorprendente, los mismos tipos de materiales de briófita resistente que soportaron la acetólisis también sobrevivieron al proceso más suave de descomposición. Y de forma sorprendente, los pequeños elementos que sobrevivieron a la descomposición y a la acetólisis tenían el aspecto de ciertos fósiles fragmentados de origen ancestral que la gente simplemente no reconocía como materia vegetal.

¿Y algunos de estos fragmentos fósiles son más antiguos que las plantas vasculares?

Sí. Esos restos fósiles fragmentados que se componen de esporas, estructuras similares a tubos, y trozos de láminas celulares eran mucho más antiguos que los fósiles de plantas vasculares. Por ello, pensamos que nuestro trabajo ayuda a cimentar la idea de que, efectivamente había plantas similares a las briófitas antes del origen de las plantas vasculares, como indican los datos moleculares.

¿De qué forma la diseminación de estas plantas terrestres primitivas cambió la biosfera?

Primero, ayudaron a producir suelos primitivos. Incluso las plantas más primitivas tenían algunos materiales orgánicos que no eran fácilmente degradados por los microorganismos, por lo que estos materiales constituyeron una capa orgánica en el suelo. Segundo, por medio de esta conversión fotosintética de dióxido de carbono a materiales orgánicos resistentes, las plantas primitivas comenzaron a reducir las cantidades de CO, en la atmósfera. Así, comenzó una tendencia que culminó en el menor nivel histórico de CO2 como resultado de las plantas leñosas primitivas de los pantanos de carbón durante el período Carbonífero. Además, al producir ácidos orgánicos, las plantas primitivas, probablemente, liberaron fosfato a partir del suelo, y el agotamiento del fosfato habría estimulado el crecimiento de microorganismos fotosintéticos en los ecosistemas marinos y de agua dulce. Finalmente, las plantas

terrestres primitivas establecieron ecosistemas terrestres que, con el tiempo, tuvieron suficiente productividad orgánica para sustentar a los animales terrestres primigenios a través de las cadenas alimenticias.

Además de su interés en el origen de las plantas terrestres también estudia la ecología de las turberas. ¿Qué son las turberas y por qué son tan importantes?

Las turberas son pantanos en los que la planta dominante es el Sphagnum o "musgo de pantano". Éste es un musgo particularmente importante porque es un ingeniero ecológico. El Sphagnum de las turberas absorbe cantidades masivas de CO2 de la atmósfera y lo almacena en materiales orgánicos que no son descompuestos con facilidad por los microorganismos, de forma similar a las briófitas primitivas de las que habláblamos antes. Las turberas son muy numerosas en el hemisferio norte; mucho más de lo que la gente sabe debido a que los lodazales se encuentran en regiones del norte que no están densamente pobladas. Áreas muy extensas de Norteamérica, Europa, y Asia están cubiertas por vastas llanuras de turba que almacenan una enorme cantidad de carbono. Al ayudar a regular el CO, atmosférico, que es un gas de invernadero, las turberas funcionan como un termostato global. El musgo ayuda a estabilizar el clima. Si la temperatura se eleva un poco, se facilitará el crecimiento del musgo, que obtendrá más CO, de la atmósfera y ayudará a enfriar el planeta. Si hace mucho frío, el musgo no crecerá tanto y habrá una liberación de CO, a causa de la degradación microbiana que ayudará a calentar el ambiente. Así que deberíamos estar agradecidos a las vastas tierras de turba que llevan a cabo esta función de termostato en nuestro planeta.

¿Y cómo estamos tratando a este importante ecosistema de las turberas?

Los ecologistas que estudian las turberas están preocupados por la alteración de las turberas debido a la minería o para usos agrícolas, como la producción de arándano. Al reducir el área de las turberas, que desempeña un papel importante en la regulación del clima, podríamos estar acelerando el calentamiento global.

¿Doctora Graham, cómo se inició en la ciencia, y cómo adquirió este interés en las plantas?

Tuve profesores maravillosos en la enseñanza primaria y secundaria; ellos estimularon mi interés en la ciencia. En particular, tuve una profesora de química que era un modelo maravilloso a imitar. Era inteligente y estaba segura de sí misma, y durante sus clases comencé a pensar en ser científica también. Siempre me sentí atraída por los microscopios y fui capaz de ver las maravillas de las intrincadas estructuras. Las plantas tienen una organización interna muy interesante y sus parientes, las algas, también son muy hermosas bajo un microscopio. Así que mi interés específico en las plantas provino, principalmente, de mi fascinación con la estructura microscópica.

¿Y cómo se centró esa fascinación en el origen de las plantas terrestres?

Ése fue un acontecimiento fundamental que ocurrió mientras estudiaba un examen final de botánica en la Universidad de Washington en St. Louis. Uno de los temas del examen era los ciclos de vida de las plantas, que tienen una alternación de generaciones multicelulares haploides y diploides. El enigma de cómo se originó este complejo ciclo de vida estimuló mi

curiosidad acerca de la evolución de las plantas a partir de sus ancestros, las algas.

¿Por qué piensa que es importante para los estudiantes del primer año de biología conocer de la diversidad de la vida, incluidas las plantas, aún si piensan especializarse en biología molecular o celular o planean ir a la facultad de Medicina?

Una razón por la que incluimos la diversidad biológica en nuestro plan de estudios en la Universidad de Wisconsin es que reconocemos que éste puede ser el único momento en la educación de los estudiantes de biología en el que estarán en contacto con la diversidad de los organismos. Y reconocemos que la diversidad biológica es importante para el público general, debido a su impacto en la salud humana. A medida que los estudiantes conocen a los procariontes, los protistas, las plantas, los hongos y los animales, entre ellos, los invertebrados, comienzan a ver la forma en que estos diversos organismos desempeñan papeles esenciales en los ecosistemas. Y en última instancia, nuestra propia salud depende de la salud de los ecosistemas que sustentan a los seres humanos con bienes preciosos como el agua limpia y el aire puro.

¿En qué otro punto importante hace hincapié en sus cursos de primer año?

Creo que uno de los aspectos más importantes de la biología es la conexión que tiene lugar entre los diferentes enfoques jerárquicos. Por ejemplo, comprender los procesos moleculares y las estructuras nos dice mucho acerca de los procesos a nivel del organismo y también a nivel ecológico. Creo que lo que puedo aportarle a los biólogos principiantes es el interés por el pensamiento integrador y el pensamiento a través de los niveles jerárquicos. Por esto, en mis clases intento indicar que el conocimiento biológico no está compartimentado, sino que cada tema está estrechamente conectado con otras áreas de investigación biológica. También aliento a los estudiantes de primer año a pensar en grandes temas y hacerse grandes preguntas; incluso aunque estas grandes preguntas no puedan responderse mediante la aplicación de un solo experimento o un único conjunto de observaciones. Existen muchas preguntas en mi área de investigación personal, desde el origen de las plantas hasta el origen de la vida, que parecen no tener respuesta porque sucedieron hace tanto tiempo que no podemos realizar observaciones directas. Pero incentivaría a los estudiantes a confiar en que podremos dar respuesta a estas preguntas mediante la deducción y el pensamiento integrador. Pensar en grande y no prestar demasiada atención a los detalles de un sistema en particular será útil para entender toda la biología.

Al ayudar a regular el CO₂ atmosférico, que es un gas de invernadero, las turberas funcionan como un termostato global. El musgo ayuda a estabilizar el clima.



El árbol de la vida Una introducción a la diversidad biológica



▲ Fig. 26-1. Una concepción artística de la Tierra hace 3 000 millones de años.

Conceptos clave

- **26-1** Las condiciones primitivas en la Tierra posibilitaron el origen de la vida
- **26-2** El registro fósil es una crónica de la vida sobre la Tierra
- **26-3** A medida que los procariontes evolucionaron, explotaron y modificaron la Tierra primitiva
- 26-4 Las células eucariontes se originaron a partir de la simbiosis y del intercambio genético entre los procariontes
- 26-5 La multicelularidad evolucionó varias veces en los eucariontes
- 26-6 La nueva información ha producido una revisión de nuestra comprensión del árbol de la vida

Panorama general

Vida cambiante en una Tierra cambiante

a vida es un todo que se extiende desde los organismos más primitivos hasta la gran variedad de especies que existen hoy en día. En esta unidad revisaremos la diversidad de la vida y trazaremos la evolución de esta diversidad.

Uno de los temas de este libro es la interacción entre los organismos y sus ambientes (véase cap. 1). A lo largo de esta unidad veremos ejemplos de la conexión entre la historia biológica y la historia geológica. Los acontecimientos geológicos que alteran los ambientes cambian el curso de la evolución biológica. Por ejemplo, cuando un gran lago desciende y forma varios lagos pequeños, algunas poblaciones de organismos de los lagos quedan aisladas y pueden evolucionar y dar origen a especies diferentes (véase cap. 24). De manera inversa, los seres

vivos cambian el planeta que habitan. Por ejemplo, la evolución de los organismos fotosintéticos que liberaron oxígeno al aire tuvo un impacto espectacular en la atmósfera de la Tierra (los primeros de estos organismos fueron procariontes similares a los de las densas alfombrillas que se asemejan a una fila de piedras colocadas para cruzar un arroyo como se muestra en la figura 26-1. Otro ejemplo del modo en que la vida cambia la Tierra tuvo lugar cuando las plantas se desplazaron a tierra firme, como explicó la doctora Linda Graham en la entrevista en las páginas 510-511. Mucho después, la aparición del *Homo sapiens* cambió la tierra, el agua y el aire en una escala y a una velocidad sin precedentes para una única especie. Las historias de la Tierra y la vida son inseparables.

En los capítulos de esta unidad también se subrayan coyunturas clave en la evolución que han marcado la historia de la diversidad biológica. La historia geológica y la historia biológica han sido episódicas, marcadas por lo que, en esencia, fueron revoluciones que originaron nuevas formas de vida.

El estudio histórico de cualquier tipo es una disciplina inexacta que depende de la preservación, la confiabilidad y la interpretación de los registros del pasado. El registro fósil de la vida pasada es, por lo general, cada vez menos completo, a medida que retrocedemos en el tiempo. Sin embargo, cada organismo vivo actualmente lleva trazas en sus moléculas, metabolismo y anatomía. Como vimos en la unidad cuatro, estas trazas son pistas hacia el pasado que optimizan el registro fósil. Aun así, los episodios evolutivos de mayor antigüedad generalmente son los menos claros.

Comenzaremos este capítulo abordando el origen de la vida. Este análisis es el más especulativo de toda la unidad, ya que no existe evidencia fósil de que ese episodio decisivo haya existido. Luego dirigiremos la atención hacia el registro fósil y la conexión entre los sucesos biológicos y la historia física de la Tierra. Luego, presentaremos un panorama general de los principales hitos de los 3 800 millones de años de la historia de la vida en la Tierra. Por último, consideraremos la manera en que los biólogos ahora comprenden el árbol de la vida, un preludio a la inspección de la diversidad biológica que se presenta en los capítulos 27-34.

Concepto 26-1

Las condiciones primitivas en la Tierra posibilitaron el origen de la vida

Existen cada vez más evidencias científicas de que los procesos químicos y físicos en la Tierra primitiva, ayudados por la emergente fuerza de la selección, produjeron células sencillas a través de una secuencia de cuatro etapas principales: 1) la síntesis abiótica (no viva) de pequeñas moléculas orgánicas, como los aminoácidos y los nucleótidos; 2) la unión de estas pequeñas moléculas (monómeros) en polímeros, incluidas las proteínas y los ácidos nucleicos; 3) la envoltura de estas moléculas para dar "protobiontes", gotas con membranas que tenían una química interna diferente de la de sus alrededores y 4) el origen de moléculas autorreplicantes, que, en última instancia, posibilitaron la herencia. Esta situación hipotética plantea muchas dudas, pero conduce a predicciones que pueden corroborarse en el laboratorio. En esta sección examinaremos algo de la evidencia en el caso de cada una de estas cuatro etapas.

Síntesis de compuestos orgánicos en la Tierra primitiva

La Tierra y otros planetas del sistema solar se formaron hace cerca de 4 600 millones de años, condensándose a partir de una vasta nube de polvo y rocas que rodearon al joven Sol. Es improbable que la vida se pudiera haber originado o sobrevivido en la Tierra durante los primeros cientos de millones de años debido a que el planeta aún se hallaba sujeto al bombardeo de enormes trozos de roca y hielo que quedaron de la formación del sistema solar. Las colisiones generaban suficiente calor para vaporizar toda el agua disponible y evitar que se formaran los mares, una fase que, probablemente, finalizó hace casi 3 900 millones de años. Las rocas más antiguas de la superficie de la Tierra que se conocen, ubicadas en un sitio llamado Issua, en Groenlandia, tienen 3 800 millones de años de antigüedad. Aunque la información química de estas rocas sugiere que la vida puede haber existido en aquel entonces, esta evidencia está abierta a diferentes interpretaciones, y todavía nadie ha encontrado fósiles tan

Cuando disminuyó el bombardeo de la Tierra primitiva, las condiciones en el planeta eran muy diferentes de las de hoy en día. La primera atmósfera, probablemente era densa en vapor de agua, junto con diversos componentes liberados por erupciones volcánicas, incluidos el nitrógeno y sus óxidos, dióxido de carbono, metano, amoníaco, hidrógeno y sulfuro de hidrógeno. A medida que la tierra se enfrió, el vapor de agua se condensó en océanos y gran parte del hidrógeno se escapó rápidamente al espacio.

En la década de 1920, el químico ruso A. I. Oparin y el científico británico J. B. S. Haldane postularon de forma independiente que la atmósfera primigenia de la Tierra era un medio reductor (cede electrones), en el cual, los compuestos orgánicos se podrían haberse formado a partir de moléculas simples. La energía para esta síntesis orgánica pudo provenir de la luz y la intensa radiación UV. Haldane sugirió que los océanos primigenios eran una solución de moléculas orgánicas, un "caldo primitivo" del cual surgió la vida. En 1953, Stanley Miller y Harold Urey, de la Universidad de Chicago, probaron la hipótesis

Oparin-Haldane mediante la creación de condiciones de laboratorio comparables a las que los científicos de aquel entonces pensaban que existían en la Tierra primitiva. Su aparato produjo una variedad de aminoácidos que existen en los organismos de hoy en día, junto con otros compuestos orgánicos (**fig. 26-2**; véase también fig. 4-2). Desde entonces, muchos laboratorios han repetido el experimento usando diferentes "recetas" atmosféricas. También se produjeron compuestos orgánicos en algunos de estos modelos modificados.

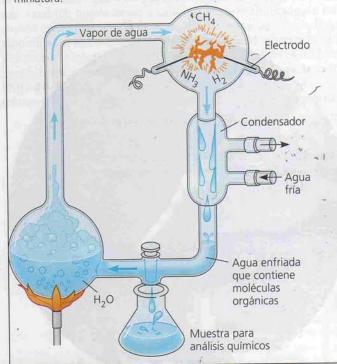
Sin embargo, está poco claro si la atmósfera de la Tierra joven contenía suficiente metano y amoníaco como para ser reduc-

Figura 26-2

receitgation ¿Se pueden formar moléculas orgánicas en una atmósfera reductora?

EXPERIMENTO

Miller y Urey montaron un sistema cerrado en su laboratorio simulando las condiciones que se pensaba habían existido en la Tierra primitiva. Un recipiente de agua caliente simuló el mar primitivo. La "atmósfera" fuertemente reductora en el sistema se componía de H₂, metano (CH₄), amoníaco (NH₃) y vapor de agua. Las chispas se descargaron en la atmósfera sintética imitando a los rayos. Un condensador enfrió la atmósfera, e hizo caer agua de lluvia y cualquier otro compuesto disuelto en el mar de miniatura.



A medida que el material circulaba a través del aparato, Miller y Urey recolectaron muestras periódicamente para ser analizadas. Identificaron una variedad de moléculas orgánicas, entre ellas, aminoácidos, como la alanina y el ácido glutámico, que son comunes en las proteínas de los organismos. También hallaron muchos otros aminoácidos e hidrocarburos oleosos complejos.

conclusión

Las moléculas orgánicas, un primer paso en el origen de la vida, pueden formarse en una atmósfera fuertemente reductora.

tora. La acumulación de evidencias sugiere que la atmósfera primitiva estaba compuesta, sobre todo, de nitrógeno y dióxido de carbono y que no era ni reductora ni oxidante (capta electrones). Los experimentos del tipo del de Miller-Urey usando estas atmósferas no produjeron moléculas orgánicas. Sin embargo, es probable que pequeños "bolsillos" de la atmósfera primigenia –quizás cerca de aberturas volcánicas—fueran reductores.

En lugar de formarse en la atmósfera, los primeros compuestos orgánicos en la Tierra pudieron haberse sintetizado cerca de volcanes sumergidos en fumarolas del fondo del mar, puntos débiles en la corteza terrestre, donde el agua caliente y los minerales emanan hacia el océano (fig. 26-3). Estas regiones también son ricas en azufre inorgánico y compuestos de hierro, que son importantes para la síntesis de ATP por los organismos modernos.

Fuentes extraterrestres de compuestos orgánicos

Algunos de los compuestos orgánicos a partir de los cuales surgió la vida en la Tierra pueden haber provenido del espacio. Entre los meteoritos que caen en la Tierra están las condritas carbonáceas, rocas con una masa constituida por un 1-2% de compuestos de carbono. Los fragmentos de una condrita carbonácea de 4 500 millones de años de antigüedad encontrada en 1969 en el sur de Australia contenían más de 80 aminoáci-



▲ Fig. 26-3. ¿Una ventana a la vida primitiva? Un instrumento montado en un brazo robótico del submarino de investigación Alvin toma muestras de agua alrededor de una fumarola hidrotérmica en el Mar de Cortés. Más de 1,5 km debajo de la superficie, la fumarola libera sulfuro de hidrógeno y sulfuro de hierro, que reaccionan y producen pirita y gas hidrógeno. Los procariontes que viven cerca de la fumarola utilizan el hidrógeno como fuente de energía. Estos, ambientes se encuentran entre los más extremos en los que existe vida actualmente, y algunos investigadores están a favor de la hipótesis de que la vida pudo haber comenzado en regiones similares de la Tierra primitiva.

dos, algunos en grandes cantidades. Sorprendentemente, las proporciones de estos aminoácidos son similares a las producidas en el experimento de Miller-Urey. Los aminoácidos de la condrita no pueden ser contaminantes de la Tierra porque se componen de una mezcla igual de isómeros L y D (véase cap. 4); los organismos utilizan sólo los isómeros L, con algunas raras excepciones. Los aminoácidos que llegaron a la Tierra primitiva a bordo de las condritas pudieron haberse agregado "caldo primitivo", pero los cálculos recientes sugieren que esta contribución, probablemente, fue pequeña.

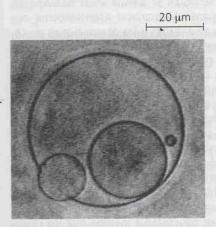
Búsqueda de claves acerca del origen de la vida afuera de la Tierra

La posibilidad de que la vida no esté restringida a la Tierra se está volviendo más accesible al análisis científico. Marte es un buen lugar para evaluar hipótesis acerca de la química en la Tierra antes de que la vida existiera (química prebiótica). Actualmente, la superficie de Marte es un desierto aparentemente sin vida, pero hay cada vez más evidencias de que hace miles, de millones de años fue relativamente cálido por un breve período de tiempo, con agua en estado líquido y una atmósfera rica en dióxido de carbono. Durante ese período, una química prebiótica similar a la de la Tierra primitiva puede haber tenido lugar en Marte. ¿Evolucionó allí la vida y luego desapareció? o ¿la química prebiótica terminó a causa de las temperaturas en disminución y la atmósfera cada vez más enrarecida antes de que pudiera desarrollarse cualquier forma de vida? Los robots exploradores están recolectando datos que pueden contestar a estas preguntas en la próxima década.

Las mediciones de la sonda espacial Galileo indican que hay agua líquida debajo de la superficie cubierta de hielo de Europa, una de las lunas de Júpiter, lo que aumenta la posibilidad de que el océano oculto de Europa pueda tener vida procarionté. Fuera de nuestro sistema solar se han hallado más de cien planetas girando alrededor de otras estrellas. Todos estos planetas son, al menos tan grandes como Júpiter, pero los observatorios espaciales planeados para las siguientes décadas podrían tener telescopios más sensibles y ser capaces de detectar planetas más pequeños y lunas de planetas más grandes. Si cualquiera de ellos tiene una señal espectroscópica fuerte de oxígeno libre en su atmósfera, podría ser evidencia de la presencia de organismos fotosintéticos productores de oxígeno. Sin embargo, en este momento, está poco claro qué propiedades atmosféricas podrían indicar la presencia de otras formas de vida.

Síntesis abiótica de polímeros

Por supuesto, las células vivas son más que una colección de aminoácidos. Cada célula tiene un vasto surtido de macromoléculas, incluidas las proteínas y los ácidos nucleicos que son esenciales para la autorreplicación, y es difícil imaginar que pueda haber vida en un medio que no contenga macromoléculas similares. Los investigadores han producido polímeros de aminoácidos introduciendo soluciones de aminoácidos en arena caliente, arcilla o roca. Los polímeros se formaron espontáneamente, sin la ayuda de enzimas o ribosomas. Pero, a diferencia de las proteínas, estos polímeros son una mezcla compleja de aminoácidos conectados y con enlaces cruzados, y cada polímero es diferente. Sin embargo, estas macromoléculas pueden haber actuado como catalizadores débiles para una variedad de reacciones en la Tierra primigenia.



(a) Reproducción simple. Este liposoma está "dando a luz" a liposomas más pequeños (MO).



(b) Metabolismo simple. Si las enzimas –en este caso, fosforilasa y amilasa- se incluyen en la solución a partir de la cual las gotas se autoensamblan, algunos liposomas pueden llevar a cabo reacciones metabólicas simples y exportar los productos.

Fig. 26-4. Versiones de protobiontes obtenidas en el laboratorio.

Protobiontes

La vida se define, en parte, por dos propiedades: la replicación exacta y el metabolismo. Ninguna de estas propiedades puede existir sin la otra. Las moléculas de DNA portan información genética, incluidas las instrucciones necesarias para replicarse a sí mismas de forma precisa. Pero la replicación de DNA requiere una maquinaria enzimática elaborada, junto con un copioso suministro de monómeros de nucleótidos que deben ser proporcionados por el metabolismo de la célula (véase cap. 16). Aunque los experimentos del tipo de Miller-Urey han producido algunas de las bases nitrogenadas del DNA y RNA, no produjeron nada parecido a los nucleótidos. Por tanto, los monómeros de los ácidos nucleicos, probablemente no eran parte del caldo orgánico primordial. Las moléculas autorreplicantes y una fuente de monómeros similar al metabolismo deben haber aparecido juntas. ¿Cómo sucedió eso?

Las condiciones necesarias pueden haber sido conseguidas por los protobiontes, agregados de moléculas producidos de forma abiótica rodeados por una membrana o una estructura similar a ésta. Los protobiontes exhiben algunas de las propiedades asociadas con la vida, incluida la reproducción simple y el metabolismo, al igual que el mantenimiento de un ambiente químico interno diferente del de sus alrededores.

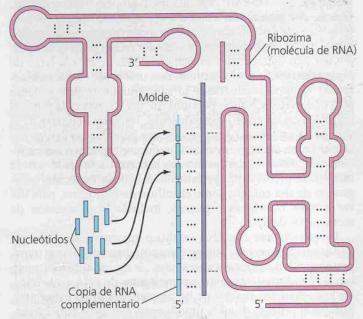
Algunos experimentos de laboratorio revelaron que los protobiontes podrían haberse formado espontáneamente a partir de compuestos orgánicos producidos de forma abiótica. Por ejemplo, las pequeñas gotas rodeadas por membrana llamadas liposomas pueden formarse cuando se agregan lípidos u otras moléculas orgánicas al agua (fig. 26-4). Las moléculas hidrófobas en la mezcla se organizan en una bicapa en la superficie de la gota, de forma similar a la de la bicapa lipídica de una membrana plasmática. Debido a que la bicapa del liposoma es selectivamente permeable, los liposomas se hinchan o se reducen osmóticamente cuando están en soluciones de diferentes concentraciones de soluto. Algunos liposomas almacenan energía en forma de potencial de membrana, un voltaje a

través de la superficie. Estos liposomas pueden descargar el voltaje de un modo similar al de una célula nerviosa; esta excitabilidad es característica de toda la vida (que no es lo mismo que decir que los liposomas están vivos, sino sólo que presentan algunas de las propiedades de la vida). Si gotas similares formadas en estanques de la Tierra primigenia incorporaron de forma aleatoria polímeros de aminoácidos conectados dentro de sus membranas, y si algunos de esos polímeros hicieron a las membranas permeables a ciertas moléculas orgánicas, entonces esas gotas pudieron haber incorporado moléculas orgánicas del ambiente de manera selectiva.

El "mundo del RNA" y los comienzos de la selección natural

El primer material genético probablemente fue el RNA, no el DNA. Thomas Cech, de la Universidad de Colorado, y

Sydney Altman, de la Universidad de Yale, encontraron que el RNA, que desempeña un papel central en la síntesis de proteínas, también puede llevar a cabo un número ilimitado de funciones catalíticas similares a las de las enzimas. Cech llamó ribozimas a estos RNA catalizadores. Algunas ribozimas pueden elaborar copias complementarias de tramos cortos de RNA, siempre que sean suplidos con monómeros de nucleótidos (fig. 26-5). Otros pueden eliminar segmentos de sí mismos (autoprocesamiento de intrones; véase capítulo 17), o bien actuar



▲ Fig. 26-5. Una ribozima capaz de replicar RNA. Esta molécula de RNA puede sintetizar una copia complementaria de otro segmento de RNA (un molde) que contenga más de 14 nucleótidos.

sobre moléculas diferentes, como el RNA de transferencia, escindiendo pedazos de estas moléculas y convirtiéndolos en completamente funcionales. Las reacciones catalizadas por ribozimas son relativamente lentas, pero las proteínas, normalmente asociadas con las ribozimas, pueden incrementar la velocidad de reacción más de mil veces.

Se ha observado que la selección natural actúa a nivel molecular en poblaciones de RNA en el laboratorio. A diferencia del DNA bicatenario, que toma la forma de una hélice uniforme, las moléculas de RNA monocatenarias asumen una variedad de formas tridimensionales específicas determinadas por sus secuencias nucleotídicas. La molécula así formada tiene tanto un genotipo (su secuencia nucleotídica) como un fenotipo (su conformación, que interactúa con las moléculas circundantes de forma específica). En un determinado ambiente, las moléculas de RNA con ciertas secuencias de base son más estables y se replican con mayor rapidez y con menos errores que otras secuencias. A partir de una diversidad de moléculas de RNA que deben competir por los monómeros para replicarse, prevalecerá la secuencia mejor adaptada a la temperatura, a la concentración salina y a otros rasgos de la solución circundante, y que tenga mayor actividad autocatalítica. Debido a los errores de copia, sus descendientes no serán una especie de un único RNA, sino que será una familia de secuencias cercanamente emparentadas. La selección proyecta mutaciones en la secuencia original y, ocasionalmente, se produce un error de copia en una molécula que se pliega para dar una forma que es incluso más estable o más proclive a la autorreplicación que la secuencia ancestral. En la Tierra primitiva pueden haberse producido sucesos de selección similares. Así, la biología molecular de hoy en día puede haber ido precedida de un "mundo de RNA", en el cual, pequeñas moléculas de RNA, portadoras de información genética, fueron capaces de replicarse y almacenar información sobre los protobiontes que las portaban.

El físico Freeman Dyson, de la Universidad de Princeton, ha sugerido que las primeras moléculas de DNA pueden haber sido secuencias cortas similares a los virus y que estas secuencias fueron asistidas en su replicación por polímeros de aminoácidos aleatorios que poseían capacidades catalíticas rudimentarias. Quizás, esta replicación temprana se produjo dentro de los protobiontes que habían acumulado grandes cantidades de monómeros orgánicos. Si algunas de estas moléculas de RNA también podían unir aminoácidos específicos de las bases a lo largo de algunas partes de sus longitudes, esta unión podría haber mantenido algunos aminoácidos lo suficientemente juntos como para conectarse y formar péptidos (de hecho, ésta es la función del rRNA en los ribosomas modernos, los sitios celulares de la síntesis de proteínas.) Algunos de estos péptidos pudieron funcionar como enzimas, ayudando a que se repliquen las moléculas de RNA, otros pudieron haberse incrustado en la membrana protobionte, permitiéndole utilizar moléculas inorgánicas de alta energía, como el sulfuro de hidrógeno, para llevar a cabo reacciones orgánicas, incluida la producción de monómeros de RNA.

Un protobionte con RNA catalítico autorreplicante diferiría de sus muchos vecinos que no transportaban RNA o que transportaban RNA sin estas cápacidades. Si ese protobionte pudo crecer, dividirse y transmitir sus moléculas de RNA a sus hijos, los hijos tendrían algunas de las propiedades de su progenitor. Aunque el primero de estos protobiontes solo debe haber transportado cantidades limitadas de información genética que codificaba unas pocas propiedades, poseía capacidad de herencia y podría haber sido efectivo por medio de la selección natural. El

más eficaz de estos protobiontes se habría incrementado en número porque eran capaces de explotar efectivamente sus recursos y transmitir sus capacidades a las generaciones posteriores. La aparición de esos protobiontes puede parecer improbable, pero recuerde que pudo haber billones de protobiontes en las masas de agua en la Tierra primitiva. Incluso los que poseían una capacidad limitada para la herencia habrían tenido una enorme ventaja sobre el resto.

Una vez que las secuencias de RNA que portaban información genética aparecieron en los protobiontes, fueron posibles muchos cambios ulteriores. Por ejemplo, el RNA podría haber proporcionado el molde sobre el cual se ensamblaron los nucleótidos de DNA. El DNA bicatenario es un depósito de información genética mucho más estable que el más frágil RNA monocatenario, y pudo replicarse con mayor precisión. La replicación exacta se transformó en una necesidad a medida que los genomas se hacían más grandes a través de la duplicación génica y otros procesos, y a medida que más propiedades de los protobiontes se codificaban en información genética. Después de la aparición del DNA, quizás las moléculas del RNA comenzaron a incorporar sus papeles modernos como intermediarios en la traducción de programas genéticos, y el "mundo del RNA" dio paso al "mundo del DNA". El escenario estaba listo para una explosión de las formas de vida dirigida por la selección natural que ha continuado hasta la actualidad.

Evaluación de conceptos 26-

- ¿Qué hipótesis probaron Miller y Urey en su experimento?
- 2. ¿Por qué es probable que la aparición de protobiontes rodeados por membranas haya sido un paso clave en el origen de la vida?
- 3. ¿Qué es un ribozima?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 26-2

El registro fósil es una crónica de la vida sobre la Tierra

Las preguntas sobre las primeras etapas del origen de la vida en la Tierra quizás nunca se contesten totalmente, debido a que, por lo que se sabe, no existe ningún registro de estos acontecimientos. Sin embargo, muchos acontecimientos posteriores están bien documentados en el registro fósil. El estudio cuidadoso de fósiles abre una ventana a la vida de los organismos que existieron hace mucho tiempo y proporciona información acerca de la evolución de la vida durante miles de millones de años.

Cómo se datan las rocas y los fósiles

Recuerde (capítulo 25) que la mayoría de los fósiles se l'encuentran en las rocas sedimentarias. Al quedar atrapados en

sedimentos, los organismos muertos quedan congelados en el tiempo como fósiles. Por tanto, los fósiles de cada estrato de roca sedimentaria son una muestra local de los organismos que existieron cuando se depositó el sedimento que formó el estra-to. Debido a que los sedimentos más jóvenes están superpuestos sobre los más viejos, este libro de páginas sedimentarias indica las edades relativas de los fósiles (fig. 25-3).

El estrato en una zona, a menudo puede correlacionarse con estratos de otra zona por la presencia de fósiles similares, conocidos como fósiles guía o fósiles característicos. Los mejores fósiles guía para correlacionar los estratos que están separados son las conchas de los organismos marinos que estaban ampliamente extendidos (fig. 26-6). Los fósiles guía revelan que es probable que en cualquier ubicación particular haya intervalos en la secuencia. Ese sitio puede haber estado por encima del nivel del mar durante ciertos períodos, y, por tanto, no se produjo sedimentación; o algunas de las capas sedimentarias que se depositaron cuando el sitio estaba sumergido pudo haber sido borrado por la erosión.

Las secuencias relativas de fósiles en los estratos rocosos nos indican el orden en el que se colocaron los fósiles, pero no nos indican sus edades. Examinar las posiciones relativas de los fósiles en los estratos es como quitar las capas de papel de una casa antigua empapelada, por la que pasaron muchos ocupantes. Usted puede determinar la secuencia en la que se aplicaron las capas, pero no el año en que se agrego cada una.

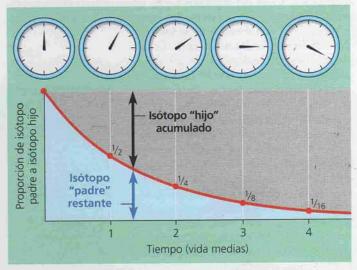
Los geólogos han desarrollado varios métodos para obtener fechas absolutas para los fósiles (datación "absoluta" no significa sin errores, sino sólo que la edad está dada en años en vez de en términos relativos como antes o después). Una de las técnicas más comunes es la datación radiométrica, que se basa en la vida media de los isótopos radioactivos. Cada isótopo radioactivo tiene una tasa de decaimiento fija. La vida media (o período de semidesintegración) de un isótopo, el número de años requerido para que la muestra original se desintegre al 50%, no se ve afectada por la temperatura, la presión, ni otras variables ambientales (fig. 26-7).

Los fósiles contienen isótopos de elementos que se acumularon en los organismos cuando estaban vivos. Por ejemplo, el carbono en un organismo vivo incluye el isótopo de carbono más común, el carbono 12, como así un isótopo radioactivo, el carbono 14. Cuando el organismo muere deja de acumular carbono y el carbono 14 contenido en el momento de la muerte comienza a desintegrarse lentamente y se convierte en otro elemento, el nitrógeno 14. Por consiguiente, al medir la proporción de carbono 14 frente al carbono total o a nitrógeno 14 en un fósil se puede determinar la edad del fósil. Con una vida media de 5 730 años, el carbono 14 es útil para datar fósiles de hasta 75 000 años de antigüedad. Los fósiles aun más antiguos todavía contienen demasiado poco carbono 14 para ser detectado por las técnicas actuales (tras de 13 vidas media, 74 490 años, un fósil contiene sólo 1/213 o un 0,012% del carbono 14 que estaba presente cuando el fósil se formó). Los isótopos radioactivos con una vida media más larga se utilizan para datar fósiles más antiguos.

Con frecuencia, los paleontólogos pueden determinar la edad de los fósiles atrapados entre dos capas de rocas volcánicas, al medir la cantidad del isótopo radioactivo potasio 40 en esas capas. El potasio 40 se desintegra formando un gas químicamente no reactivo, el argón 40, que queda atrapado en la roca. Cuando la roca se calienta durante una erupción volcánica, los restos del argón se barren, pero el potasio queda. Esto pone el reloj en cero para la desintegración del potasio 40. La relación



▲ Fig. 26-6. Fósiles guía. Los animales con concha llamados braquiópodos fueron extremadamente abundantes en los mares antiguos. Sus fósiles son indicadores útiles de las edades relativas de los estratos de roca en diferentes ubicaciones.



▲ Fig. 26-7. Datación radiométrica. Un isótopo radioactivo "padre" se desintegra dando un isótopo "hijo" a una velocidad constante. La tasa de desintegración se expresa mediante la vida media, el tiempo necesario para que decaiga el 50% del isótopo padre (en este diagrama, cada división de la cara del reloj representa una vida media). Cada tipo de isótopo radioactivo tiene una vida media característica. Por ejemplo, el carbono 14 decae de forma relativamente rápida y tiene una vida media de 5 730 años; el uranio-238 decae de forma lenta y tiene una vida media de 4 500 millones de años.

actual de potasio 40 a argón 40 en una capa de roca volcánica da una estimación del momento de formación de la capa. Por tanto, si se encuentran fósiles en una capa sedimentaria entre dos capas volcánicas que tienen entre 530 y 520 millones de años de antigüedad, podemos deducir que los fósiles provienen de organismos que vivieron hace 525 millones de años.

El magnetismo de rocas también puede proporcionar información para la datación. Durante la formación de roca volcánica o sedimentaria, las partículas de hierro en la roca se alinean con respecto al campo magnético de la Tierra. Cuando la roca se endurece, su orientación se congela en el tiempo. Al medir el magnetismo de las rocas con un dispositivo llamado magnetómetro, los geólogos han determinado que los polos norte y sur de la Tierra se han invertido repetidamente en el pasado. Debido a que esta **inversión magnética** afecta a todo el planeta, dejaron su registro en las rocas de todo el mundo. Por tanto, los patrones de inversión magnética en una ubicación pueden hacerse coincidir con patrones correspondientes en cualquier otro lugar, con el objeto de datar las rocas cuando no hay otros métodos disponibles.

El registro geológico

Los geólogos han establecido un registro geológico de la historia de la Tierra, que se divide en tres eones (cuadro 26-1). Los primeros dos eones –el Arqueozoico y el Proterozoico-duraron aproximadamente 4 mil millones de años. Con frecuencia, a estos dos eones se les denomina colectivamente como el Precámbrico. El eón Fanerozoico, aproximadamente los últimos quinientos millones de años, abarca la mayor parte del tiempo que existió la vida eucarionte en la Tierra, y, a su vez, está dividido en tres eras: el Paleozoico, el Mesozoico y el Cenozoico. Cada era representa una época diferente en la historia y en la vida de la Tierra. Por ejemplo, a la era Mesozoica,

a veces, se la denomina "era de los reptiles" debido a la abundancia de fósiles de reptiles, incluidos los de los dinosaurios. Los límites entre las eras se corresponden con épocas de extinciones masivas claramente visibles en el registro fósil, cuando muchas formas de vida desaparecieron y fueron reemplazadas por formas que evolucionaron a partir de los supervivientes.

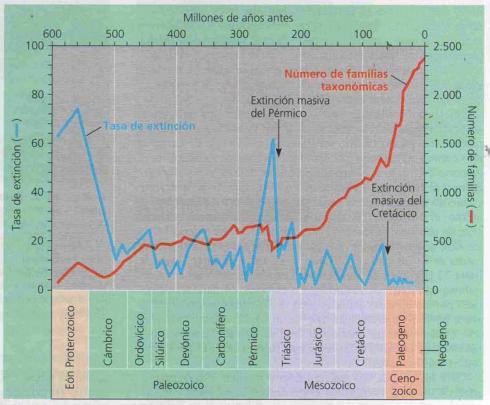
Las extinciones menores también marcan los límites de muchos de los períodos en los que se dividió cada era. Los períodos están aún más divididos en intervalos denominados épocas. En el cuadro 26-1 se enumeran las épocas de la era actual, el Cenozoico.

Extinciones masivas

Una especie puede extingüirse por muchas razones. Su hábitat puede haber sido destruido, o su ambiente pudo haber ido cambiando en úna dirección desfavorable para las especies. Si la temperatura de los océanos desciende incluso sólo algunos grados, perecerán muchas especies que hasta ese momento estaban bien adaptadas. Aun si los factores físicos del ambiente permanecen estables, los factores biológicos pueden cambiar; el ambiente en el que una especie vive incluye los otros organismos que viven en él, y es probable que el cambio evolutivo en una especie impacte en otras.

El registro fósil relata la crónica de numerosas ocasiones en las que los cambios ambientales globales fueron tan rápidos y perjudiciales que una mayoría de especies se extinguieron (fig. 26-8). Esas extinciones masivas se conocen, principalmente, por la desaparición de animales con partes duras que vivieron en mares poco profundos, los organismos para los cuales el registro fósil es más completo. Dos extinciones masivas -la del Pérmico y el Cretácico- han recibido la mayor atención. La extinción del Pérmico, que define el límite entre las eras Paleozoica y Mesozoica, acabó con el 96% de las especies de animales marinos. La vida terrestre también se vio afectada. Por ejemplo, 8 de los 27 órdenes de insectos fueron eliminados. Esta extinción masiva tuvo lugar en menos de 5 millones de años, posiblemente, mucho menos, un instante en el contexto del tiempo geológico. La extinción masiva del Cretácico hace 65 millones de años, que marca el límite entre las eras Mesozoica y Cenozoica, condenó a más de la mitad de todas las especies marinas y exterminó muchas familias de plantas y animales terrestres, incluyendo la mayoría de los dinosaurios.

La extinción masiva del Pérmico tuvo lugar en un momento de enormes erupciones volcánicas en lo que hoy es Siberia, lo que constituyó el episodio más extremo de vulcanismo durante los últimos quinientos millones de años. Además de arrojar lava y cenizas a la atmósfera, las erupciones pueden haber producido suficiente dióxido de carbono para calentar todo el planeta. Las reducidas diferencias de temperatura entre el Ecuador y los polos habrían disminuido la mezcla de agua del océano,



▲ Fig. 26-8. Diversidad de la vida y períodos de extinción masiva. El registro fósil de los organismos terrestres y marinos revela un incremento general en la diversidad de los organismos a lo largo del tiempo (línea roja y eje vertical derecho). Las extinciones masivas, representadas por picos en la tasa de extinción (línea azul y eje vertical izquierdo) interrumpen la acumulación de la diversidad. La tasa de extinción es el porcentaje estimado de familias taxonómicas existentes que desaparecieron en cada período de tiempo geológico.

uración ativa de s eones	Era	Período	Época	Era (millones de años antes)	Algunos sucesos importantes en la historia de la vida	The Hare permitted that the second se
Fanero-		Neogeno	Holoceno	0,01		
			Pleistoceno	1,8		
zoico			Plioceno	5,3		, A
			Mioceno			***
	Cenozoica	Paleogeno	Ol:	23		
			Oligoceno	33,9		2
			Eoceno	33,7		
				55,8		
			Paleoceno			39
	1			65,5		
otero- zoico		Cretácico				
ZOICO				145,5	politica reference a	The state of the s
	Mesozoica	Jurásico				-
1	1			199,6		A.
	100000000000000000000000000000000000000	Triásico				
				251		
		Pérmico '				15
	00 100 100 100			299		
		Carbonífero				THE STATE OF
1				359,2		
1	Paleozoica	Devónico				5
Arqueo- zoico				416		VIN/N
	1 1000000	Silúrico				
	THE REAL	Ordovícico		443,7		ŧ
	The second	Ordovicico		488,3		
		Cámbrico				THE REAL PROPERTY AND ADDRESS OF THE PERTY ADDRESS OF THE PERTY AND ADDRESS OF THE PERTY ADDR
	Denti est			542		
	\ EEEE			600		(II)-48-49
				2 200	0	153
				2 500		
				2 700		
				3 500		
				3 800 c. 4 600		

que a su vez habría reducido la cantidad de oxígeno disponible para los organismos marinos. Un déficit de oxígeno en los océanos pudo haber desempeñado un papel importante en la extinción del Pérmico.

Una clave para una posible causa de la extinción masiva del Cretácico es una fina capa de arcilla enriquecida de iridio que separa los sedimentos de las eras Mesozoica y Cenozoica. El iridio es un elemento muy raro en la Tierra, pero común en muchos de los meteoritos y otros objetos extraterrestres que, ocasionalmente, caen a la Tierra. Walter y Luis Álvarez y sus colegas de la Universidad de California propusieron que esta arcilla es lluvia radioactiva de una enorme nube de restos que se esparció en la atmósfera cuando un asteroide o un cometa grande colisionó con la Tierra. Esta nube pudo haber bloqueado la luz solar y perturbado el clima global durante varios meses.

¿Dónde colisionó el asteroide o cometa? Los investigadores se han centrado en el cráter Chicxulub, una cicatriz de 65 millones de años de antigüedad que está debajo de los sedimentos situados cerca de la costa de Yucatán en México (fig. 26-9). Al tener 180 km de diámetro, el cráter tiene el tamaño justo para haber sido producido por un objeto con un diámetro de 10 km.

La evaluación crítica de diversas hipótesis para ésta y otras extinciones en masa continúa. En el momento de la extinción masiva del Cretáceo hubo un pico de incremento en la actividad volcánica en lo que hoy es la India. ¿Fue desencadenado este pico por el impacto de Chicxulub? Algunos científicos plantearon la hipótesis de que el vulcanismo en Siberia, que coincidió con la extinción masiva del Pérmico, también tuvo un desencadenante extraterrestre. Evidencias recientes sugieren que pudo haber un enorme impacto de meteorito cerca de la

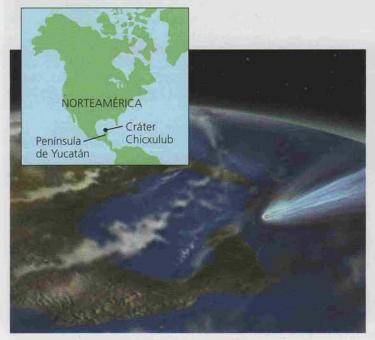
costa de Australia en aquel momento. Sin embargo, esta interpretación es controvertida, en parte debido a que no se ha detectado una capa rica en iridio en las rocas permianas. De forma alternativa, un asteroide que no dio en el blanco por muy poco, o el golpe oblicuo de un asteroide o de otro cuerpo pudieron haber bastado para acelerar la actividad volcánica.

Aún queda mucho por aprender sobre las causas de las extinciones masivas, pero está claro que proporcionan oportunidades sin parangón para que la vida genere radiaciones adaptativas en nichos ecológicos recientemente desalojados. En el resto de este capítulo consideraremos algunos de los principales sucesos de la historia de la vida. La **figura 26-10** utiliza una analogía de un reloj para colocar estos sucesos en el contexto del tiempo geológico. Este reloj reaparecerá en diversos puntos en el capítulo como un recordatorio rápido del momento en que tuvieron lugar los acontecimientos que se están abordando.

Evaluación de conceptos

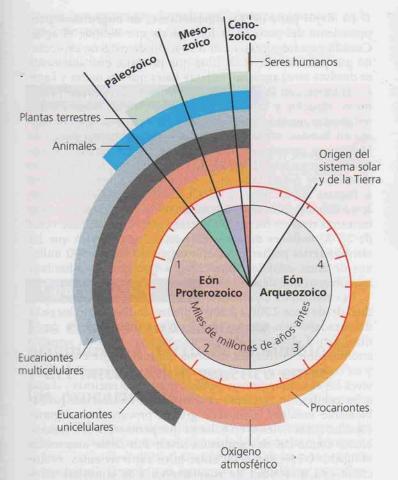
- Sus mediciones indican que un cráneo fosilizado que desenterró tiene una proporción de carbono 14/carbono 12 de cerca de ¹/₁₆ con respecto a los cráneos de animales actuales. ¿Cuál es la edad aproximada del cráneo fosilizado?
- 2. Basándose en el cuadro 26-1, ¿durante cuánto tiempo los procariontes habitaron la Tierra antes de que evolucionaran los eucariontes?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.





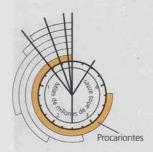
▲ Fig. 26-9. Trauma para la Tierra y la vida en el Cretácico. El cráter de impacto Chicxulub de 65 millones de años de antigüedad se ubica en el Mar Caribe cerca de la Península de Yucatán en México. La forma de herradura del cráter y el patrón de restos en las rocas sedimentarias indican que un asteroide o cometa impactó con un ángulo bajo desde el sudoeste. Esta interpretación artística representa el impacto y sus efectos inmediatos: una nube de vapor caliente y restos que pudieron haber aniquilado la mayor parte de las plantas y animales de Norteamérica en cuestión de horas.



▲ Fig. 26-10. Analogía del reloj para algunos acontecimientos clave en la historia de la Tierra. El reloj avanza desde el origen de la Tierra desde hace 4 600 millones de años hasta el presente.

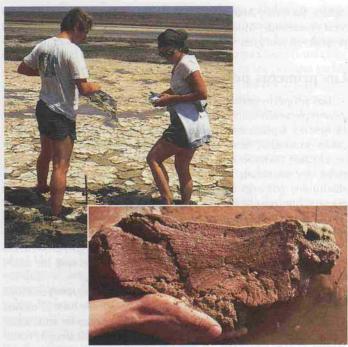
Concepto 26-3

A medida que los procariontes evolucionaron, explotaron y modificaron la Tierra primitiva

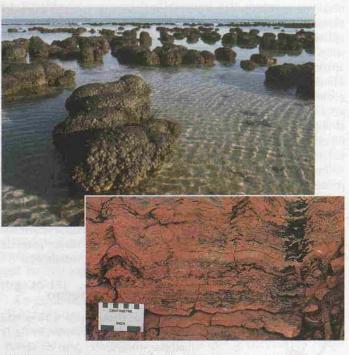


Los fósiles más antiguos conocidos, que datan de hace 3 500 millones de años, son fósiles de **estromatolitos**, que son estructuras similares a rocas compuestas por muchas capas de bacterias y sedimentos (**fig. 26-11**). Los estromatolitos de la actualidad se encuentran en algunas bahías cálidas salobres y poco profundas. Si existían comunidades bacterianas tan complejas hace 3 500 millones de años, es

una hipótesis razonable que la vida se originara mucho antes, quizás tanto como 3 900 millones de años antes, cuando la Tierra comenzó a enfriarse a una temperatura en la que el agua líquida pudiera existir. Está claro que la vida procarionte ya estaba floreciendo cuando la Tierra aún era relativamente joven. Dos ramas evolutivas prin-



(a) Lynn Margulis (arriba, derecha) de la Universidad de Massachussets, y Kenneth Nealson, de la Universidad del Sur de California, se muestran recogiendo "alfombras" bacterianas en una laguna de Baja California. Estas "alfombras" son producidas por colonias de bacterias que viven en ambientes inhóspitos para la mayor parte de los demás seres vivos. Una sección transversal de una alfombra (recuadro) muestra capas de sedimento que se adhieren a la bacteria pegajosa a medida que la bacteria migra hacia arriba.



(b) Algunas alfombras bacterianas forman estructuras similares a rocas llamadas estromatolitos, como éstos de la Bahía Tiburón, en Australia Occidental. Los estromatolitos de la Bahía Tiburón comenzaron a formarse hace 3 000 millones de años. El recuadro muestra una sección a través de un estromatolito fosilizado que tiene cerca de 3 500 millones de años de antigüedad.

▲ Fig. 26-11. Alfombras bacterianas y estromatolitos.

cipales, Bacteria y Archaea, divergieron bastante temprano en la historia procarionte. Muchas especies de estos linajes continúan prosperando en una gran variedad de ambientes actuales.

Los primeros procariontes

Los primeros protobiontes que tuvieron capacidades tanto de autorreplicación como metabólicas debieron utilizar, para su crecimiento y replicación, moléculas que ya estaban presentes en el caldo primordial. Sin embargo, incluso los primeros protobiontes eficaces tuvieron que elaborar al menos algunas de las moléculas que requerían. Con el tiempo, estos protobiontes fueron sustituidos por organismos que podían producir todos los compuestos que necesitaban a partir de moléculas de su ambiente. Estos protobiontes se diversificaron en una rica variedad de autótrofos, algunos de los cuales podían utilizar la energía de la luz. La diversificación de los autótrofos fomentó el surgimiento de los heterótrofos, que pudieron vivir de los productos que los autótrofos excretaban o de los mismos autótrofos.

Los autótrofos y los heterótrofos fueron los primeros procariontes y fueron los únicos habitantes de la Tierra desde hace al menos 3 500 millones de años hasta cerca de 2 000 millones de años atras. Como veremos, estos organismos transformaron la biosfera de nuestro planeta.

Sistemas de transporte de electrones

El mecanismo de quimiosmosis de la síntesis de ATP, en la cual un grupo complejo de proteínas unidas a la membrana cede electrones a aceptores reducibles con la generación de ATP a partir del ADP (véase cap. 9), es común a los tres dominios de la vida: Bacteria, Archaea y Eukarya. Existen evidencias de que este mecanismo en realidad se originó en organismos que vivieron antes del último ancestro común de toda la vida de la actualidad. El más primitivo de estos sistemas de transporte de electrones evolucionó antes de que hubiera oxígeno libre en el ambiente y antes de la aparición de la fotosíntesis; los organismos que lo utilizaron necesitaron un suministro abundante de compuestos ricos en energía, como el hidrógeno molecular, el metano y el sulfuro de hidrógeno. Un gran desafío al que se enfrentan los científicos que estudian el origen de la vida es determinar los pasos por los cuales se originó este mecanismo y cómo pudieron haber existido versiones primitivas importantes de éste en la aparición de las primeras células.

En el capítulo 27 exploraremos con detalle a los distintos procariontes desde el punto de vista metabólico, que utilizan diferentes tipos de transporte de electrones. Por ahora, el punto importante es que hace más de 3 000 millones de años ya había evolucionado una considerable diversidad metabólica entre los procariontes que vivían en diversos ambientes. La mayor parte de la evolución posterior ha sido más estructural que metabólica.

La fotosíntesis y la revolución del oxígeno



La fotosíntesis probablemente evolucionó muy al comienzo de la historia procarionte, pero en versiones metabólicas que no escindían el agua y liberaban oxígeno. En el capítulo 27 veremos ejemplos de esta fotosíntesis sin oxígeno entre procariontes vivos. Los únicos procariontes fotosintéticos que generan O₂ son las cianobacterias.

La mayor parte del O, atmosférico es de origen biológico, procedente del paso de la fotosíntesis que escinde el agua. Cuando esta fotosíntesis con liberación de oxígeno evolucionó por primera vez, el O, libre que produjo, probablemente se disolvió en el agua circundante hasta que los mares y lagos se saturaron con O2. Después el O2 adicional reaccionó con el hierro disuelto y se precipitó como óxido de hierro. Estos sedimentos marinos fueron la fuente de las formaciones de hierro en bandas, capas rojas de roca que contienen óxido de hierro, que constituyen una valiosa fuente del mineral de hierro en la actualidad (fig. 26-12). Una vez que todo el hierro disuelto fue precipitado, el O, adicional finalmente comenzó a "fugarse" de los mares y lagos para acumularse en la atmósfera. Este cambio dejó su marca en la oxidación de rocas terrestres ricas en hierro, un proceso que comenzó hace cerca de 2 700 millones de años. Esta cronología implica que las cianobacterias pudieron haberse originado hace 3 500 millones de años, cuando comenzaron a formarse las alfombras microbianas que dejaron estromatolitos fosilizados.

La cantidad de O2 atmosférico se incrementó de forma gradual desde hace 2 700 a 2 200 millones de años, pero luego se desencadenó con relativa rapidez hasta más del 10% de su nivel actual. Esta "revolución de oxígeno" tuvo un impacto enorme sobre la vida. En su forma molecular libre e ionizada, y en compuestos como el peróxido de hidrógeno, el oxígeno ataca los enlaces químicos y puede inhibir las enzimas y dañar a las células. Su creciente concentración atmosférica probablemente condenó a muchos grupos procariontes. Algunas especies sobrevivieron en hábitats que permanecieron anaeróbicos, donde sus descendientes viven aún como anaerobios obligados (véase cap. 27). Entre otros supervivientes, evolucionó una diversidad de adaptaciones a la atmósfera cambiante, incluida la respiración celular, que utiliza el oxígeno en el proceso de captar la energía almacenada en moléculas orgánicas.

El aumento gradual temprano en los niveles de O₂ atmosférico se asoció con la fotosíntesis producida por una cianobacteria antigua. Pero, ¿qué fue lo que causó el acelerado aumento de O₂ unos cientos de millones de años más tarde? Una hipótesis es que siguió a la evolución de las células euca-



▲ Fig. 26-12. Formaciones de hierro en bandas: evidencia de fotosíntesis oxigénica. Estas bandas de óxido de hierro de Jasper Knob en Michigan tienen, aproximadamente, 2 000 millones de años de antigüedad.

riontes que contenían cloroplastos, como se comentará en la siguiente sección.

Evaluación de conceptos



- ¿Qué sugieren los estromatolitos fosilizados acerca de la evolución de los procariontes?
- 2. La primera aparición del oxígeno libre en la atmósfera debió desencadenar una oleada masiva de extinciones entre los procariontes de aquel tiempo. ¿Por qué?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 26-4

Las células eucariontes se originaron a partir de la simbiosis y del intercambio genético entre los procariontes.

Las células eucariontes difieren en muchos aspectos de las células generalmente más pequeñas de las bacterias y las arqueas (véase cap. 6). Incluso el eucarionte unicelular más pequeño es mucho más complejo en estructura que cualquier procarionte. Una de las preguntas más fundamentales en biología es cómo evolucionaron estas células eucariontes complejas a partir de células procariontes mucho más simples.

Los primeros eucariontes



Los fósiles más antiguos que todos los investigadores consideran que son eucariontes tienen alrededor de 2 100 millones de años. Otros fósiles, u organismos, con forma de sacacorchos que se asemejaban a las algas unicelulares simples, son ligeramente más antiguos (2 200 millones de años), pero su naturaleza eucarionte es menos

cierta. Sin embargo, algunos investigadores postulan un origen eucarionte mucho más antiguo basándose en trazas de moléculas similares al colesterol que se encuentran en rocas que datan de hace 2 700 millones de años. Esas moléculas sólo son producidas por células eucariontes que pueden respirar aeróbicamente. Si se confirman, estos hallazgos podrían significar que los eucariontes evolucionaron cuando la revolución del oxígeno comenzaba a transformar de manera espectacular el ambiente de la Tierra.

El origen endosimbiótico de las mitocondrias y los plástidos

Los procariontes carecen de muchas estructuras internas, como la envoltura nuclear, el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi, que son características de las células eucariontes. Los procariontes también carecen de citoesqueleto, por lo que son, generalmente, incapaces de cambiar la forma de sus células. Por el contrario, las células eucariontes tienen un citoesqueleto y pueden cambiar de forma, lo que les permite rodear y engullir a otras células. Incluso los primeros eucariontes pueden haber sido predadores de otras células. Un citoesqueleto también permite a una célula eucarionte cambiar sus estructuras internas de una parte de la célula a otra, y facilita el movimiento regular de cromosomas en la mitosis y en la meiosis (véanse caps. 12 y 13). La mitosis hizo posible reproducir los grandes genomas de los eucariontes, y los mecanismos estrechamente relacionados de la meiosis se convirtieron en una parte esencial de la recombinación sexual de los genes en los eucariontes.

¿Cómo evolucionó la organización más compleja de la célula eucarionte a partir de condiciones procariontes más simples? Un proceso denominado endosimbiosis, probablemente condujo al origen de las mitocondrias y plástidos (el término general para los cloroplastos y los orgánulos relacionados, tanto fotosintéticos como no fotosintéticos). La teoría de la endosimbiosis plantea que las mitocondrias y los plástidos fueron en un principio procariontes pequeños que vivían dehtro de células más grandes. El término endosimbionte se refiere a una célula que vive dentro de otra célula, que se denomina célula huésped. Los ancestros propuestos para las mitocondrias son procariontes heterótrofos aeróbicos que se volvieron endosimbiontes; los ancestros propuestos para los plástidos son procariontes fotosintéticos que se convirtieron en endosimbiontes.

Los ancestros procariontes de las mitocondrias y los plástidos, probablemente entraron en la célula huésped como presa no digerida o como parásitos internos. Este mecanismo sugiere una evolución previa de un sistema de endomembranas y un citoesqueleto que hizo posible que las células más grandes engulleran a los procariontes más pequeños y los empaquetaran dentro de vesículas. Sea cual fuera el comienzo de las relaciones, no es difícil imaginar que la simbiosis llegó a ser mutuamente beneficiosa. Un huésped heterótrofo podría utilizar nutrientes liberados de los endosimbiontes fotosintéticos. Y en un mundo que se volvía cada vez más aeróbico, una célula que, a su vez, era anaerobica se hubiera beneficiado de los endosimbiontes aeróbicos que sacaban partido del oxígeno. En el proceso de volverse más interdependientes, el huésped y los endosimbiontes se hubieran convertido en un solo organismo de partes inseparables. Todos los eucariontes, heterótrofos o autótrofos, tienen mitocondrias o remanentes genéticos de estos orgánulos. Sin embargo, no todos los eucariontes tienen plástidos. Por tanto, la hipótesis de endosimbiosis en serie (una secuencia de acontecimientos endosimbióticos) supone que las mitocondrias evolucionaron antes que los plástidos (fig. 26-13).

La evidencia que sustenta el origen endosimbionte de los plástidos y las mitocondrias es abrumadora. Las membranas internas de ambos orgánulos tienen enzimas y sistemas de transporte que son homólogos de los que se encuentran en las membranas plasmáticas de procariontes vivos. Las mitocondrias y plástidos se replican mediante un proceso de división que recuerda la fisión binaria en algunos procariontes. Cada orgánulo contiene una sola molécula de DNA circular que, como los cromosomas de las bacterias, no se asocia con histonas u otras proteínas. Estos orgánulos contienen los RNA de transferencia, los ribosomas, y otras moléculas necesarias para

Citoplasma Membrana plasmática **Procarionte** ancestral Invaginaciones de la membrana plasmática Retículo endoplasmático Núcleo Envoltura nuclear Incorporación de procariontes heterótrofos aeróbicos Célula con núcleo y sistema de endomembrana Mitocondria Mitocondria Incorporación de procariontes fotosintéticos en algunas células Eucarionte heterótrofo ancestral Plástidos **Eucarionte** fotosintético ancestral

▲ Fig. 26-13. Un modelo del origen de los eucariontes a través de endosimbiosis en serie.

transcribir y traducir sus DNA en proteínas. En términos de tamaño, la secuencia nucleotídica y la sensibilidad a ciertos antibióticos, los ribosomas de la mitocondria y los plástidos son más similares a los ribosomas procariontes que a los ribosomas citoplásmicos de las células eucariontes.

¿Qué linajes procariontes dieron origen a la mitocondria y a los plástidos? Para contestar esta pregunta, los sistemáticos se centraron en la secuencia de nucleótidos del RNA en una de las subunidades ribosómicas. El gen para este RNA de la subunidad pequeña del ribosoma (SSU-rRNA del inglés, small-subunit ribosomal RNA) está presente en todos los organismos, lo que hace que sea una buena elección para estudiar las ramas más profundas del árbol de la vida (véase cap. 25). Las comparaciones del SSU-rRNA de la mitocondria, los plástidos y diversos procariontes vivos indican que un grupo de bacterias, llamadas proteobacterias alfa, son los parientes vivos más cercanos de las mitocondrias, y que las cianobacterias son los parientes más cercanos de los plástidos.

Con el tiempo, algunos de los genes originalmente presentes en las mitocondrias y los plástidos se trasfirieron al núcleo, un proceso que pudo lograrse por medio de elementos transponibles (véase cap. 18). Como consecuencia, algunas proteínas mitocondriales y de plástidos están codificadas por el propio DNA de los orgánulos, mientras que otras están codificadas por genes en el núcleo. Otras proteínas son combinaciones de polipéptidos codificados por genes en ambas ubicaciones; un ejemplo es la ATP sintasa mitocondrial, el complejo proteico que genera ATP durante la respiración celular (véase cap. 9). La transferencia de genes al núcleo avanzó más en algunos eucariontes que en otros. Las mitocondrias del protista de agua dulce Reclinomonas americana tiene 97 genes, incluidos varios genes que en otros eucariontes se han transferido al núcleo; las mitocondrias de los vertebrados tienen sólo 34 genes. Es justo decir que las células eucariontes ahora contienen sólo un genoma, en su mayor parte nuclear, pero complementado por el DNA que ha permanecido en las mitocondrias y los plástidos.

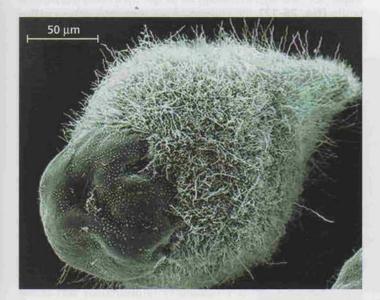
Las células eucariontes como quimeras genéticas

En la mitología griega, la quimera era un monstruo que era parte cabra, parte león y parte serpiente. La célula eucarionte es una quimera de partes de procarionte; su mitocondria deriva de un tipo de bacteria, sus plástidos de otra y su genoma nuclear de partes de los genomas de esos endosimbiontes y de al menos una otra célula, la célula que albergó a los endosimbiontes. Las mitocondrias y los plástidos proporcionaron claves de sus orígenes porque aún transportan pequeñas moléculas de DNA que tienen genes ortólogos para los genes procariontes (fig. 25-17). Las claves de otros aspectos del origen de las células eucariontes son mucho más numerosas y confusas. Por ejemplo, algunos investigadores han propuesto que el núcleo evolucionó de otros endosimbiontes que pertenecían al dominio Archaea. En el núcleo eucarionte se han encontrado genes con parientes cercanos tanto en las bacterias como en las arqueas, pero el cuadro es nebuloso debido a que núcleos diferentes tienen distintas combinaciones de estos genes.

El genoma de las células eucariontes puede ser el producto de la hibridación genética, en la cual tuvieron lugar transferencias horizontales de genes entre muchos linajes de Archaea y bacterias diferentes. Carl Woese, de la Universidad de Illinois, sugirió que la mayoría de estas transferencias ocurrieron al principio de la evolución de la vida, pero hay evidencias nuevas que indican que las transferencias horizontales de genes sucedieron de forma repetida hasta el presente. Ford Doolittle, de la Universidad Dalhousie, utilizó estas evidencias de transferencias repetidas para sugerir una variante de la hibridación genética: la hipótesis "uno es lo que come", que afirma que los eucariontes en evolución consumieron varias bacterias y archaea y ocasionalmente incorporaron al núcleo algunos de los genes de los procariontes que engulleron.

El origen de otras estructuras eucariontes es un tema activo de la investigación. El aparato de Golgi y el retículo endoplasmático pudieron haberse originado a partir de plegamientos de la membrana plasmática. En las bacterias se encontraron proteínas que parecen ser homólogas a las proteínas citoesqueléticas actina y tubulina, en donde están implicadas en el "desprendimiento por estrangulación" de células bacterianas durante la división celular. Investigaciones posteriores sobre estas proteínas bacterianas y sus actividades proporcionaron información acerca del origen del citoesqueleto eucarionte. Algunos investigadores han especulado que los flagelos y los cilios eucariontes evolucionaron a partir de bacterias simbiontes, una idea sustentada por la observación de que algunas bacterias entraron en relación simbiótica con otros protozoarios en una época más reciente (fig. 26-14). Sin embargo, el aparato microtubular 9 + 2 de los flagelos y cilios eucariontes (véase cap. 6) no se ha encontrado en ningún pro-

Una orquesta puede interpretar muchas más composiciones musicales que un violinista solo. En pocas palabras, la complejidad creciente hace posibles más variaciones. El origen de las células eucariontes catalizó la evolución de una diversidad estructural mucho mayor que la que fue posible para las células procariontes más sencillas. Esto se sumó a la primera gran radiación adaptativa, la diversificación metabólica de los procariontes. Una tercera ola de diversificación



▲ Fig. 26-14. Una simbiosis compleja. El notable protista *Mixotricha* paradoxa, que vive en el intestino de las termitas, tiene tres tipos de bacterias adheridas a su superficie que le proporcionan movilidad (MEB). Un cuarto tipo de bacteria vive dentro de *Mixotricha* y digiere fragmentos de madera ingeridos por la termita.

siguió al origen de cuerpos multicelulares en varios linajes eucariontes.

Evaluación de conceptos



- ¿Qué evidencia sustenta la hipótesis de que las mitocondrias precedieron a los plástidos en la evolución de las células eucariontes?
- 2. ¿Por qué una célula eucarionte se parece a una quimera?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 26-5

La multicelularidad evolucionó varias veces en los eucariontes

Después de que aparecieran los primeros eucariontes, evolucionó una gran gama de formas unicelulares, que dio origen a la diversidad de eucariontes unicelulares que continúa floreciendo hoy en día. Pero también evolucionaron formas multicelulares. Sus descendientes incluyen una variedad de algas, plantas, hongos y animales.

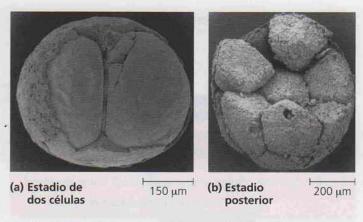
Los primeros eucariontes multicelulares



Los relojes moleculares indican que el ancestro común de los eucariontes multicelulares existió hace 1 500 millones de años. Sin embargo, los fósiles de los eucariontes multicelulares más antiguos que se conocen son de algas relativamente pequeñas que vivieron hace cerca de 1 200 millones de años. Los organismos más gran-

des no aparecen en el registro fósil hasta varios millones de años después, en el Proterozoico tardío. Recientemente, los paleontólogos chinos describieron un sitio particularmente rico que contiene fósiles de 570 millones de años de antigüedad de una diversidad de algas y animales, incluidas estructuras altamente conservadas que es probable que sean embriones animales (fig. 26-15).

¿Por qué los eucariontes multicelulares estuvieron relativamente limitados en cuanto a tamaño, diversidad y distribución hasta el Proterozoico tardío? La evidencia geológica indica que se produjo una edad de hielo muy severa hace 750-570 millones de años. Durante ese período, los glaciares cubrieron las masas terrestres desde un polo hasta el otro y los mares estaban cubiertos de hielo. De acuerdo con la hipótesis de la "Tierra bola de nieve", la mayor parte de la tierra se vio confinada a áreas cercanas a fumarolas del fondo marino y manantiales termales o a las escasas regiones del océano donde se había derretido suficiente hielo para que la luz solar penetrara en las aguas superficiales. El registro fósil de esta



▲ Fig. 26-15. Fósiles de embriones animales del Proterozoico (MEB).

importante diversificación de eucariontes multicelulares corresponde al momento en que la Tierra (bola de nieve) se derritió.

La conexión colonial

Los primeros organismos multicelulares eran colonias, colecciones de células que se replican de forma autónoma (fig. 26-16). Algunas células de las colonias se especializaron en diversas funciones. La primera de esas especializaciones ya había aparecido en el mundo procarionte. Por ejemplo, ciertas células de la cianobacteria filamentosa Nostoc se diferencian formando células fijadoras de nitrógeno llamadas heterocistos, que pierden su capacidad de replicarse. Las células indiferenciadas son fotosintéticas y capaces de replicarse, con el resultado de que los filamentos crecen más y, por último, se rompen en filamentos más pequeños. Nostoc tiene más de 7.000 genes, el doble que sus parientes más cercanos que son unicelulares, como Synechocystis, y muchos de los genes adicionales están implicados en la regulación de las vías de desarrollo que pueden conducir a la diferenciación celular.

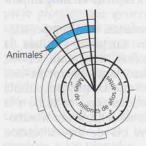
En los eucariontes, la evolución de colonias y la especialización celular fue mucho más lejos. Un eucarionte multicelular, por ejemplo, un animal, por lo general se desarrolla a partir de una única célula, el óvulo fecundado o cigoto, en el caso de la reproducción sexual (fig. 13-5). La división celular y la diferenciación celular ayudan a transformar la célula individual en un organismo multicelular con muchos tipos de células especializadas. La creciente especialización celular hizo posible que los organismos multicelulares distribuyan algunas funciones vitales, como obtener nutrientes y percibir el ambiente, entre grupos de células específicos. Esta división de funciones con el tiempo produjo a la evolución de tejidos, órganos y sistemas de órganos en muchos eucariontes.

Al igual que la evolución de los eucariontes unicelulares incrementó la complejidad estructural de las células, la evolución de los eucariontes multicelulares se abrió paso a través de otro umbral en la organización estructural y proporcionó las bases de nuevas oleadas de diversificación. La multicelularidad evolucionó varias veces entre los primeros eucariontes, para originar varios linajes de algas, al igual que las plantas, los hongos y los animales.



▲ Fig. 26-16. Un eucarionte colonial. Pediastrum es un eucarionte fotosintético que forma colonias planas (microscopia óptica).

La "explosión cámbrica"

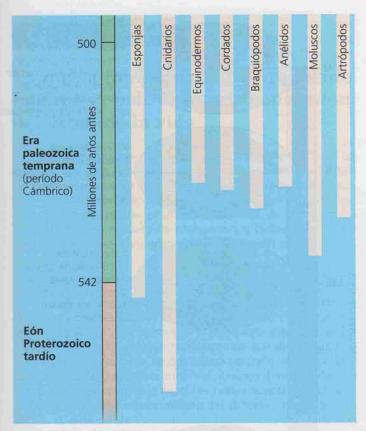


La mayoría de los principales filos de los animales aparecieron súbitamente en el registro fósil que se depositó durante los primeros 20 millones de años del período Cámbrico, un fenómeno conocido como la "explosión cámbrica". Los fósiles de dos filos animales —Cnidaria (anémonas de mar y sus parientes) y Porifera

(esponjas)— son algo más antiguos, ya que datan del Proterozoico tardío (fig. 26-17). Sin embargo, los relojes moleculares sugieren que muchos filos animales se originaron y comenzaron a divergir mucho antes, entre 1 000 millones y 700 millones de años antes. En la frase memorable del paleontólogo de la Universidad de Cambridge Simon Conway Morris "la explosión cámbrica tuvo una mecha muy larga". Al comienzo del Cámbrico, por razones que aún no se comprenden, estos filos que ya eran divergentes se expandieron en diversidad de forma relativamente súbita y simultáneamente. La "explosión" en la diversidad incluyó muchos animales grandes con partes duras y exoesqueletos que se fosilizaron con facilidad. Evaluaremos las posibles explicaciones de esta diversificación en el capítulo 32.

La colonización de la Tierra por las plantas, los hongos y los animales

La colonización de la Tierra fue uno de los hitos cruciales en la historia de la vida. Existen evidencias fósiles de que las cianobacterias y otros procariontes fotosintéticos revistieron las superficies terrestres húmedas hace mucho más de mil millones de años. Sin embargo, la vida microscópica en forma de plantas, hongos y animales no colonizó la Tierra hasta hace 500 millones de años, durante el inicio de la era Paleozoica. Esta iniciativa evolutiva gradual fuera de los ambientes acuáticos



▲ Fig. 26-17. La radiación cámbrica de los animales. Las barras de este diagrama muestran la primera aparición de varios filos animales en el registro fósil. Sin embargo, la evidencia molecular sugiere que estos filos pueden haberse originado mucho antes.

ancestrales se asoció con adaptaciones que ayudaron a prevenir la deshidratación y que hicieron posible la reproducción sobre

la Tierra. Por ejemplo, las plantas, que evolucionaron a partir de las algas verdes, tienen un revestimiento de cera a prueba de agua en sus hojas, que disminuye la pérdida de agua al aire.

Las plantas colonizaron la Tierra en compañía de los hongos. Incluso, hoy en día, las raíces de la mayoría de las plantas se asocian con los hongos que ayudaron a la absorción de agua y minerales del suelo (cap. 31). Estos hongos de las raíces, a su vez, obtienen sus nutrientes orgánicos de las plantas. Esta asociación simbiótica de plantas y hongos es evidente en algunas de las raíces fosilizadas más antiguas, e indica que esta relación data de la época en la que la vida comenzaba a propagarse por la tierra.

Aunque muchos grupos animales están representados en ambientes terrestres, los animales terrestres más diversos y difundidos son los artrópodos (en particular, los insectos y las arañas) y los vertebrados (principalmente, los anfibios, los reptiles, incluyendo las aves y los mamíferos). Los vertebrados terrestres se denominan tetrápodos, como referencia a los cuatro miembros que les distingue de los vertebrados acuáticos. Los tetrápodos incluyen a los seres humanos, pero somos unos recién llegados a la escena: el linaje humano divergió a partir de otros homínidos (simios) en los últimos 6 a 7 millones de años. Si cambiáramos la escala del reloj de la historia de forma que representase el lapso de una hora, los seres humanos habrían aparecido hace apenas un segundo.

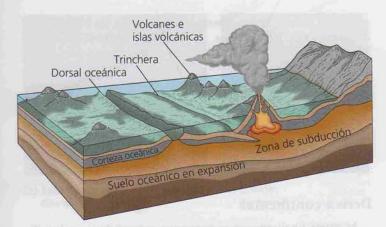
Deriva continental

Mientras finalizamos este panorama general de la evolución de la vida en la Tierra, observe que la evolución tiene una dimensión en el espacio y también en el tiempo. De hecho, la biogeografía fue la ciencia que primero aportó a Darwin y Wallace las pistas que conducían a una visión evolutiva de la vida. A una escala global, la deriva continental es el principal factor geográfico que se correlaciona con la distribución espacial de la vida. Este término alude al hecho de que los continentes de la Tierra no están fijos; se desplazan a través de la superficie de nuestro planeta, sobre grandes placas de corteza que flotan sobre un manto caliente subyacente. En muchos casos, estas placas se separan de otras placas o se empujan contra otras, en los lugares en los que se encuentran (fig. 26-18). Por ejemplo, Norteamérica y Europa están separándose a una velocidad de, aproximadamente, 2 cm por año, y la temida falla de San Andrés en California es parte de un borde en el que dos placas se deslizan hacia adelante. Los movimientos de placa reacomodan la geografía, pero sus efectos acumulativos son funestos. Muchos procesos geológicos importantes, entre ellos, la formación de montañas e islas, se producen en los límites de placas o en puntos débiles entre ellas (fig. 26-19).

Dos capítulos en la saga continuada de la deriva continental, tuvieron influencias especialmente fuertes sobre la vida. Hace cerca de 250 millones de años, hacia el final de la era



▲ Fig. 26-18. Las principales placas tectónicas de la corteza de la Tierra. Las placas tectónicas cambian constantemente; por ejemplo, se está formando un nuevo límite de placas (no se muestra aquí) entre el Este de África y el resto del continente. Los puntos rojos indican zonas de sucesos tectónicos violentos; muchas de éstas son zonas de subducción (fig. 26-19).

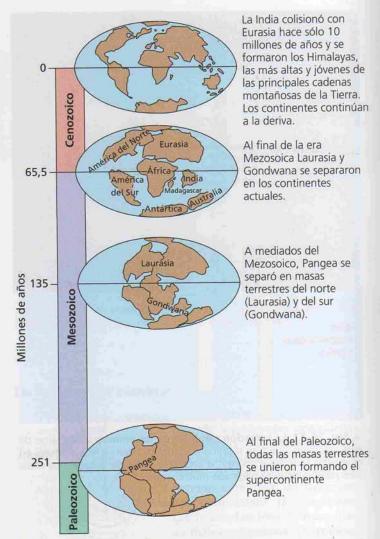


▲ Fig. 26-19. Acontecimientos en los límites de las placas tectónicas. En algunos límites de placas, como las dorsales submarinas (indicadas por pares de flechas opuestas en la figura 26-18), las placas tectónicas se separan y roca fundida emana por la hendidura. La roca se solidifica y agrega corteza de forma simétrica a ambas placas, lo que ocasiona que el suelo marino se extienda. En las zonas de subducción, donde las placas se mueven la una hacia la otra, la placa más densa se hunde debajo de la menos densa y forma una trinchera. La liberación súbita de la tensión acumulada en las zonas de subducción ocasiona terremotos. Cuando los continentes transportados por diferentes placas colisionan, el material del suelo oceánico y continental se apila y forma cadenas montañosas.

Paleozoica, los movimientos de placas juntaron todas las masas terrestres previamente separadas para formar un supercontinente que se ha denominado Pangea, lo que significa "toda la tierra" (fig. 26-20). Los fondos de los océanos se hicieron más profundos, lo que hizo disminuir el nivel del mar y se drenaron los mares costeros poco profundos. En aquel entonces, al igual que ahora, muchas especies marinas habitaban las aguas poco profundas, y la formación de Pangea destruyó una considerable parte de ese hábitat. El interior del vasto continente era frío y seco, probablemente, un clima incluso más riguroso que el de Asia Central de la actualidad. La formación de Pangea tuvo un tremendo impacto ambiental que reformó la diversidad biológica, al ocasionar extinciones y proporcionar oportunidades nuevas para grupos taxonómicos que sobrevivieron a la crisis.

El segundo capítulo en la historia de la deriva continental se escribió hace 180 millones de años, durante la era Mesozoica. A medida que los continentes derivaron, alejándose los unos de los otros, cada uno se convirtió en un escenario evolutivo separado, con linajes de plantas y animales que divergieron de los de otros continentes.

Este patrón de fusiones y separaciones continentales proporciona la solución de muchos acertijos biogeográficos. Por ejemplo, los paleontólogos descubrieron fósiles de las mismas especies de reptiles de agua dulce del Pérmico en Ghana (África Occidental) y Brasil. Estas dos partes del mundo ahora separadas por 3 000 km de océano, estuvieron juntas durante las eras Paleozoica tardía y Mesozoica temprana. La deriva continental también explica la distribución actual de los organismos, como el motivo por el cual la fauna y la flora australiana contrastan tanto con las del resto del mundo. Los mamíferos marsupiales desempeñaron papeles ecológicos en Australia análogos a los que desempeñaron los euterios (mamíferos placentarios) en otros continentes (fig. 25-5). Los marsupiales, probablemente, evolucionaron primero en lo que hoy es Norteamérica y llegaron a



▲ Fig. 26-20. La historia de la deriva continental durante el Fanerozoico.

Australia a través de Sudamérica y la Antártida mientras los continentes aún estaban unidos. La posterior ruptura de los continentes del sur puso a Australia "a flote" como una gran arca de marsupiales. En Australia, los marsupiales se diversificaron, y los pocos euterios primitivos que vivieron allí se extinguieron; en otros continentes, la mayor parte de los marsupiales se extinguieron y los euterios se diversificaron.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Cómo difiere la división de funciones en un organismo unicelular y en otro multicelular?
- 2. ¿De qué forma la "explosión cámbrica" es una buena descripción de la primera parte del registro fósil de la historia animal? ¿Qué es lo que se quiere decir con la metáfora de una "mecha larga" para la explosión del Cámbrico?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 26-6

La nueva información ha producido una revisión de nuestra comprensión del árbol de la vida

Como comentamos en el capítulo 25, la sistemática es un enfoque analítico para reconstruir las relaciones evolutivas de las diversas formas de vida. En décadas recientes, la información molecular ha proporcionado nuevas formas de comprensión de las ramas más profundas del árbol de la vida y las investigaciones en curso incentivan a los biólogos a revisar continuamente las divisiones más finas de estas ramas.

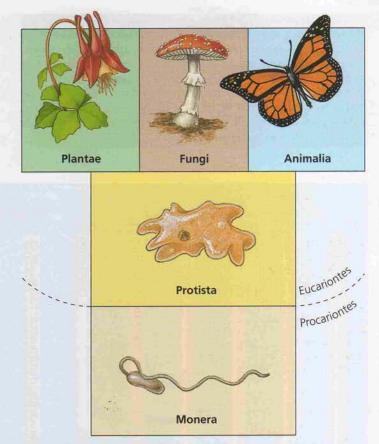
Sistemas taxonómicos previos

Muchos de nosotros crecimos con la idea de que existían dos reinos principales –vegetal y el animal – porque vemos un ámbito terrestre macroscópico y raramente percibimos los organismos que no encajan netamente en una dicotomía animal-vegetal. El esquema de dos reinos también tuvo una larga tradición en la taxonomía informal; Linneo dividió todas las formas de vida conocidas entre los reinos vegetal y animal.

Incluso con el descubrimiento del diverso mundo microbiano, el sistema de dos reinos persistió. Los taxonomistas situaron a las bacterias en el reino vegetal y justificaron esto por las paredes celulares rígidas de las bacterias. También se consideró como vegetales a los organismos eucariontes unicelulares con cloroplastos. Los hongos también se clasifican como vegetales, parcialmente, debido a que los hongos, al igual que la mayoría de las plantas, son incapaces de moverse, aunque no son fotosintéticos y tienen poco en común con las plantas desde el punto de vista estructural. En este sistema de dos reinos a los organismos unicelulares que se mueven e ingieren alimentos —protozoarios— se les denominó animales. Los microorganismos como Euglena, que se mueven y son fotosintéticos, fueron reclamados tanto por los botánicos como por los zoólogos y aparecían en ambos reinos.

Los esquemas taxonómicos con más de dos reinos no fueron populares para la mayoría de los biólogos hasta 1969, cuando Robert H. Whittaker de la Universidad de Cornell argumentó efectivamente a favor de un sistema compuesto de cinco reinos: Monera, Protista, Plantae, Fungi y Animalia (fig. 26-21). El sistema de Whitaker reconoció dos tipos fundamentalmente diferentes de células, las procariontes y las eucariontes, y colocó a los procariontes separados de todos los eucariontes al colocarlos en su propio reino: Monera.

Whitaker distinguió tres reinos de eucariontes multicelulares —Plantae, Fungi y Animalia— en parte, según el criterio de nutrición. Los plantas son autótrofos, elaboran su alimento por medio de la fotosíntesis. Los hongos y los animales son heterótrofos. La mayor parte de los hongos son descomponedores que invaden su fuente de alímento, secretan enzimas digestivas y absorben las pequeñas moléculas orgánicas producidas por digestión. La mayoría de los animales ingieren alimentos y los digieren dentro de una cavidad especializada del cuerpo. El reino Protista no se definía tan claramente en el sistema de cinco reinos de Whitaker. Protista se componía de todos los eucariontes que no coincidían con las definicio-



▲ Fig. 26-21. Sistema de cinco reinos de Whittaker.

nes de plantas, hongos o animales. La mayoría de los protistas son unicelulares, pero los límites de Protista se expandieron para incluir algunos organismos multicelulares, como las algas marinas, debido a su parentesco con ciertos protistas unicelulares. Con estos refinamientos, el sistema de cinco reinos prevaleció en la biología durante más de 20 años.

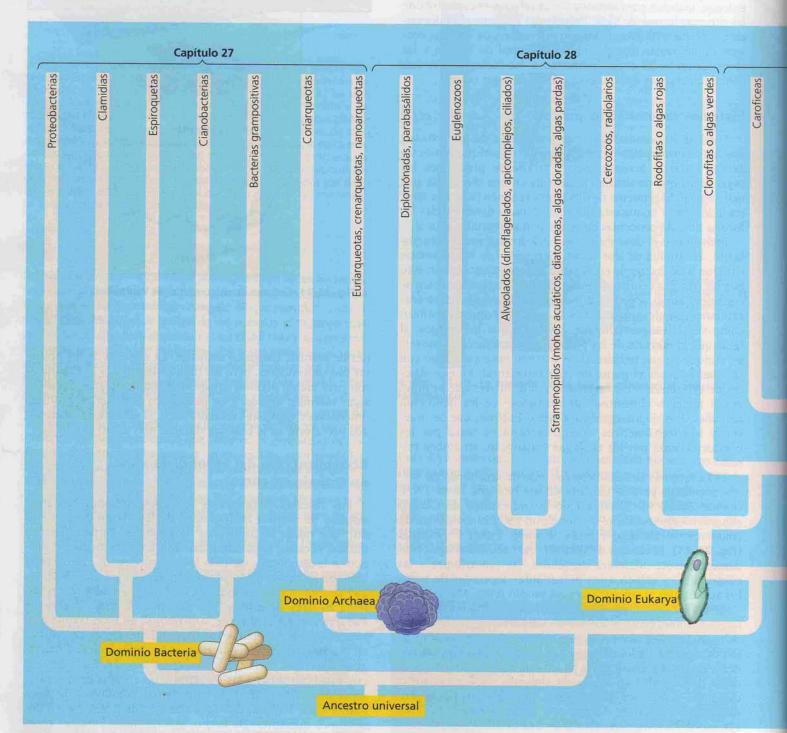
Reconstrucción del árbol de la vida: un trabajo en curso

Los sistemas taxonómicos son construcciones humanas, intentos de ordenar la diversidad de la vida en un esquema útil, que refleje las relaciones filogenéticas. Durante las tres últimas décadas, los sistemáticos aplicaron los análisis cladísticos a la taxonomía, incluida la construcción de cladogramas basados en información molecular. En el capítulo 25 vimos que esta información condujo a los biólogos a adoptar un sistema de tres dominios. Los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya son, esencialmente, superreinos, un nivel taxonómico superior al nivel de reino. Las bacterias difieren de las arqueas en muchas características estructurales, bioquímicas y fisiológicas clave, que se destacarán en el capítulo 27. Estas diferencias justifican situar a las bacterias y las arqueas en dominios separados. Nótese que el sistema de tres dominios deja obsoleto al reino Monera, debido a que tendría miembros en dos dominios diferentes. De hecho, muchos microbiólogos ahora dividen cada uno de los dos dominios procarióticos en múltiples reinos basados en análisis filogenéticos de información molecular (fig. 26-22).

Los sistemáticos que están clasificando la filogenia de los diversos eucariontes, antiguamente agrupados en el reino Protista, están enfrentándose a otro reto importante para el sistema de cinco reinos. Los biólogos que estudian estos organismos ahora dividen a la mayor parte de ellos en cinco o más reinos con una designación reciente, que tiene un ancestro común cerca de la base de la rama eucarionte del árbol. Aún continúa el debate acerca de si algunos protistas

unicelulares deberían trasladarse a Plantae, Fungi o Animalia.

Se requiere mucha más investigación antes de que podamos llegar a un consenso sobre cómo se relacionan los tres dominios y cuántos reinos debe incluir cada dominio. A medida que exploramos comunidades microbianas recientemente descubiertas, como las que viven en las profundidades de la Tierra, y a medida que aprendemos cómo cultivar a otros



▲ Fig. 26-22. Una visión actual de la diversidad biológica. Este árbol resume la diversificación de la vida a lo largo del tiempo evolutivo. Representa un trabajo en curso, y hay un animado debate acerca de algunas de las relaciones que se muestran aquí. Estudiará los organismos en éste árbol en los capítulos enumerados en la parte superior de las ramas.

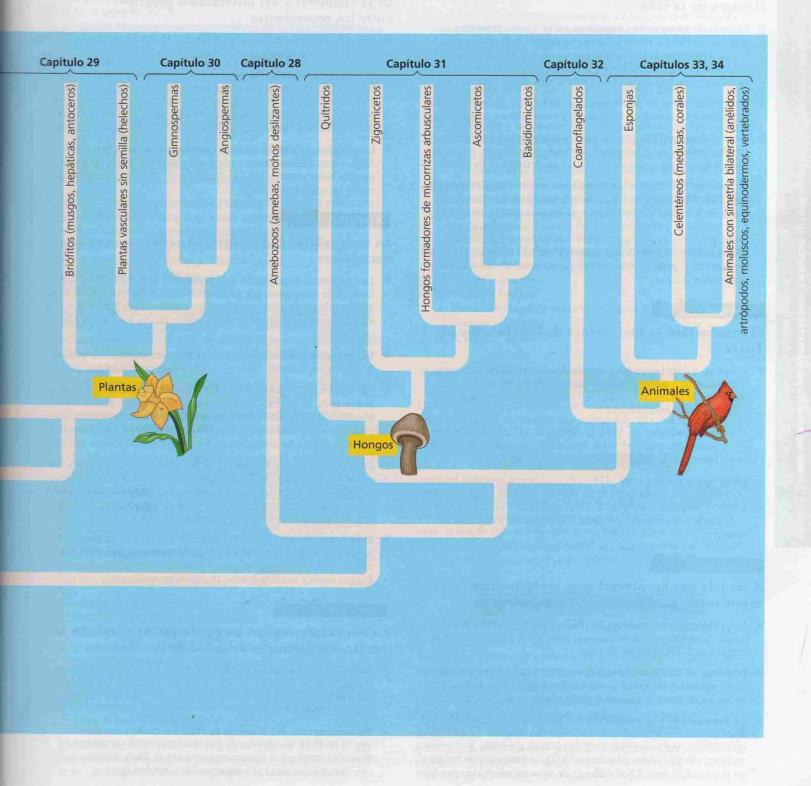
organismos en esas comunidades, sin lugar a dudas descubriremos grupos nuevos que conducirán a una remodelación taxonómica ulterior. A medida que usted estudia la diversidad de la vida en los capítulos 27-34, mantenga en mente que los árboles filogenéticos y los agrupamientos taxonómicos son hipótesis que mejor organizan la información disponible. El continuo escrutinio de las hipótesis comprobables es lo que valida la biología evolutiva como una ciencia natural.

Evaluación de conceptos 🚄



- ¿Qué reinos en el sistema de cinco reinos de Whittaker incluyen los organismos que ahora se encuentran en el dominio Eukarya?
- 2. Basándose en la figura 26-22, explique por qué al reino Monera ya no se le considera un taxón válido.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



Revisión del capítulo 26

Concepto 4



Las condiciones primitivas en la Tierra posibilitaron el origen de la vida

- Síntesis de compuestos orgánicos en la Tierra primitiva (pp. 513, 514). La Tierra se formó hace 4 600 millones de años. Los experimentos de laboratorio que simulaban una atmósfera reductora produjeron moléculas orgánicas a partir de precursores inorgánicos. Se han encontrado aminoácidos en meteoritos.
- Síntesis abiótica de polímeros (pp. 514, 515). Los aminoácidos se polimerizan cuando se mezclan con arena caliente, arcilla o roca.
- Protobiontes (p. 515). Los compuestos orgánicos pueden combinarse espontáneamente en el laboratorio formando protobiontes, gotitas unidas por lípidos que tienen algunas de las propiedades de las células.
- El "mundo del RNA" y los comienzos de la selección natural (pp. 515, 516). El primer material genético pudieron ser piezas cortas de RNA que sirvieron como molde para alinear aminoácidos en la síntesis de polipéptidos y para alinear nucleótidos en una forma primitiva de autorreplicación. Los primeros protobiontes con RNA catalítico autorreplicante pudieron ser más efectivos para utilizar recursos y podrían haberse incrementado en número mediante la selección natural.



El registro fósil es una crónica de la vida sobre la Tierra

- Cómo se datan las rocas y los fósiles (p. 516-518). Los estratos sedimentarios revelan las edades relativas de los fósiles. Las edades absolutas de los fósiles pueden determinarse mediante datación radiométrica y otros métodos.
- El registro geológico (p. 518). La historia de la Tierra se divide en eones geológicos, eras y períodos, muchos de los cuales marcan cambios importantes en la composición de las especies fósiles
- Extinciones masivas (pp. 518-520). La historia evolutiva ha estado marcada por varias extinciones masivas seguidas de grandes episodios de dispersión adaptativa. Estas extinciones pueden haberse ocasionado por actividad volcánica o impactos de meteoritos o

Concepto 2

A medida que los procariontes evolucionaron, explotaron y modificaron la Tierra primitiva

- Los primeros procariontes (p. 522). Los procariontes fueron los únicos habitantes de la Tierra desde hace 3 500 millones de años hasta hace 2 000 millones de años.
- Sistemas de transporte de electrones (p. 522). La primera cadena de transporte de electrones puede haber salvado al ATP acoplando la oxidación de ácidos orgánicos al transporte de H+ fuera de la célula.
- La fotosintesis y la revolución del oxígeno (pp. 522, 523). Los tipos primitivos de fotosíntesis no producían oxígeno. La fotosíntesis oxigénica probablemente evolucionó hace alrededor de 3 500 millones de años en las cianobacterias. La acumulación de oxígeno en la atmósfera hace 2 700 millones de años representó un desafío

para la vida, pero también estableció una selección de ciertas adaptaciones como la respiración celular utilizando oxígeno.

Concepto 20

Las células eucariontes se originaron a partir de la simbiosis y del intercambio genético entre los procariontes

- Los primeros eucariontes (p. 523). Los fósiles más antiguos de las células eucariontes datan de hace 2 100 millones de años.
- El origen endosimbiótico de las mitocondrias y los plástidos (pp. 523-524). Los eucariontes pueden haber evolucionado como predadores de otras células. Es probable que las mitocondrias y los plástidos evolucionaran a partir de procariontes que fueron ingeridos y vivieron de manera simbiótica dentro de células más grandes.
- Las células eucariontes como quimeras genéticas (pp. 524-525). Otras endosimbiosis y transferencias horizontales de genes pueden haber contribuido a la aparición de las complejas estructuras de las células eucariontes.

Concepto 4000



La multicelularidad evolucionó varias veces en los eucariontes

- Los primeros eucariontes multicelulares (pp. 525, 526). Los fósiles más antiguos de los eucariontes multicelulares datan de hace 1200 millones de años, pero los relojes moleculares fechan al ancestro común de los eucariontes multicelulares hace 1500 millones de años.
- La conexión colonial (p. 526). Los primeros organismos multicelulares fueron colonias que contenían células especializadas.
- La "explosión cámbrica" (p. 526). Los fósiles más antiguos de la mayor parte de los filos animales datan del período Cámbrico, pero la evidencia molecular demuestra que muchos de estos filos se originaron mucho antes, entre 1 000 millones y 700 millones de años
- La colonización de la Tierra por las plantas, los hongos y los animales (pp. 526, 527). Las plantas, los hongos y los animales colonizaron la tierra hace aproximadamente, 500 millones de años. Las relaciones simbióticas entre las raíces de las plantas y los hongos son comunes hoy en día y datan de esa época
- Deriva continental (pp. 527, 528). Al reacomodar las masas terrestres, la deriva continental afectó de manera significativa a la evolución. La formación y ruptura posterior del supercontinente Pangea explica muchos rompecabezas biogeográficos.

Concepto -

La nueva información ha producido una revisión de nuestra comprensión del árbol de la vida

- Sistemas taxonómicos previos (p. 529). Los primeros sistemas de clasificación tuvieron dos reinos: vegetal y animal. Un sistema propuesto más tarde fue el de los cinco reinos: Monera, Protista, Plantae, Fungi y Animalia.
- Reconstrucción del árbol de la vida: un trabajo en curso (pp. 529-531). Un sistema de tres dominios (Bacteria, Archaea y Eukarya) sustituyó al sistema de cinco reinos. Cada dominio ha sido dividido en muchos reinos por los taxonomistas.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- Una visión actual del origen de la vida propone que, en lugar de formarse en la atmósfera, los primeros compuestos orgánicos sobre la Tierra pueden haberse formado:
 - a. En tierra firme.
 - b. Cerca de fumarolas del fondo marino.
 - c. A partir de virus.
 - d. En el norte de África.
 - e. Cuando bloques que se desprendieron de la luna bombardearon
- 2. ¿Cuáles de los siguientes pasos *no* fueron logrados por los científicos que estudiaban el origen de la vida?
 - a. La síntesis de pequeños polímeros por medio de ribosomas.
 - b. La síntesis abiótica de polipéptidos.
 - La formación de agregados moleculares con membranas selectivamente permeables.
 - d. La formación de protobiontes que utilizan DNA para dirigir la polimerización de aminoácidos.
 - e. La síntesis abiótica de moléculas orgánicas.
- 3. Las poblaciones de protobiontes pudieron comenzar a sufrir cambios evolutivos mediante la selección natural sólo cuando:
 - a. Fueron capaces de catalizar reacciones químicas.
 - b. Se desarrollaron algunos tipos de mecanismos hereditarios.
 - c. Fueron capaces de crecer y dividirse en dos.
 - d. Evolucionó la fotosíntesis.
 - e. Apareció por primera vez el DNA.
- 4. ¿Qué afirmación no sustenta la hipótesis de que el RNA funcionó como el primer material genético de los primeros protobiontes?
 - a. Las secuencias de RNA cortas pueden agregar cantidades limitadas de bases complementarias en presencia de monómeros de nucleótidos.
 - b. Se ha demostrado la actividad catalítica en el RNA de células recientes.
 - c. Variaciones en las secuencias de bases producen moléculas con estabilidades variables en diferentes ambientes.
 - d. Las células actuales se sintetizan utilizando un molde de RNA.
 - e. En las células actuales el RNA proporciona el molde sobre el cual se ensamblan los nucleótidos de DNA.
- 5. Cuando se formó una cierta roca, contenía 12 mg de potasio 40. La roca ahora contiene 3 mg de potasio 40. La vida media del potasio 40 es de 1 300 millones de años. ¿Qué antigüedad tiene la roca?
 - a. 400 millones de años.
- d. 2600 millones de años.
- b. 300 millones de años.
- e. 5200 millones de años.
- c. 1300 millones de años.
- 6. Los estromatolitos fosilizados:
 - a. Datan de hace 2 700 millones de años.
 - b. Se formaron alrededor de fumarolas del fondo marino.
 - c. Se asemejan a comunidades bacterianas que se encuentran actualmente en algunas bahías salobres cálidas y poco profundas.
 - d. Proporcionan evidencias de que las plantas llegaron a la tierra en compañía de los hongos hace alrededor de 500 millones de años.
 - e. Contienen los primeros fósiles de eucariontes indiscutibles y datan de hace 2 100 millones de años.
- 7. La revolución del oxígeno cambió el ambiente de la Tierra de forma espectacular. ¿Cuál de las siguientes adaptaciones aprovechó la presencia de oxígeno libre en los océanos y la atmósfera?

- a. La evolución de cloroplastos después de que los primeros protistas engulleran las cianobacterias fotosintéticas.
- La presencia de algunos grupos de animales en los hábitat anaeróbicos
- c. La evolución de pigmentos fotosintéticos que protegieron las primeras algas de los efectos corrosivos del oxígeno.
- d. La evolución de la respiración celular, que utilizó el oxígeno para ayudar a obtener energía a partir de las moléculas combustibles.
- e. La evolución de colonias de eucariontes multicelulares a partir de comunidades simbióticas de procariontes.
- 8. ¿Cuáles de las siguientes secuencias de sucesos en la historia biológica de la Tierra es la más probable?
 - a. El metabolismo antes de la mitosis.
 - b. Una atmósfera oxidante antes de una atmósfera reductora.
 - c. Los eucariontes antes de los procariontes.
 - d. Los genes de DNA antes que los genes de RNA.
 - e. Los animales antes que las algas.
- 9. Los animales y las plantas de la India muestran grandes diferencias con las especies del cercano Sudeste asiático. ¿Por qué?
 - a. Las especies se separaron por evolución convergente.
 - b. Los climas de las dos regiones son completamente diferentes.
 - c. La India está en proceso de separación del resto de Asia.
 - d. La vida en la India fue barrida por erupciones volcánicas antiguas.
 - e. La India fue un continente separado hasta hace relativamente poco tiempo.
- 10. ¿En qué grupos de organismos se centra *principalmente* el debate actual sobre el número y los límites de los reinos de la vida?
 - a. Plantas y animales.
 - b. Plantas y hongos.
 - c. Procariontes y eucariontes unicelulares.
 - d. Hongos y animales.
 - e. Anfibios y reptiles.

Interrelación evolutiva

Describa el equipo estructural, metabólico y genético mínimo que se necesita para que un protobionte sea considerado una verdadera célula.

Problemas científicos

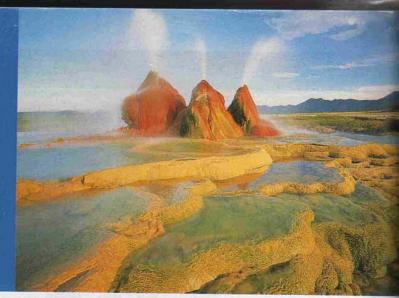
Si se descubriera vida en algún otro sitio en el sistema solar, una pregunta obvia sería si la vida terrestre y la extraterrestre tuvieron orígenes independientes. Si pudieran estudiarse los atributos físicos y químicos de estas formas de vida nueva, ¿qué tipos de evidencia podrían sustentar un origen común? ¿qué preguntas científicas podrían plantearse por la evidencia de un origen común? ¿y de origenes múltiples?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los expertos estimaron que las actividades humanas ocasionan la extinción de cientos de especies cada año. Por el contrario, se piensa que la tasa de extinción natural es de sólo unas pocas especies por año. Mientras continuemos con la alteración del ambiente global, especialmente, con la destrucción de las selvas tropicales y la alteración del clima de la Tierra, la resultante ola de extinciones probablemente rivalizará con la del final del período Cretácico. Considerando que la vida sobrevivió a numerosas extinciones masivas, ¿deberíamos estar preocupados por la presencia de una extinción masiva? ¿En qué difiere ésta de las extinciones previas? ¿Cuáles serían las consecuencias para la supervivencia de las especies, entre ellas, la nuestra?

27

Procariontes



▲ Fig. 27-1. Colonias de procariontes termófilos ("amantes del calor") de color naranja y amarillo en el agua caliente de un géiser de Nevada.

Conceptos clave

- **27-1** Las adaptaciones estructurales, funcionales y genéticas contribuyen al éxito de los procariontes
- 27-2 Los procariontes adquirieron múltiples adaptaciones nutricionales y metabólicas durante la evolución
- 27-3 La sistemática molecular ayuda a establecer la filogenia de los procariontes
- **27-4** Los procariontes desempeñan papeles esenciales en la biosfera
- **27-5** Los procariontes ejercen efectos nocivos y beneficiosos sobre los seres humanos

Panorama general

¡Están (casi) en todas partes!

a mayoría de los procariontes son microscópicos, pero compensan su escaso tamaño con su enorme concentración. Su masa biológica colectiva (bioma) es, por lo menos, diez veces mayor que la de todos los eucariontes. La cantidad de procariontes en un puñado de tierra fértil es mayor que el número de personas que han vivido en la tierra. ¿Qué permitió durante la evolución que estos organismos diminutos dominaran la biosfera? Una razón que aseguró su éxito es la riqueza de adaptaciones que permiten que varios procariontes habiten en ambientes diferentes. Los procariontes prosperan en casi todas partes, incluso en sitios demasiado ácidos, salados, fríos o calientes para la mayoría de los demás organismos (fig. 27-1). Se han descubierto hasta en rocas a 3 kilómetros por debajo de la superficie terrestre. Cuando reconstruyeron la historia evolutiva asociada con los diversos estilos de vida de los procariontes, los biólogos descubrieron que estos organismos tienen una diversidad genética sorprendente. Por ejemplo, la comparación del RNA ribosómico revela que dos cepas de la especie de bacteria

Escherichia coli presentan más diferencias genéticas que un ser humano y un ornitorrinco.

Como se comentó en el capítulo 26, los procariontes se clasifican en dos dominios, Bacteria y Archaea, que difieren en muchas características estructurales, fisiológicas y bioquímicas. En este capítulo se describirán las adaptaciones notables de los procariontes y algunos de los servicios ecológicos esenciales que realizan, como, por ejemplo, el reciclado de productos químicos. Además estudiaremos la porción minoritaria de especies procariontes que producen enfermedades graves en los seres humanos. Por último, se establecerá la forma en que los seres humanos dependen de los procariontes benignos para su supervivencia y los usos que la biotecnología comienza a desarrollar para aprovechar los poderes metabólicos de estos organismos ommipresentes.

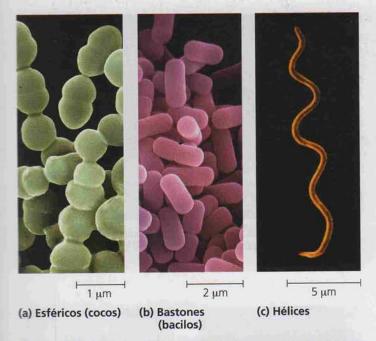
Concepto 27-1

Las adaptaciones estructurales, funcionales y genéticas contribuyen al éxito de los procariontes

La mayoría de los procariontes son unicelulares, aunque algunas especies se agrupan de forma transitoria o permanente para formar colonias. Las células procariontes típicas tienen un diámetro que oscila entre 1 y 5 μ m, mucho menor que los 10 a 100 μ m de muchas células eucariontes (una excepción importante es el procarionte gigante *Thiomargarita namibiensis*, que mide alrededor de 750 μ m de diámetro, y puede observarse en forma macroscópica). Las células procariontes tienen diversas formas y las tres más frecuentes son esferas (cocos), bastones (bacilos) y hélices (**fig. 27-2**).

Estructuras de la superficie celular

Una de las características más importantes de casi todas las células procariontes es su pared celular, que mantiene la forma



▲ Fig. 27-2. Formas más frecuentes de los procariontes. (a) Los cocos son procariontes esféricos que viven aislados, en pares (diplococos), en cadenas de muchas células (estreptococos, ilustrados en esta figura) y en agrupaciones semejantes a racimos de uvas (estafilococos). (b) Los bacilos son procariontes en forma de bastones que suelen ser solitarios, aunque, en algunos casos, se organizan en cadenas (estreptobacilos). (c) Los procariontes helicoidales abarcan los espirilos, que pueden tener desde la forma de una coma hasta formar espirales largas, y las espiroquetas (mostrada en la figura), que tienen forma de "sacacorchos" (MEB coloreada).

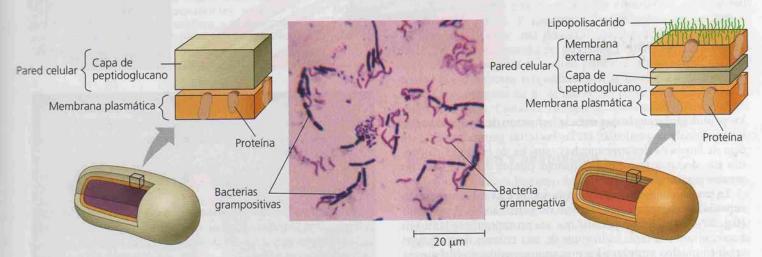
de la célula, proporciona protección física y evita el estallido en un ambiente hipotónico (véase cap. 7). En un ambiente hipertónico, la mayoría de los procariontes pierden agua y se encogen, lo que los despega de su pared celular (plasmólisis), de la misma manera que se observa en otras células con pared celular. Cuando la pérdida de agua es grave inhibe su reproducción, lo que explica el fundamento del empleo de la sal para conservar algunos alimentos, como, por ejemplo, la carne de cerdo y de pescado.

Las paredes celulares de los procariontes tienen composiciones moleculares y estructuras diferentes de las de los eucariontes. Como se comentó en el capítulo 5, las paredes celulares de los eucariontes suelen estar compuestas de celulosa o quitina. En cambio, la mayor parte de las paredes celulares de las bacterias contienen **peptidoglucano**, una red de polímeros de azúcar modificados unidos con polipéptidos cortos a través de enlaces cruzados. Esta envoltura molecular encierra a toda la bacteria y permite la adhesión de otras moléculas que se extienden desde su superficie. Las paredes celulares de las arqueas contienen una variedad de polisacáridos y proteínas pero carecen de peptidoglucanos.

Por medio de una técnica denominada tinción de Gram, desarrollada por el médico danés Hans Christian Gram en el siglo XIX, los científicos pueden clasificar muchas especies bacterianas en dos grupos, en función de las diferencias en la composición de sus paredes celulares. Las bacterias grampositivas tienen paredes más sencillas con una cantidad relativamente grande de peptidoglucano (fig. 27-3a). Las bacterias gramnegativas tienen menos cantidad de peptidoglucano y poseen estructuras más complejas, con una membrana externa que contiene lipopolisacáridos (hidratos de carbono unidos a lípidos) (fig. 27-3b).

La tinción de Gram es una herramienta de identificación muy útil en medicina. Entre las bacterias patógenas o productoras de enfermedades, las especies gramnegativas suelen ser más peligrosas que las grampositivas. A menudo, los lipopolisacáridos de las paredes de las bacterias gramnegativas son tóxicos y la membrana externa ayuda a proteger a estas bacterias de las defensas del huésped. Además, las bacterias gramnegativas suelen ser más resistentes a los antibióticos que las grampositivas porque la membrana externa impide la entrada de estos fármacos.

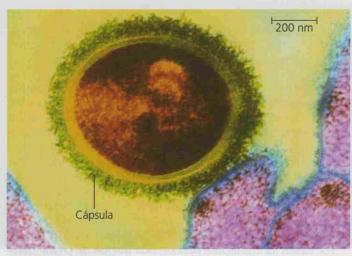
La eficacia de ciertos antibióticos, como por ejemplo la penicilina, se debe a su capacidad de inhibir las uniones cruzadas de



(a) Grampositivas. Las bacteriás grampositivas tienen una pared celular con una gran cantidad de peptidoglucano que capta el colorante violeta en el citoplasma. El lavado con alcohol no elimina el colorante violeta, que enmascara el colorante rojo agregado.

(b) Gramnegativas. Las bacterias gramnegativas tienen menos cantidad de peptidoglucanos, y se encuentran en una capa entre la membrana plasmática y una membrana externa. El colorante violeta se elimina con facilidad del citoplasma y la célula adquiere color rosa o rojo.

▲ Fig. 27-3. Tinción de Gram. Las bacterias se tiñeron con un colorante violeta y yodo, se lavaron con alcohol y luego se tiñeron con un colorante rojo. La estructura de la pared celular determina la respuesta a la tínción (MO).

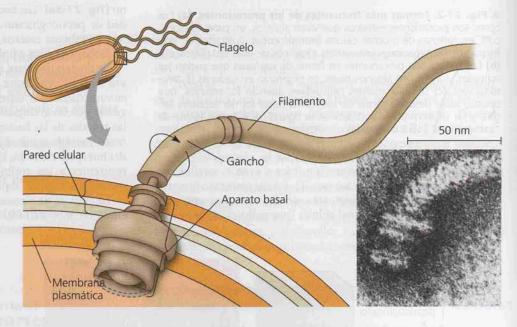


▲ Fig. 27-4. Cápsula. La cápsula de polisacáridos que rodea a esta bacteria Streptococcus permite que el procarionte patógeno se adhiera a las células que cubren el tracto respiratorio humano; en esta imagen, una célula de la amígdala (MET coloreada).

Fimbrias 200 nm

▲ Fig. 27-5. Fimbrias. Estos numerosos apéndices permiten que algunos procariontes se adhieran a las superficies o a otros procariontes (MET coloreada).

▶ Fig. 27-6. Flagelo de los procariontes. El motor del flagelo de los procariontes es el aparato basal, compuesto de un sistema de anillos incluidos en la pared celular y la membrana plasmática (MET). Las bombas activadas por ATP transportan los protones fuera de la célula y la difusión de regreso de los protones hacia el interior de la célula da energía al aparato basal, que hace girar un gancho curvado. El gancho está unido a un filamento compuesto de cadenas de flagelina, una proteína globular (este diagrama muestra las estructuras flagelares características de las bacterias gramnegativas).



los peptidoglucanos, lo que evita la formación de una pared celular funcional, en particular, en las bacterias grampositivas. Este tipo de fármacos destruye muchas especies de bacterias patógenas sin afectar a las células humanas porque estas últimas no poseen peptidoglucanos.

La pared celular de muchos procariontes está cubierta por una cápsula, que es una capa adhesiva de polisacáridos o proteínas (fig. 27-4). La cápsula permite que los procariontes se adhieran a su sustrato o a otros individuos de una colonia. Las cápsulas también pueden proteger a los procariontes patógenos del ataque del sistema inmunitario del huésped.

Algunos procariontes se adhieren a su sustrato o a otros procariontes a través de apéndices piliformes denominados **fimbrias** y **pili** (singular, *pilus*). Las fimbrias suelen ser más numerosas y cortas que los pili **(fig. 27-5)**. *Neisseria gonorrhoeae*, la bacteria que produce la gonorrea, utiliza fimbrias para adherirse a las membranas mucosas del huésped. Hay pili especializados, deno-

minados pili sexuales, que conectan a los procariontes durante la conjugación, proceso por el cual una célula transfiere DNA a otra (véase fig. 18-17).

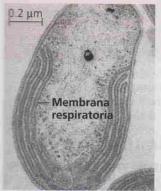
Movilidad

Casi la mitad de los procariontes son capaces de realizar movimientos direccionales. Algunas especies pueden moverse a velocidades superiores a los 50 μ m/seg (hasta 50 veces su longitud corporal por segundo).

Entre las diversas estructuras que permiten que los procariontes se muevan, las más comunes son los flagelos, que pueden estar distribuidos por toda la superficie de la célula o concentrados en uno o ambos extremos. Los flagelos de los procariontes difieren tanto en su estructura como en su mecanismo de propulsión de los flagelos de los eucariontes (fig. 27-6). Los flagelos de los procariontes tienen una décima parte de la anchura de

los flagelos de los eucariontes y no están cubiertos por una extensión de la membrana plasmática (véanse figs. 6-24 y 6-25 para revisar el tema de los flagelos de los eucariontes).

En un ambiente relativamente uniforme, los procariontes flagelados se pueden mover de forma bastante aleatoria. Sin embargo, en un ambiente heterogéneo, muchos procariontes exhiben taxia, que es el movimiento de acercamiento a un estímulo o de alejamiento del mismo (del griego taxis, organizar). Por ejemplo, los procariontes que desarrollan quimiotaxia responden a sustancias químicas con la modificación de su patrón de movimiento. Estos organismos se mueven hacia nutrientes u oxígeno (quimiotaxia positiva) o se alejan de una sustancia tóxica (quimiotaxia negativa). En 2003, los científicos de la Princeton University y del Institut Gurie de París demostraron que las células solitarias de E. coli desamollaban quimiotaxia positiva hacia otros miembros de su especie, lo que permitía la formación de colonias.

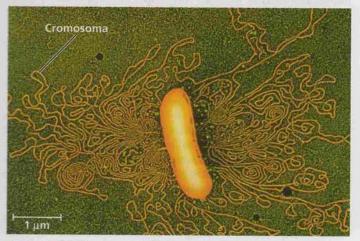


(a) Procarionte aerobio



(b) Procarionte que realiza fotosíntesis

▲ Fig. 27-7. Membranas especializadas de los procariontes. (a) Las invaginaciones de la membrana plasmática, que pueden considerarse precursoras de las crestas mitocondriales, participan en la respiración celular en algunos procariontes aerobios (MET). (b) Los procariontes que realizan fotosíntesis y se denominan cianobacterias tienen membranas tilacoideas bastante similares a las de los cloroplastos (MET).



▲ Fig. 27-8. Cromosoma de un procarionte. Los lazos delgados y enredados que rodean a esta célula rota de E. coli forman parte de un solo círculo de DNA (MET coloreada).

Organización interna y genómica

Las células de los procariontes son más sencillas que las de los eucariontes, tanto su estructura interna como en la organización de su genoma. Las células procariontes carecen de la compartimentalización compleja, que se observa en las células eucariontes (fig. 6-6). Sin embargo, algunas células procariontes tienen membranas especializadas que realizan funciones metabólicas (fig. 27-7). Estas membranas suelen consistir en invaginaciones de la membrana plasmática.

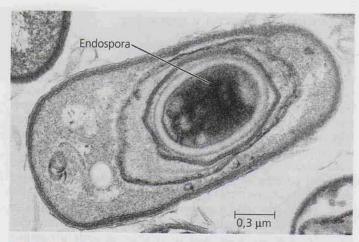
El genoma de un procarionte tiene una estructura muy diferente del genoma de un eucarionte y, en promedio, solo posee alrededor de una milésima parte de su DNA. En la mayoría de los procariontes, casi todo el genoma está incluido en un anillo de DNA que tiene una cantidad relativamente escasa de proteínas asociadas. Este anillo de material genético se suele denominar cromosoma procarionte (fig. 27-8). A diferencia de los cromosomas eucariontes, que se encuentran dentro del núcleo, el cromosoma procarionte se localiza en una región del nucleoide, que es una parte del citoplasma de color más claro que el resto en las microfotografías electrónicas.

Además de su único cromosoma, una célula procarionte típica también puede poseer anillos de DNA mucho más pequeños, denominados plásmidos, la mayoría formados solo por unos pocos genes. Los genes del plásmido proporcionan resistencia contra los antibióticos, dirigen el metabolismo de nutrientes no habituales o desarrollan otras funciones "eventuales" de este tipo. En la mayoría de los ambientes, la célula procarionte puede sobrevivir sin sus plásmidos porque todas sus funciones esenciales están codificadas por el cromosoma. Pero en circunstancias especiales, como, por ejemplo, cuando se emplean antibióticos para tratar una infección, la presencia de un plásmido puede aumentar de manera significativa la posibilidad de supervivencia del procarionte. Los plásmidos se replican en forma independiente del cromosoma principal y muchos de ellos pueden transferirse con facilidad de un procarionte a otro cuando se conjugan (fig. 18-18).

Como se explicó en los capítulos 16 y 17, la replicación del DNA, la transcripción y la traducción revelan similitudes fundamentales entre los procariontes y los eucariontes, aunque hay algunas diferencias. Por ejemplo, los ribosomas de los procariontes son un poco más pequeños que los de los eucariontes y difieren en su contenido de proteínas y RNA. Estas diferencias son bastante importantes como para que algunos antibióticos, como la eritromicina y la tetraciclina, se unan a los ribosomas y bloqueen la síntesis de proteínas en los procariontes, pero no en los eucariontes. Como consecuencia, estos antibióticos pueden ser útiles para destruir a las bacterias sin dañar al ser humano.

Reproducción y adaptación

Los procariontes lograron su éxito en parte gracias a su capacidad de reproducirse con rapidez en ambientes favorables. La división por fisión binaria (fig. 12-11) consiste en la obtención de 2 células a partir de una sola célula procarionte que luego se transforman en 4, 8, 16 células y así sucesivamente. Si bien la mayoría de los procariontes se pueden dividir cada 1 a 3 horas, en condiciones óptimas, algunas especies producen una nueva generación en solo 20 minutos. Si la reproducción continúa de forma constante a esta velocidad, jun solo procarionte podría originar una colonia que supere toda la población de la Tierra en solo tres días! En realidad, la reproducción procarionte está limitada porque en un momento las células agotan su reserva de nutrientes, se intoxican a sí mismas con los desechos metabóli-



▲ Fig. 27-9. Endospora. Bacillus anthracis, la bacteria que produce la enfermedad mortal del carbunco, produce endosporas (MET). La cubierta gruesa que protege la endospora ayuda a que sobreviva en el suelo durante varios años.

cos u otros organismos las consumen. Los procariontes también se enfrentan a la competencia de otros microorganismos, muchos de los cuales producen sustancias químicas antibióticas que retrasan la reproducción de aquéllos.

La capacidad de algunos procariontes de tolerar condiciones inhóspitas también contribuye a su éxito. Por ejemplo, algunas bacterias pueden formar células resistentes denominadas endosporas cuando falta un nutriente esencial en el ambiente (fig. 27-9). La célula original produce una copia de su cromosoma y lo rodea con una pared gruesa, formando la endospora. El agua se elimina de la endospora y el metabolismo se detiene en su interior. Luego, el resto de la célula original se desintegra y queda la endospora. La mayor parte de las endosporas son tan resistentes que pueden sobrevivir en agua hirviendo. Para destruirlos, los microbiólogos deben calentar su instrumental con vapor a 121 °C y presión elevada. En ambientes menos hostiles, las endosporas pueden permanecer en estado de latencia pero ser viables durante siglos, siendo capaces de volver a hidratarse y reiniciar el metabolismo cuando reciban una señal que indique un ambiente más benigno.

Los procariontes pueden adaptarse con rapidez a cambios en el ambiente por medio de acontecimientos evolutivos que funcionan por selección natural. Debido a la reproducción rápida de los procariontes, las mutaciones que confieren más adaptabilidades pueden volverse más comunes en una población. Por esta razón, los procariontes son organismos modelo importantes para los científicos que estudian la evolución en el laboratorio. Por ejemplo, en la Michigan State University, Richard Lenski y su equipo han mantenido colonias de E. coli durante más de 20 000 generaciones desde 1988. Los investigadores congelan muestras de las colonias con una frecuencia específica y luego las descongelan para comparar sus características con las de las generaciones posteriores. Estas comparaciones han revelado que las colonias actuales pueden crecer a una velocidad un 60% superior que las colonias de 1988 en las mismas condiciones ambientales. Él equipo de Lenski explora los cambios genéticos subyacentes a la adaptación evolutiva de las colonias a sus ambientes. En 2003, estos autores publicaron que dos colonias mostraron cambios paralelos en la expresión de 59 genes en comparación con las originales. La reproducción rápida de E. coli permitió a los científicos documentar este ejemplo de evolución adaptativa.

La transferencia horizontal de genes (véase cap. 25) también facilita la evolución rápida en los procariontes. Por ejemplo, la conjugación puede permitir el intercambio de plásmidos con unos pocos genes o, incluso, de grandes grupos de genes. Una vez que los genes transferidos se incorporan al genoma del procarionte, se exponen a la selección natural durante los ciclos posteriores de fisión binaria. La transferencia horizontal de genes es una fuerza importante para la evolución de las bacterias patógenas a largo plazo y este tema se comentará más adelante en este capítulo.

Evaluación de conceptos

27-1

- Identifique y explique por lo menos dos ejemplos de adaptaciones que permiten que los procariontes sobrevivan en ambientes demasiado inhóspitos para otros organismos.
- 2. Diferencie las organizaciones celular y genómica de los procariontes y los eucariontes.
- Explique cómo la reproducción rápida permite que los procariontes se adapten a ambientes variables.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 27-2

Los procariontes adquirieron múltiples adaptaciones nutricionales y metabólicas durante la evolución

Todos los organismos pueden clasificarse en función de su nutrición: la forma en que obtienen energía y carbono para construir las moléculas orgánicas que forman las células. La diversidad nutricional es mayor entre los procariontes que entre los eucariontes: todos los tipos de nutrición descritos en los eucariontes se observan en los procariontes, junto con algunos otros modelos exclusivos de los procariontes.

Los organismos que obtienen energía de la luz se denominan fotótrofos y los que la obtienen de sustancias químicas se denominan quimiótrofos. Los organismos que solo requieren el compuesto inorgánico CO_2 como fuente de carbono se llaman autótrofos, mientras que los heterótrofos necesitan al menos un nutriente orgánico —como, por ejemplo, glucosa— para sintetizar otros compuestos orgánicos. La combinación de estas posibilidades de fuentes de energía y de carbono determina cuatro modelos principales de nutrición, que se describen a continuación y se resumen en el **cuadro 27-1**.

- 1. Los **fotoautótrofos** son organismos fotosintéticos que capturan la energía lumínica y la usan para conducir la síntesis de compuestos orgánicos a partir de CO₂. Las cianobacterias y muchos otros grupos de procariontes son fotoautótrofos, al igual que las plantas y las algas.
- 2. Los quimioautótrofos también sólo requieren CO₂ como fuente de carbono. Sin embargo, en lugar de usar la luz como fuente de energía oxidan sustancias inorgánicas como ácido sulfhídrico (H₂S), amoníaco (NH₃) o iones ferrosos (Fe²⁺). Este modelo de nutrición es exclusivo de algunos procariontes.

Modelo nutricional	Fuente de energía	Fuente de carbono	Tipos de organismos
Autótrofo	OF THE PARTY.	TEP HAT	MARKET AND DESCRIPTION
Fotoautótrofo	Luz	CO ₂	Procariontes que realizan fotosíntesis (por ejemplo, cianobacterias), plantas, algunos protistas (algas)
Quimioautótrofo	Sustancias químicas inorgánicas	CO ₂	Algunos procariontes (por ejemplo, Sulfolobus)
Heterótrofo			
Fotoheterótrofo	Luz	Compuestos orgánicos	Algunos procariontes (por ejemplo, Rhodobacter, Chloroflexus)
Quimioheterótrofo	Compuestos orgánicos	Compuestos orgánicos	Muchos procariontes (por ejemplo, Clostridium) y protistas, hongos, animales, algunas plantas

 Los fotoheterótrofos usan luz como fuente de energía pero deben obtener el carbono en forma orgánica. Varios procariontes marinos emplean este modelo de nutrición.

4. Los quimioheterótrofos deben consumir moléculas orgánicas para obtener energía y carbono. Este modelo nutricional se observa de forma amplia entre los procariontes y los protistas, los hongos, los animales e incluso en algunas plantas parasitarias.

Relaciones metabólicas con el oxígeno

El metabolismo de los procariontes también es variable en relación con el oxígeno (véase cap. 9). Los aerobios obligados usan O₂ para la respiración celular y no pueden crecer sin este compuesto. Los anaerobios facultativos utilizan O₂ si está en el entorno, pero también pueden crecer por fermentación en un ambiente sin este gas. Los anaerobios obligados se intoxican en presencia de O₂. Algunos anaerobios obligados viven de forma exclusiva por fermentación; otros extraen energía química de la respiración anaeróbica, en la que sustancias diferentes del O₂, como, por ejemplo, iones nitrato (NO₃-) o iones sulfato (SO₄²⁻), aceptan electrones en el extremo "inferior" de las cadenas de transporte de electrones.

Metabolismo del nitrógeno

El nitrógeno es esencial para la producción de aminoácidos y ácidos nucleicos en todos los organismos. Si bien los eucariontes utilizan una cantidad limitada de compuestos nitrogenados, los procariontes pueden metabolizar el nitrógeno de diversas formas. Por ejemplo, ciertos procariontes, como algunas cianobacterias, convierten el nitrógeno atmosférico (N₂) en amoníaco (NH₃), por medio de un proceso denominado fijación de nitrógeno. Luego las células pueden incorporar este nitrógeno "fijado" a los aminoácidos y otras moléculas orgánicas. En relación con su nutrición, las cianobacterias fijadoras de nitrógeno son los organismos más autosuficientes, ya que solo requieren luz, CO₂, N₂, agua y algunos minerales para crecer. En el capítulo 54 se comentarán los papeles esenciales que desempeñan los procariontes en los ciclos del nitrógeno de los ecosistemas.

Cooperación metabólica

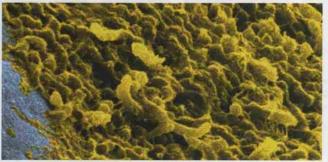
La cooperación entre los procariontes les permite emplear recursos del medio que no podrían utilizar como células individuales. En algunos casos, esta cooperación se desarrolla entre células especializadas de una colonia. Por ejemplo, la cianobacteria Anabaena tiene genes que codifican el desarrollo de la fotosíntesis y la fijación de nitrógeno, pero una sola célula no puede llevar a cabo ambos procesos al mismo tiempo. La razón es que la fotosíntesis produce O2, que inactiva a las enzimas comprometidas en la fijación de nitrógeno. En lugar de vivir en forma aislada, Anabaena forma colonias filamentosas (fig. 27-10). La mayoría de las células en un filamento solo desarrollan fotosíntesis, mientras que unas pocas células especializadas denominadas heterocistos solo desarrollan la fijación de nitrógeno. Los heterocistos están rodeados por una

pared celular engrosada capaz de limitar la entrada del O₂ producido por las células vecinas que realizan la fotosíntesis. Las conexiones intercelulares permiten que los heterocistos transporten el nitrógeno fijado a las células vecinas a cambio de hidratos de carbono.

En algunas especies de procariontes se desarrolla una cooperación metabólica en colonias que cubren las superficies y se denominan biopelículas (fig. 27-11). Las células pertenecientes a una colonia secretan moléculas señalizadoras que reclutan a las células cercanas,



▲ Fig. 27-10. Cooperación metabólica en una colonia de procariontes. En la cianobacteria filamentosa *Anabaena*, las células denominadas heterocistos fijan nitrógeno, mientras que las otras células desarrollan la fotosíntesis (MO). *Anabaena* se encuentra en muchos lagos de aqua dulce.



▲ Fig. 27-11. Biopelícula. La masa amarilla en esta imagen de MEB coloreada es una placa dental, una biopelícula que se forma en las superficies de los dientes.

539

lo que determina el crecimiento de las colonias. Las células también producen proteínas que adhieren las células a los sustratos y entre sí. Los canales presentes en la biopelícula permiten que los nutrientes lleguen a las células en el interior y que se expulsen los desechos.

Los procariontes pertenecientes a distintas especies también cooperan. Por ejemplo, las bacterias que consumen sulfato y las arqueas que consumen metano coexisten en agregados de forma esférica en el fondo del océano. Las bacterias parecen usar los productos de desecho de las arqueas, como, por ejemplo, compuestos orgánicos e hidrógeno. Por último, las bacterias producen compuestos que ayudan a las arqueas a consumir el metano. Esta relación posee implicaciones globales: todos los años estas arqueas consumen una cantidad estimada de 300 mil millones de kilogramos de metano, que es un contribuyente importante al efecto invernadero (véase cap. 54).

Evaluación de conceptos

- 1. Una bacteria solo requiere el aminoácido metionina como nutriente orgánico y vive en cuevas oscuras. ¿Qué forma de nutrición emplea? Explique su respuesta.
- 2. ¿Cuáles son las fuentes de carbono y nitrógeno que emplea la cianobacteria Anabaena?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

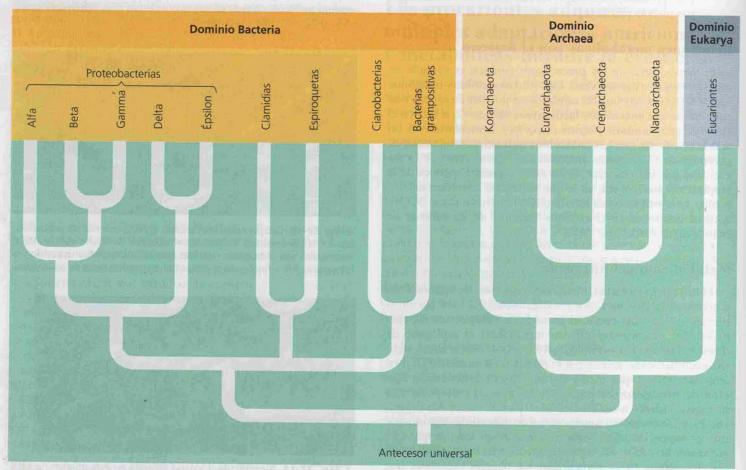
Concepto 27-3

La sistemática molecular ayuda a establecer la filogenia procarionte

Hasta fines del siglo xx, los científicos especialistas en sistemas basaban la taxonomía de los procariontes en criterios fenotípicos, como la forma, la motilidad, el modelo nutricional y la respuesta a la tinción de Gram. Estos criterios todavía son útiles en ciertos contextos, como, por ejemplo, para la identificación rápida de bacterias patógenas en el hemocultivo de un paciente. Pero, en relación con la filogenia de los procariontes, la comparación de estas características no revela la evolución claramente. No obstante, la aplicación de la sistemática molecular a la investigación de la filogenia de los procariontes ha producido resultados notables.

Lecciones de sistemática molecular

Como se comentó en el capítulo 25, los microbiólogos comenzaron a comparar las secuencias de los genes procariontes en la década de 1970. Empleando el RNA ribosómico de la subunidad pequeña (SSU-rRNA) como un marcador de las relaciones evolutivas, Carl Woese y sus colaboradores llegaron a la conclusión de que muchos procariontes clasifica-



▲ Fig. 27-12. Filogenia simplificada de los procariontes. Este árbol filogenético basado en datos moleculares señala las relaciones entre los grupos de procariontes comentados en este capítulo.

dos como bacterias estaban, en realidad, más relacionados con los eucariontes y pertenecían a un dominio propio, Archaea. Desde entonces, los microbiólogos han analizado cantidades crecientes de información genética, en algunos casos genomas completos, y llegaron a la conclusión de que timos pocos grupos taxonómicos tradicionales, como, por ejemplo, las cianobacterias, eran en realidad monofiléticos. Sin embargo, otros grupos, como las bacterias gramnegativas, están distribuidos a través de varios linajes. En la **figura 27-12** se muestra la posible filogenia de algunos de los principales taxones de procariontes de acuerdo con la sistemática molecular.

El análisis de la filogenia procarionte todavía está en marcha, pero ya se han definido dos conceptos importantes. Uno indica que la diversidad genética de los procariontes es inmensa. Cuando los investigadores comenzaron a secuenciar los genes de los procariontes, solo pudieron investigar las especies que podían cultivarse en el laboratorio: una pequeña minoría de todas las especies de procariontes. Los métodos desarrollados por Norman Pace de la University of Colorado, durante la década de 1980, permitieron a los investigadores actuales obtener muestras directas de material genético del ambiente. Cada año, esta "búsqueda genética" agrega nuevas ramas importantes al árbol de la vida (algunos investigadores sugirieron que ciertas ramas representan reinos completamente nuevos). Aunque solo se han caracterizado 4 500 especies de procariontes de forma completa, de acuerdo con algunas estimaciones, un puñado de tierra podría contener 10 000 especies de procariontes. Es entendible porque la determinación del conjunto completo de esta diversidad requerirá muchos años de investigación.

Otro concepto importante es el significado de la transferencia horizontal de genes en la evolución de los procariontes. Durante cientos de millones de años, los procariontes adquirieron genes de especies poco relacionadas entre sí y siguen haciéndolo en la actualidad. Como consecuencia, hay porciones significativas de los genomas de muchos procariontes que, en realidad, son mosaicos de genes importados de otras especies.

Se debe señalar que en la figura 27-12 hay una deducción clave basada en la sistemática molecular: la divergencia muy temprana de los procariontes en dos linajes principales, bacterias y arqueas.

Bacteria

El dominio Bacteria abarca a la gran mayoría de los procariontes que casi todas las personas conocen, desde las especies patógenas que producen angina estreptocócica hasta las especies beneficiosas usadas para fabricar queso gruyer. En las bacterias pueden hallarse todos los modelos de nutrición y metabolismo e incluso un pequeño grupo taxonómico de bacterias podría contener especies que desarrollan distintos modelos nutricionales. En la **figura 27-13** se describen con mayor detalle varios grupos importantes de bacterias.

Archaea

El dominio Archaea (también llamadas arqueobacterias o arqueas) comparte ciertos rasgos con las bacterias y otras características con los eucariontes (cuadro 27-2). Sin embargo, las arqueas también tienen cualidades únicas, como es lógico en un taxón que se desarrolló de manera independiente durante tanto tiempo.

Cuadro 27-2. Comparación de los tres dominios de la vida

Ī	CARACTERÍSTICA		DOMINIO	
		Bacteria	Archaea	Eukarya
	Envoltura nuclear	Ausente	Ausente	Presente
	Orgánulos recubiertos por membrana	Ausentes	Ausentes	Presentes
	Peptidoglucanos en la pared celular	Presente	Ausente	Ausente
	Lípidos de membrana	Hidrocarburos no ramificados		Hidrocarburos no ramificados
	RNA polimerasa	Una clase	Varias clases	Varias clases
	Aminoácido iniciador de la síntesis de proteínas	Formilmetio- nina	Metionina	Metionina
	Intrones (partes no codificantes de los genes)	Raros	Presentes en algunos genes	Presentes
	Respuesta a los antibióticos estreptomicina y cloranfenicol	Inhibe el crecimiento	No inhibe el crecimiento	No inhibe el crecimiento
	Historias asociadas con el DNA	Ausentes	Presentes	Presentes
	Cromosoma circular	Presente	Presente	Ausente
	Capacidad de crecer a temperaturas > 100 °C	No	Algunas especies	No

Los primeros procariontes que se clasificaron en el dominio Archaea son especies que viven en ambientes tan extremos que pocos organismos diferentes a ellos podrían sobrevivir en él. Estos individuos se denominan **extremófilos**, que significa "amantes" de las condiciones extremas (del griego *philos*, amante). Los extremófilos se subdividen en termófilos extremos, halófilos extremos y metanógenos.

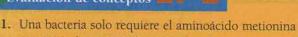
Los termófilos extremos (del griego thermos, caliente) prosperan en medios muy cálidos (fig. 27-1). Por ejemplo, las arqueas del género Sulfolobus viven en manantiales volcánicos ricos en azufre a temperaturas de hasta 90 °C. Pyrobolus fumarii, un termófilo extremo que vive alrededor de ventisqueros hidrotermales en las profundidades marinas de la Falla Dorsal del Atlántico Medio, pueden sobrevivir a temperaturas tan elevadas como 113 °C. Otro termófilo extremo, Pyrococcus furiosus, se emplea en biotecnología como fuente de DNA polimerasa para la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (véase cap. 20).

Los halófilos extremos (del griego halo, sal) viven en ambientes muy salinos, como, por ejemplo, el Gran Lago Salado y el Mar Muerto. Algunas especies meramente soportan la salinidad, mientras que otras requieren un ambiente con un contenido varias veces mayor de sal que el agua de mar. Las colonias de algunos halófilos extremos forman una espuma de color rojo purpúreo, que debe su color a la bacteriorrodopsina,

lo que determina el crecimiento de las colonias. Las células también producen proteínas que adhieren las células a los sustratos y entre sí. Los canales presentes en la biopelícula permiten que los nutrientes lleguen a las células en el interior y que se expulsen los desechos.

Los procariontes pertenecientes a distintas especies también cooperan. Por ejemplo, las bacterias que consumen sulfato y las arqueas que consumen metano coexisten en agregados de forma esférica en el fondo del océano. Las bacterias parecen usar los productos de desecho de las arqueas, como, por ejemplo, compuestos orgánicos e hidrógeno. Por último, las bacterias producen compuestos que ayudan a las arqueas a consumir el metano. Esta relación posee implicaciones globales: todos los años estas arqueas consumen una cantidad estimada de 300 mil millones de kilogramos de metano, que es un contribuyente importante al efecto invernadero (véase cap. 54).

Evaluación de conceptos



como nutriente orgánico y vive en cuevas oscuras. ¿Qué forma de nutrición emplea? Explique su respuesta.

2. ¿Cuáles son las fuentes de carbono y nitrógeno que

2. ¿Cuáles son las fuentes de carbono y nitrógeno que emplea la cianobacteria *Anabaena*?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

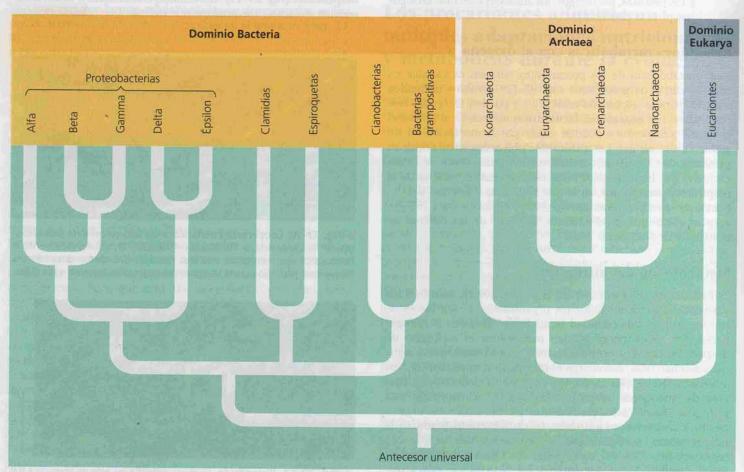
Concepto 27-3

La sistemática molecular ayuda a establecer la filogenia procarionte

Hasta fines del siglo xx, los científicos especialistas en sistemas basaban la taxonomía de los procariontes en criterios fenotípicos, como la forma, la motilidad, el modelo nutricional y la respuesta a la tinción de Gram. Estos criterios todavía son útiles en ciertos contextos, como, por ejemplo, para la identificación rápida de bacterias patógenas en el hemocultivo de un paciente. Pero, en relación con la filogenia de los procariontes, la comparación de estas características no revela la evolución claramente. No obstante, la aplicación de la sistemática molecular a la investigación de la filogenia de los procariontes ha producido resultados notables.

Lecciones de sistemática molecular

Como se comentó en el capítulo 25, los microbiólogos comenzaron a comparar las secuencias de los genes procariontes en la década de 1970. Empleando el RNA ribosómico de la subunidad pequeña (SSU-rRNA) como un marcador de las relaciones evolutivas, Carl Woese y sus colaboradores llegaron a la conclusión de que muchos procariontes clasifica-



▲ Fig. 27-12. Filogenia simplificada de los procariontes. Este árbol filogenético basado en datos moleculares señala las relaciones entre los grupos de procariontes comentados en este capítulo.

dos como bacterias estaban, en realidad, más relacionados con los eucariontes y pertenecían a un dominio propio, Archaea. Desde entonces, los microbiólogos han analizado cantidades crecientes de información genética, en algunos casos genomas completos, y llegaron a la conclusión de que unos pocos grupos taxonómicos tradicionales, como, por ejemplo, las cianobacterias, eran en realidad monofiléticos. Sin embargo, otros grupos, como las bacterias gramnegativas, están distribuidos a través de varios linajes. En la **figura 27-12** se muestra la posible filogenia de algunos de los principales taxones de procariontes de acuerdo con la sistemática molecular.

El análisis de la filogenia procarionte todavía está en marcha, pero ya se han definido dos conceptos importantes. Uno indica que la diversidad genética de los procariontes es inmensa. Cuando los investigadores comenzaron a secuenciar los genes de los procariontes, solo pudieron investigar las especies que podían cultivarse en el laboratorio: una pequeña minoría de todas las especies de procariontes. Los métodos desarrollados por Norman Pace de la University of Colorado, durante la década de 1980, permitieron a los investigadores actuales obtener muestras directas de material genético del ambiente. Cada año, esta "búsqueda genética" agrega nuevas ramas importantes al árbol de la vida (algunos investigadores sugirieron que ciertas ramas representan reinos completamente nuevos). Aunque solo se han caracterizado 4 500 especies de procariontes de forma completa, de acuerdo con algunas estimaciones, un puñado de tierra podría contener 10 000 especies de procariontes. Es entendible porque la determinación del conjunto completo de esta diversidad requerirá muchos años de investigación.

Otro concepto importante es el significado de la transferencia horizontal de genes en la evolución de los procariontes. Durante cientos de millones de años, los procariontes adquirieron genes de especies poco relacionadas entre sí y siguen haciéndolo en la actualidad. Como consecuencia, hay porciones significativas de los genomas de muchos procariontes que, en realidad, son mosaicos de genes importados de otras especies.

Se debe señalar que en la figura 27-12 hay una deducción clave basada en la sistemática molecular: la divergencia muy temprana de los procariontes en dos linajes principales, bacterias y arqueas.

Bacteria

El dominio Bacteria abarca a la gran mayoría de los procariontes que casi todas las personas conocen, desde las especies patógenas que producen angina estreptocócica hasta las especies beneficiosas usadas para fabricar queso gruyer. En las bacterias pueden hallarse todos los modelos de nutrición y metabolismo e incluso un pequeño grupo taxonómico de bacterias podría contener especies que desarrollan distintos modelos nutricionales. En la **figura 27-13** se describen con mayor detalle varios grupos importantes de bacterias.

Archaea

El dominio Archaea (también llamadas arqueobacterias o arqueas) comparte ciertos rasgos con las bacterias y otras características con los eucariontes (cuadro 27-2). Sin embargo, las arqueas también tienen cualidades únicas, como es lógico en un taxón que se desarrolló de manera independiente durante tanto tiempo.

Cuadro 27-2. Comparación de los tres dominios de la vida

CARACTERÍSTICA		DOMINIO		
	Bacteria	Archaea	Eukarya	
Envoltura nuclear	Ausente	Ausente	Presente	
Orgánulos recubiertos por membrana	Ausentes	Ausentes	Presentes	
Peptidoglucanos en la pared celular	Presente	Ausente	Ausente	
Lípidos de membrana	Hidrocarburos no ramificados		Hidrocarburos no ramificados	
RNA polimerasa	Una clase	Varias clases	Varias clases	
Aminoácido iniciador de la síntesis de proteínas	Formilmetionina	Metionina	Metionina	
Intrones (partes no codificantes de los genes)	Raros	Presentes en algunos genes	Presentes	
Respuesta a los antibióticos estreptomicina y cloranfenicol	Inhibe el crecimiento	No inhibe el crecimiento	No inhibe el crecimiento	
Histonas asociadas con el DNA	Ausentes	Presentes	Presentes	
Cromosoma circular	Presente	Presente	Ausente	
Capacidad de crecer a temperaturas > 100 °C	No	Algunas especies	No	

Los primeros procariontes que se clasificaron en el dominio Archaea son especies que viven en ambientes tan extremos que pocos organismos diferentes a ellos podrían sobrevivir en él. Estos individuos se denominan **extremófilos**, que significa "amantes" de las condiciones extremas (del griego *philos*, amante). Los extremófilos se subdividen en termófilos extremos, halófilos extremos y metanógenos.

Los termófilos extremos (del griego thermos, caliente) prosperan en medios muy cálidos (fig. 27-1). Por ejemplo, las arqueas del género Sulfolobus viven en manantiales volcánicos ricos en azufre a temperaturas de hasta 90 °C. Pyrobolus fumarii, un termófilo extremo que vive alrededor de ventisqueros hidrotermales en las profundidades marinas de la Falla Dorsal del Atlántico Medio, pueden sobrevivir a temperaturas tan elevadas como 113 °C. Otro termófilo extremo, Pyrococcus furiosus, se emplea en biotecnología como fuente de DNA polimerasa para la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (véase cap. 20).

Los halófilos extremos (del griego halo, sal) viven en ambientes muy salinos, como, por ejemplo, el Gran Lago Salado y el Mar Muerto. Algunas especies meramente soportan la salinidad, mientras que otras requieren un ambiente con un contenido varias veces mayor de sal que el agua de mar. Las colonias de algunos halófilos extremos forman una espuma de color rojo purpúreo, que debe su color a la bacteriorrodopsina,

Exploración de los grupos principales de Bacteria

GRUPO/DESCRIPCIÓN

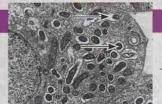
EJEMPLO

PROTEOBACTERIA

Este clado grande y diverso de bacterias gramnegativas abarca fotoautótrofos, quimioautótrofos y heterótrofos. Algunas proteobacterias son anaerobias y otras son aerobias. La sistemática molecular contemporánea reconoce cinco subgrupos de proteobacterias.

SUBGRUPO: PROTEOBACTERIA ALFA

Muchas de las especies de este subgrupo se asocian con huéspedes eucariontes. Por ejemplo, hay especies de *Rhizobium* que viven en nódulos dentro de las raíces de leguminosas (plantas de la familia del guisante y el haba), donde las bacterias convierten el N₂ atmosférico en compuestos que la planta huésped puede utilizar para sintetizar proteínas. Las especies del género *Agrobacterium* producen tumores en las plantas; la ingeniería genética utiliza estas bacterias para transportar DNA extraño a los genomas de plantas cultivadas (fig. 20-19). Como se explicó en el capítulo 26, los científicos determinaron la hipótesis de que la mitocondria evolucionó a partir de proteobacterias alfa aerobias por endosimbiosis.



Rhizobium (flechas) dentro de una célula de la raíz de una leguminosa (MET).

SUBGRUPO: PROTEOBACTERIA BETA

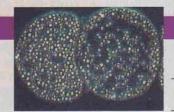
Este subgrupo con gran diversidad nutricional incluye *Nitrosomonas*, un género de bacterias del suelo que desempeña un papel importante en el reciclado de nitrógeno por medio de la oxidación del amonio (NH₄*) y la producción de nitrito (NO₂-) como producto de desecho.



Nitrosomonas (MET coloreada)

SUBGRUPO: PROTEOBACTERIA GAMMA

Los miembros de este grupo de organismos que realizan fotosíntesis son bacterias del azufre, como por ejemplo *Chromatium*, que obtienen energía mediante la oxidación de H₂S produciendo azufre como desecho. Algunas proteobacterias gamma heterótrofas son patógenas; por ejemplo, *Legionella* produce la enfermedad del legionario, *Salmonella* es responsable de algunos casos de intoxicación alimenticia y *Vibrio cholerae* causa cólera. *Escherichia coli*, un residente frecuente del intestino humano y de otros mamíferos, no suele ser patógeno en condiciones normales.



Chromatium; los glóbulos pequeños son desechos de azufre (MO)

SUBGRUPO: PROTEOBACTERIA DELTA

Este subgrupo abarca a la mixobacteria secretora de limo, que forma colonias elaboradas. Cuando la tierra se seca o los alimentos escasean, las células se unen para formar un cuerpo fructifero que libera esporas resistentes. Las esporas se activan y desarrollan colonias nuevas en ambientes favorables. Bdellovibrio es una proteobacteria delta que ataca a otras bacterias. Estos microorganismos atacan a sus presas a una velocidad de hasta 100 μ m/segundo (comparable a un ser humano que corre a 600 km/hora) y perforan la presa rotando a 100 revoluciones por segundo.



Cuerpos formadores de esporas de *Chondromyces crocatus*, una mixobacteria (MEB)



Bdellovibrio bacteriophorus que ataca a una bacteria más grande (MET coloreada)

SUBGRUPO: PROTEOBACTERIA ÉPSILON

La mayoría de las especies en este subgrupo son patógenas para los seres humanos u otros animales. Las proteobacterias épsilon incluyen *Campylobacter*, que produce septicemia e inflamación intestinal y *Helicobacter pylori*, que produce úlceras gástricas.



Helicobacter pylori (MET coloreada)

GRUPO/DESCRIPCIÓN

CLAMIDIAS

Estos parásitos solo pueden sobrevivir dentro de las células animales y dependen de sus huéspedes para obtener recursos tan básicos como el ATP. Las paredes gramnegativas de las clamidias son inusuales porque carecen de peptidoglucano. Una especie, *Chlamydia trachomatis*, es la causa más frecuente de ceguera en el mundo y también produce uretritis no gonocócica, la enfermedad de transmisión sexual más común en los Estados Unidos.

EJEMPLO

2,5 µm

Chlamydia (flechas) dentro de una célula animal (MET coloreada)

ESPIROQUETAS

Estas bacterias helicoidales heterótrofas se desplazan a través del medio ambiente por medio de filamentos internos rotatorios similares a flagelos. Muchas espiroquetas viven de forma libre, mientras que otras son parásitos patógenos evidentes: *Treponema pallidum* produce sífilis y *Borrelia burgdorferi* ocasiona la enfermedad de Lyme.



5 mm

Leptospira, una espiroqueta (MET coloreada)

BACTERIAS GRAMPOSITIVAS

Las bacterias grampositivas rivalizan con las proteobacterias en relación con su diversidad. Las especies de un subgrupo, los actinomicetos (del griego *mykes*, hongo, con los cuales se confundieron estas bacterias en una oportunidad), forman colonias que contienen cadenas ramificadas de células. Hay dos especies de actinomicetos que producen tuberculosis y lepra. Sin embargo, la mayor parte de estos organismos viven libres y descomponen la materia orgánica de la tierra; sus secreciones son parcialmente responsables del olor a tierra" del suelo fértil. Algunas compañías farmacéuticas cultivan especies habitantes del suelo del género *Streptomyces* para producir antibióticos, como, por ejemplo, estreptomicina.

Además de las colonias de actinomicetos, las bacterias grampositivas abarcan muchas especies solitarias, como, por ejemplo, *Bacillus anthracis* (fig. 27-9) que produce carbunco, y *Clostridium botulinum* que causa botulismo. Varias especies de *Staphylococcus* y *Streptococcus* también son bacterias grampositivas.

Los micoplasmas son las únicas bacterias conocidas que carecen de paredes celulares. Además son las más pequeñas de todas las células conocidas, con diámetros tan diminutos como 0,1 µm, sólo alrededor de cinco veces más grandes que un ribosoma. Los micoplasmas tienen genomas muy pequeños; por ejemplo, Mycoplasma genitalium cuenta sólo con 517 genes. Muchos micoplasmas son bacterias que viven aisladas en la tierra, pero otras son patógenas, como, por ejemplo, una especie que produce un tipo de neumonía en los seres humanos.



5 um

Streptomyces, fuente de muchos antibióticos (microscopia electrónica de barrido coloreada)



Tan

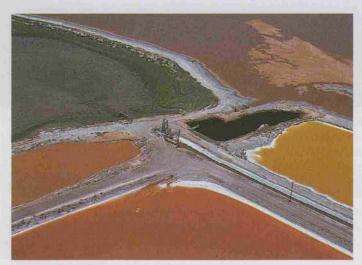
Cientos de micoplasmas que cubren un fibroblasto humano (MEB coloreada)

CIANOBACTERIAS

Estos fotoautótrofos son los únicos procariontes que realizan fotosíntesis para producir oxígeno en forma similar a las plantas (en realidad, es probable que los cloroplastos hayan evolucionado de una cianobacteria endosímbiótica; véase capítulo 26). Tanto las cianobacterias solitarias como las que forman colonias sen abundantes en todos los ambientes con agua y representan una enorme cantidad de alimento para los ecosistemas de agua dulce y marinos. Algunas colonias filamentosas tienen células especializadas en la fijación de nitrógeno, que es el proceso que convierte el N₂ atmosférico en compuestos que pueden incorporarse en las proteínas y en otras moléculas orgánicas (véase fig. 27-10).



Dos especies de *Oscillatoria*, una cianobacteria filamentosa (MO)



▲ Fig. 27-14. Halófilos extremos. Las coloridas arqueas "amantes de la sal" prosperan en estos estanques cerca de San Francisco que se emplean para la producción comercial de sal y contienen agua con una concentración de sal entre cinco y seis veces superior a la del agua de mar.

un pigmento fotosintético muy similar a los pigmentos visuales presentes en la retina de los vertebrados (fig. 27-14).

Los **metanógenos** se denominan de esa manera debido a su forma exclusiva de obtener energía. Estos organismos usan CO_2 para oxidar H_2 , liberando metano como producto de desecho. Como se clasifican entre los anaerobios más estrictos, los metanógenos se intoxican en presencia de O_2 . Algunas especies viven en pantanos y ciénagas donde otros organismos consumen todo el O_2 . El "gas de los pantanos" que se detecta en estos ambientes es el metano producido por estas arqueas. Otras especies de metanógenos habitan en ambientes anaerobios dentro del intestino del ganado, termitas y otros herbívoros, donde desempeñan un papel esencial para la nutrición de estos animales. Los metanógenos también participan en forma activa como descomponedores en las plantas de depuración de las aguas cloacales.

Todos los halófilos extremos y los metanógenos conocidos son miembros de un clado denominado Euryarchaeota (del griego eurys, "amplio", que hace referencia al amplio hábitat de estos procariontes). Euryarchaeota también incluye a algunos termófilos extremos, aunque la mayoría de las especies termófilas pertenecen a un segundo filo, Crenarchaeota (cren significa "manantial", como en las aguas termales). La búsqueda genética ha revelado que tanto Euryarchaeota como Crenarchaeota cuentan con muchas especies de arqueas que no son extremófilas. Estas especies viven en ambientes variables, como tierra de granjas, sedimentos de un lago o aguas superficiales del mar abierto.

En la actualidad continúan los hallazgos que permiten actualizar el cuadro de la filogenia de las arqueas. En 1996, los investigadores tomaron muestras de aguas termales del Parque Nacional de Yellowstone, donde descubrieron arqueas que no parecían pertenecer a los filos Euryarchaeota o Crenarchaeota. Estos autores clasificaron a estas arqueas en un clado nuevo, Korarchaeota (del griego koron, hombre joven). Como es el linaje más antiguo en el dominio de Archeae, Korarchaeota puede ofrecer claves para comprender la evolución inicial de la vida en la Tierra. En 2002, los investigadores que exploraban

las aberturas hidrotermales de la costa de Islandia descubrieron células de arquea que solo medían 0,4 µm de diámetro unidas a un crenarchaeota mucho más grande. El genoma de la arquea diminuta es uno de los más pequeños que se conocen y contiene solo alrededor de 500 000 pares de bases. El análisis del genoma indica que este procarionte pertenece a un cuarto clado de arqueas que ahora se denomina Nanoarchaeota (del griego nanos, enano). Durante el primer año desde la creación de este clado se aislaron otras tres secuencias de DNA de especies de Nanoarchaeota: una de aguas termales de Yellowstone, una de aguas termales de Siberia y una de un abertura hidrotermal en el Pacífico. Puesto que la búsqueda continúa parece probable que el árbol que se ilustra en la figura 27-12 se modifique durante los próximos años.

Evaluación de conceptos 🚄



- Explique la forma en que la sistemática molecular ha aumentado nuestro conocimiento sobre la filogenia de los procariontes.
- 2. ¿Qué característica comparten la sífilis y la enfermedad de Lyme?
- 3. ¿Qué características permiten que algunas especies de arqueas vivan en ambientes extremos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 27-4

Los procariontes desempeñan papeles esenciales en la biosfera

Si los seres humanos desaparecieran del planeta mañana, la vida en la Tierra continuaría para la mayoría de las demás especies. Pero los procariontes son tan importantes para la biosfera que si llegaran a desaparecer, las perspectivas de supervivencia del resto de las formas de vida serían sombrías.

Reciclado de productos químicos

Los átomos que constituyen las moléculas orgánicas en todos los seres vivos en algún momento formaron parte de compuestos inorgánicos en la tierra, el aire y el agua. Tarde o temprano, estos átomos regresarán a estos medios. Los ecosistemas dependen del reciclado continuo de elementos químicos entre los componentes vivos y no vivos del medio ambiente y los procariontes desempeñan un papel importante en este proceso. Por ejemplo, los procariontes quimioheterótrofos actúan como descomponedores porque degradan los cadáveres, los vegetales muertos y los productos de desecho y, de esta manera, crean fuentes de carbono, nitrógeno y otros elementos (véase el capítulo 54, donde se hace un comentario detallado de los ciclos químicos.)

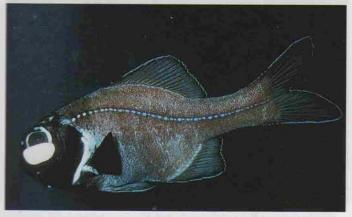
Los procariontes también convierten los compuestos inorgánicos en formas que pueden ser incorporadas por otros organismos. Por ejemplo, los procariontes autótrofos utilizan CO_2 para sintetizar compuestos orgánicos, que luego comienzan a circular a través de las cadenas alimentarias. Las cianobacterias producen

O₂ atmosférico y algunas especies también fijan nitrógeno en una forma que otros organismos pueden utilizar para sintetizar proteínas.

Relaciones simbióticas

De la misma manera que algunos procariontes desarrollan asociaciones beneficiosas con otros procariontes (cooperación metabólica), otros mantienen relaciones íntimas similares con eucariontes. La relación ecológica entre organismos de especies diferentes que están en contacto directo se denomina simbiosis de una palabra griega que significa "vivir juntos"). Si uno de los organismos simbióticos es mucho más grande que el otro, el más grande se denomina huésped y el más pequeño simbionte. Las relaciones simbióticas se clasifican en mutualismo, comensalismo o parasitismo. En el mutualismo, los organismos que participan de la simbiosis se benefician (fig. 27-15). En el comensalismo, un organismo se beneficia y el otro no se perjudica ni se beneficia de forma significativa (el comensalismo es raro en la naturaleza, como se comentará con mayor detalle en el capítulo 53). En el parasitismo, un organismo denominado parásito vive a expensas del huésped.

El bienestar de muchos eucariontes -incluso de nosotros mismos- depende de procariontes mutualistas. Por ejemplo, el intestino humano alberga una cantidad estimada entre 500 y 1 000 especies de bacterias; sus células superan en 10 veces la cantidad total de células en el cuerpo humano. Muchas de estas especies son mutualistas y se encargan de digerir los alimentos que el intestino no puede degradar. En 2003, científicos de la Washington University of St. Louis publicaron el primer genoma completo de uno de estos mutualistas intestinales, Bacteroides thetaiotaomicron. El genoma consiste en una gran cantidad de genes comprometidos en la síntesis de hidratos de carbono, vitaminas y otros nutrientes necesarios para la vida del ser humano. La bacteria envía señales que activan genes humanos que desamollan la red de vasos sanguíneos intestinales necesaria para absorber los nutrientes. Otras señales inducen a las células humanas a producir compuestos antimicrobianos que no afectan B. thetaiotaomicron. El mantenimiento de otras bacterias competidoras fuera del intestino beneficia tanto a B. thetaiotaomicron como a su huésped humano.



▲ Fig. 27-15. Mutualismo: "luces frontales" bacterianas. El óvalo brillante debajo del ojo del pez abisal (Photoblepharon palpebratus) es un órgano que alberga a bacterias bioluminiscentes. El pez utiliza la luz para atraer a las presas y para enviar señales a posibles parejas. La bacteria recibe nutrientes del pez.

Evaluación de conceptos



- Aunque los procariontes individuales pueden ser diminutos, son gigantes en relación con su impacto global sobre la Tierra y la vida sobre el planeta. Explique esta afirmación.
- **2.** Explique por qué la relación entre los seres humanos y *B. thetaiotaomicron* es un ejemplo de mutualismo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 27-5

Los procariontes ejercen efectos nocivos y beneficiosos sobre los seres humanos

Si bien los procariontes más conocidos son los que producen enfermedades en los seres humanos, estos patógenos sólo representan una pequeña fracción de las especies de procariontes. Hay muchos otros que desarrollan interacciones positivas con los seres humanos e incluso son herramientas esenciales para la agricultura y la industria.

Procariontes patógenos

Las especies de procariontes que parasitan al ser humano merecen su reputación negativa. En forma global, los procariontes producen alrededor de la mitad de todas las enfermedades humanas. Entre 2 y 3 millones de personas mueren cada año debido a la tuberculosis pulmonar, enfermedad producida por el bacilo *Mycobacterium tuberculosis*, mientras que otros 2 millones mueren debido a diversas enfermedades diarreicas producidas por otros procariontes. En los Estados Unidos, la enfermedad infecciosa más diseminada es la enfermedad de Lyme (fig. 27-16), que se produce por una bacteria transmitida por ciertos ácaros (conocidos como garrapatas) que viven sobre los ciervos y los ratones campestres y, si no se trata, causa artritis progresiva, cardiopatía y trastornos nerviosos.

Los procariontes patógenos suelen producir enfermedades por medio de venenos, que se clasifican como exotoxinas o endotoxinas. Las **exotoxinas** son proteínas secretadas por los procariontes. El cólera, una enfermedad diarreica peligrosa, se debe a una exotoxina secretada por la proteobacteria *Vibrio cholerae*. Esta exotoxina estimula a las células intestinales para que secreten iones cloruro hacia la luz intestinal, lo que determina la eliminación de agua por ósmosis. Las exotoxinas pueden producir enfermedades, incluso en ausencia de los procariontes que las fabrican. Por ejemplo, la enfermedad mortal botulismo se debe a la toxina botulínica, una exotoxina secretada por la bacteria grampositiva *Clostridium botulinum* que fermenta alimentos envasados de forma inapropiada.

Las **endotoxinas** son componentes lipopolisacáridos de la membrana externa de las bacterias gramnegativas. A diferencia de las exotoxinas, las endotoxinas solo se liberan cuando las bacterias mueren y sus paredes celulares se rompen. Entre las bacterias productoras de endotoxinas se encuentran casi todas las especies del género *Salmonella*, que no se encuentran en condiciones normales en animales sanos. *Salmonella typhi* produce



▲ Fig. 27-16. Enfermedad de Lyme. Los ácaros del género *lxodes* diseminan la enfermedad por medio de la transmisión de la espiroqueta *Borrelia burgdorferi* (MEB coloreada). Se desarrolla un gran exantema anular en el sitio de la picadura del ácaro, como se ilustra en la fotografía de la parte inferior de la pierna de una persona.

fiebre tifoidea y otras especies de Salmonella, algunas de las cuales suelen hallarse en las aves, producen intoxicación de los alimentos.

Desde el siglo XIX, los avances en el saneamiento logrados en el mundo desarrollado han reducido de forma significativa la amenaza de los procariontes patógenos. Los antibióticos salvan muchas vidas y disminuyen la incidencia de enfermedades. Sin embargo, en la actualidad, se observa la evolución de resistencia a los antibióticos en muchas cepas de procariontes. Como se comentó con anterioridad, la reproducción rápida de los procariontes permite que los genes que confieren resistencia se multipliquen con rapidez en las poblaciones de procariontes, como resultado de la selección natural y de que estos genes pueden transmitirse a otras especies por transferencia horizontal de genes.

La transferencia horizontal de genes también puede diseminar genes asociados con la virulencia y transformar procariontes inocuos en condiciones normales en patógenos mortales. Por ejemplo, E. coli es un simbionte inocuo habitual que vive en el intestino humano, pero han aparecido cepas patógenas que producen diarrea sanguinolenta. Una de las cepas más peligrosas, denominada O157:H7, despertó la atención de los microbiólogos en 1982. En la actualidad, ésta representa una amenaza global; solo en los Estados Unidos se producen 75 000 casos de infección por O157:H7 al año, frecuentemente de carne contaminada. En 2001, un equipo internacional de científicos secuenció el genoma de O157:H7 y lo comparó con el genoma de una cepa inocua de E. coli denominada K-12. Estos científicos descubrieron que 1 387 de los 5 416 genes de O157:H7 no estaban en K-12. Estos 1387 genes deben haberse incorporado en el genoma de O157:H7 por transferencia horizontal de genes, sobre todo, a través de la acción de bacteriófagos (fig. 18-16). Muchos de los genes importados se asocian con la invasión patogénica del huésped desarrollada por la bacteria. Por ejemplo, algunos genes codifican exotoxinas que permiten que O157:H7 se adhiera a la pared intestinal y extraiga nutrientes.

Los procariontes patógenos representan una amenaza potencial como armas del bioterrorismo. En octubre de 2001 se encontraron endosporas de *Bacillus anthracis*, la bacteria que produce el carbunco, en sobres enviados por correo a miembros de medios de comunicación y del senado estadounidense. Dieciocho personas desarrollaron carbunco y cinco murieron. Otros procariontes, que podrían ser candidatos a convertirse en armas, son *C. botulinum* y *Yersinia pestis*, que producen epidemias. Esta amenaza estimuló una investigación intensa relacionada con las especies de procariontes patógenos. En mayo de 2003, los científicos del Institute for Genomic Research of Maryland publicaron el genoma completo de la cepa de *B. anthracis* que se empleó en el ataque de octubre de 2001 en un intento por desarrollar vacunas y antibióticos nuevos.

Procariontes en investigación y tecnología

Para destacar el aspecto positivo de los procariontes, se debe señalar que se obtienen muchos beneficios de las capacidades metabólicas de estos organismos. Por ejemplo, desde hace tiempo, los seres humanos utilizan las bacterias para convertir la leche en queso y yogurt. Durante los últimos años, los amplios conocimientos obtenidos sobre procariontes condujeron a una "explosión" de nuevas aplicaciones en biotecnología; el empleo de *E. coli* en clonación de genes y de *Agrobacterium tumefaciens* para producir plantas transgénicas representa dos ejemplos de estas aplicaciones (véase cap. 20).

Los procariontes son los responsables principales de la biorremediación, que consiste en el empleo de organismos para eliminar contaminantes de la tierra, el aire o el agua. Por ejemplo, las bacterias y las arqueas anaerobias descomponen la materia orgánica en las aguas cloacales y la transforman en material que se puede utilizar como relleno o como fertilizante después de su esterilización química. Otras aplicaciones de la biorremediación son la destrucción de desechos radioactivos y la limpieza de derrames de petróleo (fig. 27-17).

En la industria de la minería, los procariontes ayudan a recuperar metales entre los minerales. Las bacterias contribuyen a la



▲ Fig. 27-17. Biorremediación de un escape de petróleo. Un trabajador esparce fertilizante en una playa de Alaska que recibió petróleo de un barco. Los fertilizantes estimulan el crecimiento de bacterias nativas que inician la degradación del petróleo; en algunos casos, aceleran cinco veces el proceso natural de degradación.

extracción de más de 30 mil millones de kilogramos de sulfuro de cobre al año. Mediante el empleo de otros procariontes para extraer oro de los minerales, una industria de la nación africana de Ghana procesa 1 millón de kilogramos de concentrado de oro por día, alrededor de la mitad del oro que constituye su comercio internacional.

En la actualidad, la ingeniería genética permite modificar a los procariontes para que produzcan vitaminas, antibióticos, hormonas y otros compuestos (véase cap. 20). Una de las ideas más radicales para la modificación de los procariontes provino de Craig Venter (uno de los líderes del Proyecto Genoma Humano), que anunció que él y sus colegas intentaban construir "cromosomas sintéticos" para procariontes; en realidad, crear especies nuevas. Venter espera poder "diseñar" procariontes que puedan desarrollar tareas específicas, como, por ejemplo, sintetizar grandes cantidades de hidrógeno para reducir la dependencia de los combustibles fósiles.

Los beneficios de los procariontes derivan, sobre todo, de sus diversas formas de nutrición y metabolismo. Toda esta versatilidad metabólica evolucionó antes de la aparición de los avances estructurales que precedieron al desarrollo de los organismos eucariontes, que representan el tema central del resto de esta unidad.

Evaluación de conceptos



- 1. Diferencie las exotoxinas de las endotoxinas.
- 2. ¿Qué características de los procariontes los convierten en una amenaza potencial relacionada con el bioterrorismo?
- 3. Identifique, por lo menos, dos formas a través de las cuales los procariontes afectan a su vida de forma positiva en la actualidad.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 27

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 27



Las adaptaciones estructurales, funcionales y genéticas contribuyen al éxito de los procariontes

- ► Estructuras de la superficie celular (pp. 534-536). Casi todos los procariontes tienen una pared celular. Las bacterias grampositivas y gramnegativas tienen paredes con estructuras diferentes. Muchas especies poseen una cápsula, fimbrias y pili por fuera de la pared celular, que contribuyen a que las bacterias se adhieran entre sí o a un sustrato.
- Movilidad (pp. 536-537). La mayoría de las bacterias móviles se impulsan mediante flagelos, que tienen una estructura y una función diferentes de las de los flagelos de los eucariontes. En ambientes heterogéneos, muchos procariontes pueden acercarse a ciertos estímulos o alejarse de ellos.
- Organización interna y genómica (p. 537). Las células procariontes carecen de compartimentación compleja. El genoma típico de los procariontes está compuesto por un anillo de DNA que no está rodeado por una membrana. Algunas especies también tienen anillos de DNA más pequeños denominados plásmidos.
- Reproducción y adaptación (pp. 537-538). Los procariontes se reproducen con rapidez por fisión binaria. Muchos de estos organismos forman endosporas, que pueden permanecer viables en condiciones inhóspitas durante siglos. La reproducción rápida y la transferencia horizontal de genes facilitan la evolución de los procariontes en ambientes cambiantes.

Concepto 2722

Los procariontes adquirieron múltiples adaptaciones nutricionales y metabólicas durante la evolución

- En los procariontes pueden observarse cuatro modelos de nutrición: fotoautótrofos, quimioautótrofos, fotoheterótrofos y quimioheterótrofos (pp. 538-539).
- ▶ Relaciones metabólicas con el oxígeno (p. 539). Los aerobios obligados requieren O₂, los anaerobios obligados se intoxican con el O₂ y los anaerobios facultativos pueden vivir con O₂ o sin él.

- Metabolismo del nitrógeno (p. 539). Los procariontes pueden metabolizar una amplia variedad de compuestos nitrogenados. Algunos pueden convertir el nitrógeno atmosférico en amoníaco por medio de un proceso denominado fijación de nitrógeno.
- Cooperación metabólica (pp. 539-540). Muchos procariontes dependen de las actividades metabólicas de otros procariontes. En la cianobacteria Anabaena, las células que realizan fotosíntesis intercambian productos metabólicos con las células que fijan nitrógeno. Algunos procariontes pueden formar colonias que cubren las superficies y se denominan biopelículas; en algunos casos, pueden estar compuestas por diferentes especies.

Concepto 27-3

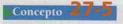
La sistemática molecular ayuda a establecer la filogenia procarionte

- Lecciones de sistemática molecular (pp. 540-541). La sistemática molecular permite realizar una clasificación filogenética de los procariontes, lo que facilita que los sistemáticos identifiquen clados principales nuevos.
- Bacteria (p. 541). Hay varios tipos nutricionales distribuidos entre los grupos principales de bacteria. Los dos grupos más grandes son las proteobacterias y las bacterias grampositivas.
- Archaea (pp. 541-544). Las arqueas comparten algunos rasgos con las bacterias y otras características con los eucariontes. Algunas arqueas viven en ambientes extremos; este grupo abarca los termófilos extremos, los halófilos extremos y los metanógenos.

Concepto 27-4

Los procariontes desempeñan papeles esenciales en la biosfera

- Reciclado de productos químicos (pp. 544-545). La descomposición producida por los procariontes heterótrofos y las actividades sintéticas desarrolladas por los procariontes autótrofos y fijadores de nitrógeno contribuyen al reciclado de elementos en los ecosistemas.
- ▶ Relaciones simbióticas (p. 545). Muchos procariontes viven con otros organismos en relaciones simbióticas: mutualismo, comensalismo o parasitismo.



Los procariontes ejercen efectos nocivos y beneficiosos sobre los seres humanos

- Procariontes patógenos (pp. 545, 546). Los procariontes patógenos típicos producen enfermedades a través de la liberación de exotoxinas o endotoxinas que son armas potenciales para el bioterrorismo. La transferencia horizontal de genes puede transmitir genes asociados con virulencia a cepas inocuas.
- ▶ Procariontes en investigación y tecnología (pp. 546, 547). Los experimentos con procariontes como E. coli y A. tumefaciens permitieron lograr avances importantes en la tecnología del DNA. Los procariontes constituyen herramientas importantes para la biorremediación, la minería y la síntesis de vitaminas, antibióticos y otros productos.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es verdadera con respecto a los peptidoglucanos?
 - a. Están compuestos de polímeros de azúcar modificado.
 - b. Sirven como anclaje para otras moléculas sobre la superficie de una bacteria.
 - c. Las bacterias grampositivas tienen una cantidad relativamente abundante de estos compuestos.
 - d. Se encuentran en las paredes celulares de todos los procariontes.
 - e. Se localizan en el exterior de la membrana plasmática de la mayoría de las bacterias.
- 2. Los fotoautótrofos usan:
 - a. Luz como fuente de energía y CO, como fuente de carbono.
 - b. Luz como fuente de energía y metano como fuente de carbono.
 - c. N₂ como fuente de energía y CO₂ como fuente de carbono.
 - d. CO2 como fuente de energía y de carbono.
 - e. H₂S como fuente de energía y CO₂ como fuente de carbono.
- 3. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es verdadera?
 - a. Las arqueas y las bacterias tienen lípidos de membrana diferentes.
 - b. Tanto las arqueas como las bacterias suelen carecer de orgánulos rodeados por membrana.
 - c. Las paredes celulares de las arqueas carecen de peptidoglucanos.
 - d. Sólo las bacterias tienen histonas asociadas con el DNA.
 - e. Entre las bacterias se incluyen las espiroquetas.
- 4. ¿Cuál de las siguientes características de la biología de los procariontes implica la cooperación metabólica entre células?
 - a. Fisión binaria
- d. Biopelículas
- b. Formación de endosporas.
- e. Fotoautotrofismo
- c. Liberación de endotoxinas
- 5. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre las arqueas no es verdadera?
 - a. Entre las arqueas se incluyen las euryarchaeotas y las crenarchaeotas.
 - b. Entre las arqueas se incluyen metanógenos y termófilos extremos.
 - c. Las arqueas no se encuentran en ambientes terrestres.
 - d. Las arqueas comparten características con las bacterias y con los eucariontes.
 - e. Las arqueas se diferencian de las bacterias, en parte, gracias a las definiciones de la sistemática molecular.
- 6. ¿Qué grupo de procariontes está apareado de forma errónea con sus miembros?
 - a. Proteobacterias: diversas bacterias gramnegativas
 - b. Chlamydia: parásitos intracelulares

- c. Espiroquetas: heterótrofos helicoidales
- d. Bacterias grampositivas: simbiontes en nódulos presentes en la raíz de leguminosas
- e. Cianobacterias: fotoautótrofos solitarios y en colonias
- 7. ¿Qué relación existe entre la bacteria productora de la enfermedad de Lyme *B. burgdorferi* y los seres humanos?
 - a. Mutualismo
- d. Cooperación metabólica
- b. Comensalismo
- e. Ninguna
- c. Parasitismo
- 8. La eritromicina actúa como antibiótico sobre todo por medio de la inhibición de la capacidad de algunos procariontes de:
 - a. Formar esporas.
 - b. Replicar su DNA.
 - c. Sintetizar paredes celulares normales.
 - d. Sintetizar proteínas en los ribosomas.
 - e. Sintetizar ATP.
- 9. Una fotosíntesis productora de O₂ similar a la que realizan las plantas se observa en
 - a. Cianobacterias
- e. Bacterias quimioautótrofas
- b. Clamidias
- d. Actinomicetos
- c. Arqueas
- 10. Un ejemplo de biorremediación es:
 - a. El uso de procariontes para tratar el agua cloacal o limpiar escapes de petróleo.
 - b. La producción de antibióticos en cultivos de procariontes.
 - c. La aplicación de las bacterias para crear plantas transgénicas.
 - d. La introducción de bacterias parasitarias para destruir otras bacterias.
 - e. Todas las anteriores.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Los profesionales de la salud de todo el mundo están preocupados por el resurgimiento de enfermedades producidas por bacterias resistentes a los antibióticos tradicionales. Por ejemplo, las bacterias resistentes a los antibióticos producen una epidemia de tuberculosis, enfermedad pulmonar que se disemina a través de gotitas de saliva que se encuentran en el aire. Los fármacos pueden disminuir los síntomas en unas pocas semanas, pero tardan mucho más tiempo en detener la infección y es probable que los pacientes suspendan los tratamientos mientras las bacterias todavía se encuentran en sus organismos. ¿Por qué los procariontes pueden volver a reinfectar con rapidez a un paciente si no se eliminan de forma completa? ¿Cómo podría este hecho influir en la evolución de patógenos resistentes a fármacos?

Problemas científicos

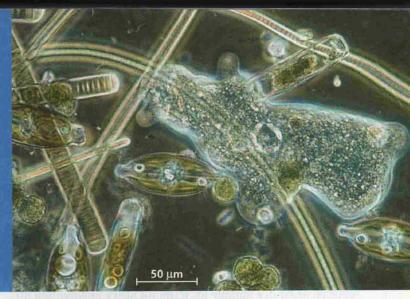
Se entera de que unos científicos investigan la posibilidad de crear especies nuevas de procariontes mediante ingeniería genética. ¿Cuáles son los riesgos y los beneficios potenciales de un proyecto de esta naturaleza? ¿Qué información relacionada con esta investigación puede basarse en la evolución natural y en la biología evolutiva de los procariontes?

Ciencia, tecnología y sociedad

Muchos periódicos locales publican regularmente una lista de restaurantes en los cuales los inspectores consideran que la higiene es inadecuada. Consiga un informe de este tipo y subraye los casos que probablemente estén asociados con una contaminación potencial de los alimentos con procariontes patógenos.



Protistas



▲ Fig. 28-1. Eucariontes unicelulares y coloniales en una gota de aqua de un estanque (MO).

Conceptos clave

- 28-1 Los protistas constituyen un grupo muy variado de eucariontes
- 28-2 Las diplomónadas y los parabasálidos tienen mitocondrias modificadas
- 28-3 Los euglenozoos tienen flagelos con una estructura interna única
- 28-4 Los alveolados tienen sacos por debajo de la membrana plasmática
- 28-5 Los estramenópilos tienen flagelos "pilosos" y lisos
- 28-6 Los cercozoos y los radiolarios tienen seudópodos filiformes
- 28-7 Los amebozoos tienen seudópodos lobulados
- 28-8 Las algas rojas y las algas verdes son los parientes más cercanos de las plantas terrestres

Panorama general

Un mundo en una gota de agua

ncluso a bajo aumento, un microscopio óptico puede revelar una colección sorprendente de microorganismos en una gota de agua extraída de un estanque (fig. 28-1). Algunos de estos organismos diminutos se impulsan a sí mismos por medio de flagelos móviles, mientras que otros se arrastran con apéndices similares a burbujas. Ciertos organismos parecen joyas en miniatura; otros se asemejan a glóbulos verdes rodantes. Estas hermosas criaturas pertenecientes a muchos reinos diferentes del grupo eucarionte, y en su mayor parte unicelulares, se denominan de manera informal protistas. Estos seres han intrígado a los científicos durante más de 300 años, desde que el microscopista holandés Antoni van Leeuwenhoek los observó por primera vez. En relación con su descubrimiento de estos microorganismos, este autor escribió: "Mi vista no ha captado jamás una imagen más bella que ésta".

En el pasado, los taxonomistas clasificaban a todos los protistas en un solo reino, Protista. Sin embargo, los avances en la sistemática de los eucariontes determinaron la división de este reino. Se estableció que, en realidad, el reino Protista era parafilético (véase fig. 25-10). Algunos protistas están más relacionados con las plantas, hongos o animales que con otros protistas. En consecuencia, el reino Protista se abandonó y, en la actualidad, algunos biólogos reconocen varios linajes de protistas como reinos por derecho propio. La mayoría de los biólogos utiliza el término protista pero solo por conveniencia para denominar a los eucariontes que no pertenecen a las plantas, animales u hongos.

En este capítulo se definirán algunos de los grupos de protistas más significativos; se describirán sus adaptaciones estructurales y bioquímicas, y también su enorme impacto sobre los ecosistemas, la industria y la salud humana.

Concepto 28-1

Los protistas constituyen un grupo muy variado de eucariontes

En relación con la naturaleza parafilética del grupo, que en un primer momento se denominó Protista, no es sorprendente que solo se puedan establecer unas pocas características generales de este grupo sin excepciones. De hecho, los protistas presentan una diversidad estructural y funcional más amplia que cualquier otro grupo de organismos.

La mayoría de los protistas son unicelulares, aunque hay algunas especies coloniales y multicelulares. Parece lógico considerar a los protistas unicelulares como los eucariontes más simples, pero a nivel celular, muchos protistas son extremadamente complejos, son las células más elaboradas. Es lógico esperar esta complejidad en organismos que deben llevar a cabo las funciones básicas de todas las células especializadas de un organismo multicelular dentro de los límites de una sola célula.

Los protistas son los organismos con mayor diversidad nutricional de todos los eucariontes. Algunos protistas son fotoautótrofos y contienen cloroplastos. Otros son heterótrofos y absorben moléculas orgánicas o ingieren partículas alimentarias más grandes. Además, hay otros organismos denominados mixótrofos, que combinan la fotosíntesis con la nutrición heterótrofa. Los organismos fotoautótrofos, heterótrofos y mixótrofos surgieron en forma independiente en muchos linajes de protistas. La distinción entre estos modelos nutricionales ayuda a comprender las funciones de los protistas en las comunidades biológicas. En un contexto ecológico de este tipo, los protistas se pueden dividir en tres categorías: protistas que realizan fotosíntesis (similares a las plantas) o algas, protistas que ingieren alimentos (similares a los animales) o protozoos y protistas que absorben nutrientes (similares a los hongos), que no tienen otro nombre general. Sin embargo, se debe recordar que aunque los términos alga y protozoo son útiles para describir la ecología de los protistas, no representan grupos monofiléticos.

Los ambientes donde viven los protistas también son diversos (fig. 28-2). La mayoría de los protistas son acuáticos y se encuentran en todos los sítios donde hay agua, incluso en ambientes terrestres húmedos, como tierra y hojas húmedas. Hay muchos protistas que viven en el fondo de océanos; lagos y estanques, adheridos a rocas y a otros sustratos o que se arrastran a través de la arena y los sedimentos. También los protistas son componentes importantes del plancton (del griego planktos, errante), que está compuesto por comunidades de organismos que flotan de forma pasiva cerca de la superficie del agua. El fitoplancton (algas y cianobacterias planctónicas) constituye la base de la mayoría de las cadenas alimenticias marinas y de agua dulce. Además de estas especies libres, muchos protistas se desarrollan como simbiontes en otros organismos.

Los protistas tienen ciclos de reproducción y de vida muy diversos. Algunos solo pueden reproducirse de forma asexual; otros, sin embargo, pueden desarrollarse de manera sexual o, por lo menos, emplean los procesos sexuales de meiosis y singamia. En los protistas se pueden hallar los tres tipos básicos de ciclos de vida sexual (véase fig. 13-6), con ninguno de ciertas variaciones que no se corresponden de forma exacta con estos tipos. En este capítulo se comentarán los ciclos de vida de varios grupos de protistas.

Endosimbiosis en la evolución de los eucariontes

¿Qué originó la enorme diversidad de protistas presentes en la actualidad? Hay evidencias contundentes que indican que gran parte de la diversidad de los protistas se debe a la endosimbiosis, un proceso por medio del cual algunos organismos unicelulares fagocitaron a otras células, que se convirtieron en endosimbiontes y, por último, se transformaron en orgánulos de la célula huésped. Por ejemplo, como se comentó en el capítulo 26, es probable que los primeros eucariontes adquirieran las mitocondrias por medio de la endocitosis de proteobacterias alfa. El origen de las mitocondrias se ha confirmado por el hecho de que todos los eucariontes evaluados hasta ahora tienen mitocondrias o muestran signos de haberlas tenido en el pasado.

Los biólogos sugieren que en un momento más avanzado de la evolución de los eucariontes, un linaje de eucariontes heterótrofos adquirió un endosimbionte adicional –una cianobacte-



(b) Ceratium tripos, un inoflagelado marino unicelular (MO)



(c) Delesseria sanguinea, una alga roja marina multicelular



(d) Spirogyra, alga verde filamentosa de agua dulce (recuadro: MO)

▲ Fig. 28-2. Pequeña muestra de la diversidad de los protistas.

Fig. 28-3. Diversidad de plástidos producida por endosimbio-Plástido sis secundaria. Los estudios de los eucariontes con plástidos sugieren que todos los plástidos evolucionaron a partir de una cianobacteria gramnegativa fagocitada por un eucarionte heterótrofo ancestral (endosimbiosis primaria). Este eucarionte se diversificó formando las Dinoflagelados algas rojas y las algas verdes, algunas de las cuales fueron fagocitadas a su vez por otros eucariontes (endosimbiosis secundaria). Apicomplexos Endosimbiosis secundaria Ciliados Algas rojas Cianobacteria **Endosimbiosis** primaria Estramenópilos Eucarionte Plástido heterótrofo Euglénidos Endosimbiosis secundaria Algas verdes Cloraracniofitos

ria capaz de realizar la fotosíntesis— que luego evolucionó para convertirse en un plástido. En el modelo ilustrado en la **figura 28-3**, este linaje portador del plástido evolucionó hasta originar las algas rojas y las algas verdes. Estas hipótesis se sustentan en la observación de que el DNA que forma los genes para los plástidos en las algas rojas y verdes se asemeja bastante al DNA de las cianobacterias. Además, los plástidos presentes en estas algas están rodeados por dos membranas, que corresponden a las membranas interna y externa de las endosimbiontes cianobacterias gramnegativas.

En varias ocasiones, durante la evolución de los eucariontes, las algas rojas y verdes sufrieron una endosimbiosis secundaria: se englobaron dentro de una vacuola alimenticia de un eucarionte heterótrofo y ellos mismos se convirtieron en endosimbiontes. Por ejemplo, las algas cloraracniofitas evolucionaron cuando un eucarionte heterótrofo fagocitó un alga verde. Es probable que este proceso se haya producido en una etapa reciente de la evolución porque el alga fagocitada todavía desarrolla fotosíntesis con sus plástidos y contiene un vestigio de núcleo pequeño denominado nucleomorfo. Otro elemento a favor de la hipótesis de que las cloraracniofitas evolucionaron a partir de otro eucarionte fagocitado es que sus plástidos están rodeados por cuatro membranas. Las dos mem-

branas internas se originaron como las membranas interna y externa de la cianobacteria antigua. La tercera membrana deriva de la membrana plasmática del alga fagocitada y la membrana más externa proviene de la vacuola alimenticia del eucarionte heterótrofo.

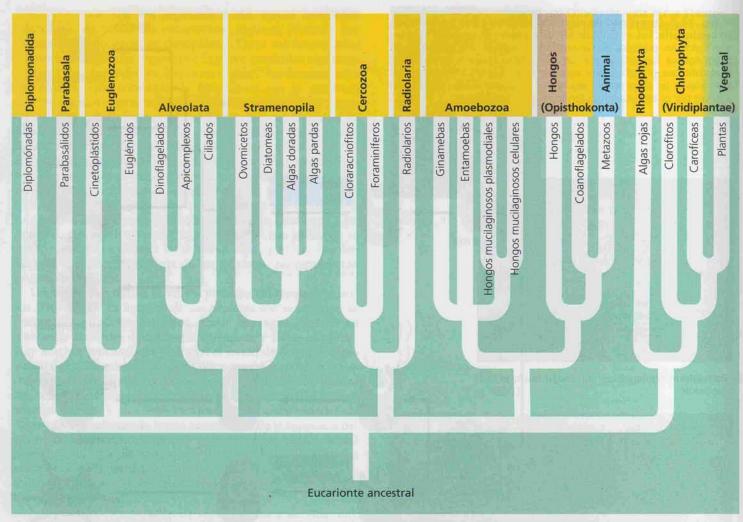
En los linajes en que la endosimbiosis secundaria se produjo en un pasado muy remoto, muchas partes del alga fagocitada se redujeron o desaparecieron por completo. Por ejemplo, en la mayoría de estos linajes, el nucleomorfo desapareció.

Evaluación de conceptos 🚄

- Enumere, por los menos, cuatro ejemplos de diferencias estructurales y funcionales entre los protistas.
- 2. Inmediatamente después de que una célula eucarionte ingiere una cianobacteria gramnegativa durante la endosimbiosis primaria, ¿cuántas membranas separan el citoplasma de la bacteria del líquido fuera de la célula eucarionte? Identifique cada membrana.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

551



▲ Fig. 28-4. Posible filogenia de los eucariontes. Los eucariontes señalados en las ramas se agrupan en clados más grandes cuyos nombres se encuentran en la parte superior del árbol. Los reinos Fungi, Animalia y Plantas sobrevivieron del sistema de clasificación de cinco reinos, aunque sus límites se modificaron un poco. Los clados que se incluían en el reino Protista se destacan en color amarillo.



Las diplomónadas y los parabasálidos tienen mitocondrias modificadas

Como ya hemos examinado algunos de los amplios patrones que caracterizan la evolución de los eucariontes, se describirán varios de los clados principales de protistas de forma más detallada (fig. 28-4).

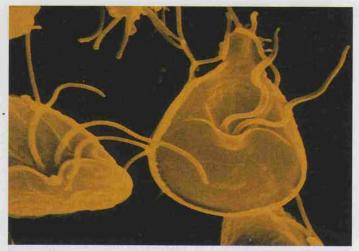
Esta descripción comienza con los clados Diplomonadida (las diplomónadas) y Parabasala (los parabasálidos). Los protistas que forman estos dos clados carecen de plástidos y sus mitocondrias no tienen DNA, cadenas de transporte de electrones, ni las enzimas que en condiciones normales son necesarias para el ciclo del ácido cítrico. En algunas especies, las mitocondrias son muy pequeñas y producen cofactores para las enzimas que participan en la producción de ATP en el citosol.

La mayoría de las diplomónadas y de las parabasálidas viven en ambientes anaerobios.

Diplomónadas

Las diplomónadas tienen dos núcleos del mismo tamaño y muchos flagelos. Se debe recordar que los flagelos de los eucariontes son extensiones del citoplasma compuestas de haces de microtúbulos cubiertos por la membrana plasmática de la célula (véase fig. 6-24). Estas estructuras son bastante diferentes de los flagelos de los procariontes, que son filamentos compuestos de la proteína globular flagelina unida a la superficie de la célula (véase fig. 27-6).

Un ejemplo notorio de una diplomónada es *Giardia intestinalis* (**fig. 28-5a**), un parásito que habita en el intestino de los mamíferos. Las personas adquieren este parásito con mayor frecuencia cuando beben agua contaminada con materia fecal que alberga el parásito en un estadio quístico latente. La ingesta de esta agua contaminada procedente de un manantial o río, aparentemente limpio, puede producir diarrea intensa y estropear un viaje de campamento. Para destruir los quistes se debe hervir el agua antes de beberla.



(a) Giardia intestinalis, una diplomónada (MEB coloreada)

5 µm



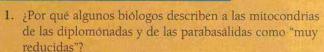
(b) Trichomonas vaginalis, un parabasálido (MEB coloreada)

▲ Fig. 28-5. Diplomónadas y parabasálidos.

Parabasálidos

Los parabasálidos abarcan a los protistas denominados tricomonas. La especie más conocida es Trichomonas vaginalis, un habitante frecuente de la vagina de las mujeres (fig. 28-5b). T. vaginalis se desplaza a través de la cubierta mucosa de los tractos reproductor y urinario de su huésped por medio del movimiento de sus flagelos y de la ondulación de parte de su membrana plasmática. Si se altera la acidez normal de la vagina, T. vaginalis puede competir con microorganismos beneficiosos e infectar la cubierta vaginal. Estas infecciones, que se pueden transmitir por vía sexual, también pueden desarrollarse en la uretra masculina, aunque suelen ser asintomáticas. Los estudios genéticos realizados en T. vaginalis sugieren que la especie se tornó patógena cuando algunos de estos parabasálidos adquirieron un gen específico de una bacteria que también habita en la vagina por transferencia horizontal de genes. El gen permite que T. vaginalis se alimente de las células epiteliales y, de esta manera, establezca la infección.

Evaluación de conceptos



2. ¿Cómo se adapta la estructura de Trichomonas vaginalis a su estilo de vida parasitario en el interior de los tractos reproductor y urinario del huésped?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

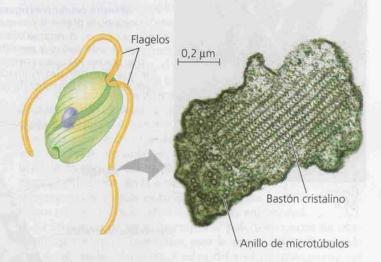
Concepto 28-3

Los euglenozoos tienen flagelos con una estructura interna única

Euglenozoa (los euglenozoos) es un clado con gran diversidad que abarca heterótrofos predadores, autótrofos que realizan la fotosíntesis y parásitos. La principal característica que distingue a los protistas pertenecientes a este clado es la presencia de un bastón helicoidal o cristalino dentro de sus flagelos, cuya función se desconoce (fig. 28-6). La mayoría de los euglenozoos también tienen crestas mitocondriales discoides. Los dos grupos de euglenozoos más conocidos son los cinetoplástidos y los euglénidos.

Cinetoplástidos

Los cinetoplástidos tienen una sola mitocondria grande que contiene una masa de DNA organizada: el cinetoplasto. Estos protistas abarcan a consumidores de procariontes que viven libres en ecosistemas de agua dulce, marinos y terrestres húmedos, y también a otras especies que parasitan animales, plantas y otros protistas. Por ejemplo, los cinetoplástidos del género



▲ Fig. 28-6. Flagelo de un euglenozoo. La mayoría de los euglenozoos tienen un bastoncillo cristalino dentro de uno de sus flagelos (MET). Éste se despliega a lo largo del anillo de microtúbulos 9 + 2 característico de todos los flagelos de los eucariontes (compárese con la fig. 6-24).

Trypanosoma producen la enfermedad del sueño en los seres humanos, un trastorno transmitido por la mosca tse-tsé africana que siempre es mortal si no se trata (fig. 28-7). Los tripanosomas también producen la enfermedad de Chagas, que se transmite por insectos hematólogos, y que puede producir insuficiencia cardíaca congestiva.

Los tripanosomas evitan la detección por el sistema inmunitario con una defensa efectiva de "señuelo y transformación". La



▲ Fig. 28-7. *Trypanosoma*, el cinetoplástido que produce la enfermedad del sueño. Las figuras extrañas entre estos glóbulos rojos son *Trypanosoma* (MEB coloreada).

superficie del tripanosoma está cubierta por millones de copias de una sola proteína. No obstante, antes de que el sistema inmunitario del huésped pueda reconocer a la proteína y desarrollar un ataque, las generaciones nuevas del parásito cambian su síntesis de proteínas para crear otra proteína de superficie con una estructura molecular levemente distinta. Los cambios frecuentes en la estructura de la proteína de superficie impiden que el huésped desarrolle la respuesta inmunitaria. Hasta una tercera parte del genoma de *Trypanosoma* está dedicado a la producción de estas proteínas de superficie.

Euglénidos

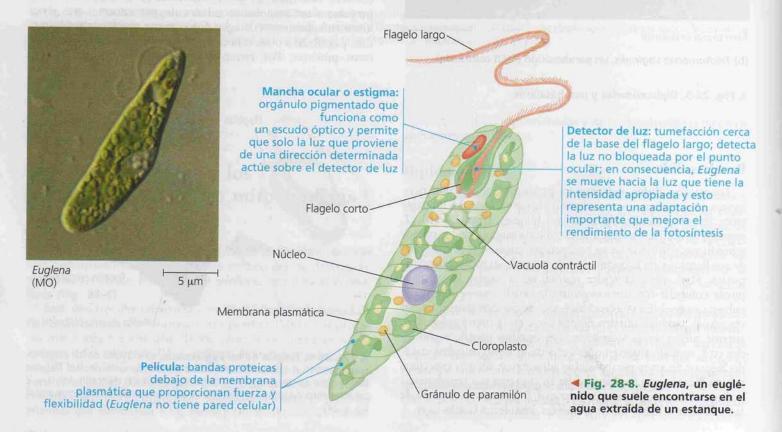
Los **euglénidos** tienen un receptáculo en un extremo de la célula del que surgen uno o dos flagelos **(fig. 28-8)**. El paramilón, un polímero de glucosa que funciona como molécula de almacenamiento, también es característico de los euglénidos. Muchas especies del euglénido *Euglena* son autótrofas, pero cuando no hay luz solar disponible estos organismos pueden convertirse en heterótrofos y absorber nutrientes orgánicos de su medio ambiente. Muchos otros euglénidos pueden capturar presas por fagocitosis.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿En qué consiste la capacidad de *Trypanosoma* de producir una amplia variedad de proteínas de la superficie celular beneficiosas para su supervivencia?
- 2. ¿Es Euglena un alga? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



Concepto 28-4

Los alveolados tienen sacos por debajo de la membrana plasmática

Otro clado de protistas cuya identidad provino del análisis molecular sistemático es el de los Alveolata (los alveolados), que se caracterizan por tener sacos delimitados por una membrana (alvéolos) ubicados justo por debajo de la membrana plasmática (fig. 28-9). La función de los alvéolos no se conoce; los investigadores creen que podrían ayudar a estabilizar la superficie celular o a regular el contenido celular de agua e iones.

Los alveolados abarcan tres grupos: un grupo de flagelados (dinoflagelados), un grupo de parásitos (apicomplexos) y un grupo de protistas que se desplazan por medio de cilios (ciliados).

Dinoflagelados

Los dinoflagelados son elementos muy abundantes tanto del fitoplancton marino como del de agua dulce. También hay dinoflagelados heterótrofos. De las varias miles de especies de dinoflagelados conocidas, la mayoría son unicelulares, pero algunas forman colonias. Cada especie tiene una forma característica que en muchas reforzada con placas internas de celulosa. Tienen dos flagelos ubicados en surcos perpendiculares de esta "armadura" que permiten que los dinoflagelados (del griego dinos, girar) roten mientras se desplazan en el agua (fig. 28-10).

La floración de los dinoflagelados —es decir, los episodios de crecimiento explosivo de la población— puede producir el fenómeno denominado "marea roja" en las aguas costeras. Las floraciones son de color rojo castaño o naranja-rosado debido a la presencia de carotenoides, que son los pigmentos más comunes presentes en los plástidos de los dinoflagelados. Las toxinas producidas por ciertos dinoflagelados pueden ocasionar la destrucción masiva de invertebrados y peces. Las personas que consumen los moluscos que acumularon las toxinas de la marea roja también se enferman y, a veces, pueden morir.

Algunos dinoflagelados presentan gran bioluminiscencia: una reacción química dependiente de ATP produce un brillo misterioso durante la noche cuando las olas, los barcos o los nadadores agitan el agua de mar llena de densas poblaciones de dinoflagelados. Una posible función de esta bioluminiscencia es que cuando el

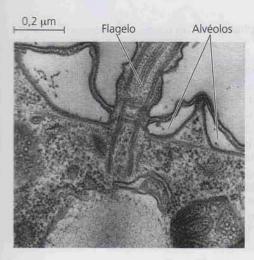
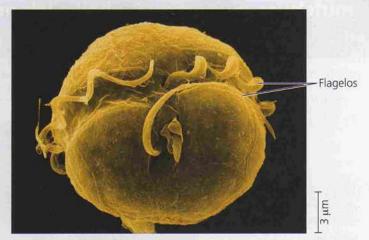


Fig. 28-9. Alvéolos. Estos sacos por debajo de la membrana plas mática representan una característica específica de los alveolados (MET).



▲ Fig. 28-10. *Pfiesteria shumwayae*, un dinoflagelado. El batido del flagelo espiral, que se encuentra en un surco alrededor de toda la célula, permite que este alveolado gire (MEB coloreada).

agua se llena de organismos que se alimentan de dinoflagelados, la luz atrae a los peces que ingieren a estos predadores.

Algunos dinoflagelados son simbiontes mutualistas de los pólipos coralinos, los animales que constituyen los arrecifes de coral. El producto de la fotosíntesis de los dinoflagelados es el alimento principal de las comunidades que viven en los arrecifes.

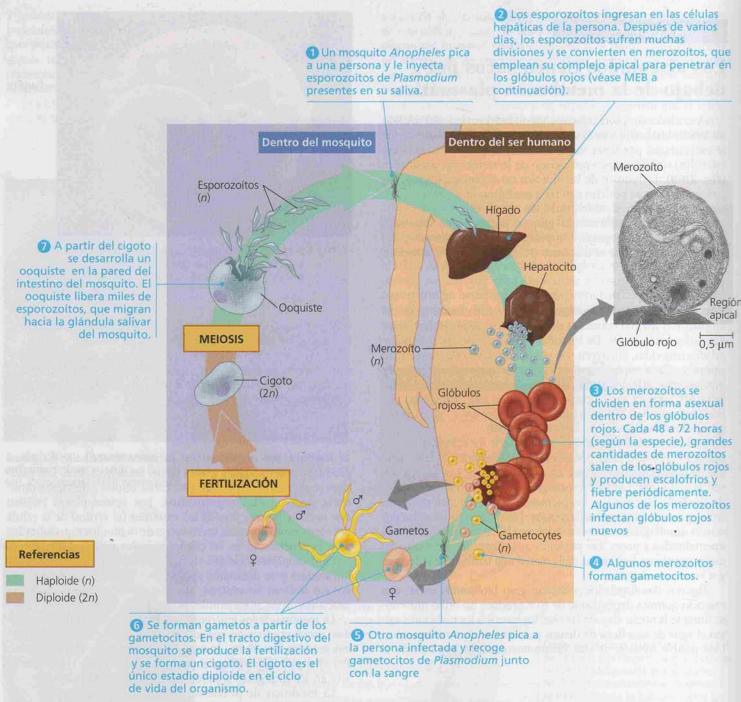
Apicomplexos

Todos los **apicomplexos** son parásitos de animales y algunos producen enfermedades graves en los seres humanos. Los parásitos se diseminan en el huésped como células infecciosas diminutas denominadas **esporozoítos**. Los apicomplexos reciben este nombre porque uno de los extremos (el *vértice*) de la célula del esporozoíto contiene un *complejo* de orgánulos especializados para la penetración en las células y en los tejidos del huésped. Los apicomplexos también tienen un plástido que no realiza la fotosíntesis y se denomina apicoplasto. Aunque los apicomplexos no realizan fotosíntesis, sus apicoplastos ejercen funciones cruciales, como, por ejemplo, la síntesis de ácidos grasos.

La mayoría de los apicomplexos tienen ciclos vitales intrincados, con reproducción sexual y asexual. Estos ciclos vitales suelen requerir dos o más huéspedes diferentes para completarse. Por ejemplo, *Plasmodium*, el parásito que produce el paludismo vive en los mosquitos y en los seres humanos (fig. 28-11).

La incidencia de paludismo disminuyó bastante a partir de la década de 1960 gracias al uso de insecticidas que redujeron las poblaciones de los mosquitos *Anopheles*, causantes de la diseminación de la enfermedad, y de fármacos que matan a *Plasmodium* en los seres humanos. Sin embargo, la aparición de variedades resistentes tanto de *Anopheles* como de *Plasmodium* determinó la reaparición de casos de paludismo. En la actualidad, alrededor de 300 millones de personas en los trópicos están infectadas y hasta 2 millones de individuos mueren todos los años debido a esta enfermedad.

La búsqueda de vacunas contra el paludismo tiene un obstáculo que es que *Plasmodium* pasa la mayor parte de su vida dentro de células humanas, a salvo del sistema inmunitario del huésped. Y, al igual que los tripanosomas, *Plasmodium* cambia sus proteínas de superficie continuamente. La necesidad urgente de encontrar tratamientos nuevos contra el paludismo fomentó el esfuerzo ambicioso de secuenciar el genoma de *Plasmodium*. En el año 2003, los investigadores habían rastreado la expresión



▲ Fig. 28-11. Ciclos de vida de Plasmodium, el apicomplexo que produce el paludismo, en dos huéspedes (los colores no representan los reales).

de la mayor parte de los genes del parásito en numerosos puntos de su ciclo de vida. Esta investigación podría ayudar a los científicos a identificar nuevos blancos potenciales para las vacunas.

Ciliados

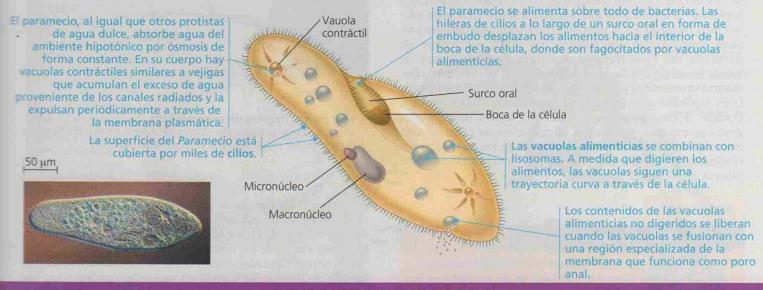
Los ciliados son un grupo grande y variado de protistas cuyo nombre proviene del uso de sus cilios para desplazarse y alimentarse. Los cilios pueden cubrir por completo la superficie celular o pueden estar agrupados en unas pocas hileras o penachos. En algunas especies, como por ejemplo *Stentor* (véase fig. 28-2a), las hileras de cilios desarrollan un movimiento de barrido en estructuras con forma de pierna formadas por muchos

cilios unidos. Un sistema submembranoso compuesto de microtúbulos coordina los movimientos de los cilios.

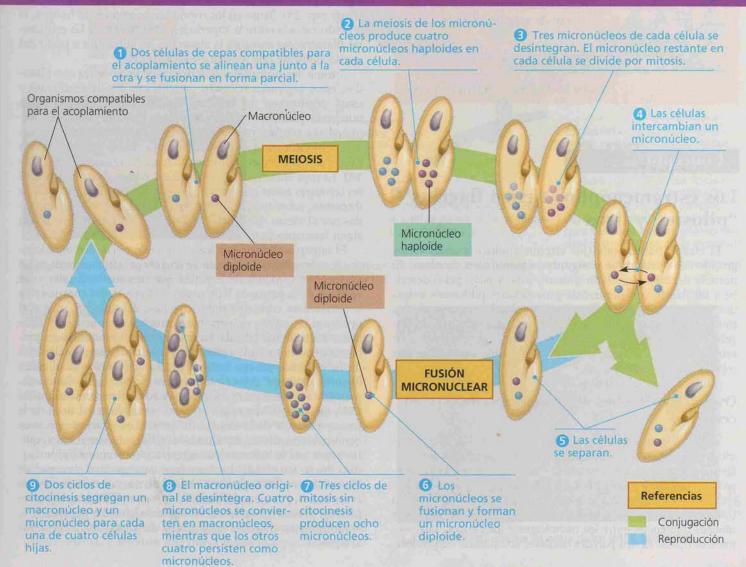
Una característica distintiva de los cilios es la presencia de dos tipos de núcleos: macronúcleos grandes y micronúcleos diminutos. Una célula puede tener uno o varios núcleos de cada tipo. Cada macronúcleo típico contiene docenas de copias del genoma del ciliado. Los genes no se organizan en cromosomas sino en unidades más pequeñas, cada una con muchas repeticiones de unos pocos genes. Los genes macronucleares controlan las funciones cotidianas de la célula, como, por ejemplo, la alimentación, la eliminación de los desechos y el mantenimiento del balance hídrico. En la parte superior de la **figura 28-12** se analizan estas funciones, en el ciliado *Paramecium*.

Exploración de la Estructura y función del ciliado Paramecium caudatum

ALIMENTACIÓN, ELIMINACIÓN DE DESECHOS Y BALANCE HÍDRICO



CONJUGACIÓN Y REPRODUCCIÓN



Por lo general, los ciliados se reproducen de forma asexual por fisión binaria, durante la cual, el macronúcleo se alarga y se divide en lugar de sufrir una división mitótica. La variación genética se puede lograr por conjugación, que es un proceso sexual, por medio del cual dos individuos intercambian micronúcleos haploides. Se debe señalar que, como se describe en la parte inferior de la figura 28-12, la reproducción y la conjugación son procesos separados en los ciliados. En 2003, un equipo de científicos del Fred Hutchinson Cancer Research Center de Seattle descubrió que la conjugación también les daba a los ciliados una oportunidad para eliminar transposones y otros tipos de DNA "egoístas" que podían replicarse dentro de un genoma. Durante la conjugación se produce la escisión de elementos genéticos extraños, cuando los micronúcleos se convierten en macronúcleos. Hasta el 15% del genoma de los ciliados puede eliminarse de esta manera cada vez que la célula desarrolla el proceso de conjugación.

Evaluación de conceptos 28-4

- ¿Qué característica morfológica confirma la información molecular que sugiere la combinación de los dinoflagelados, los apicomplexos y los ciliados en un solo clado?
- 2. ¿Por qué una "marea roja" es causa de preocupación para las personas que se alimentan de animales marinos pescados localmente?
- 3. ¿Por qué es incorrecto decir que la conjugación en los ciliados es una forma de reproducción?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

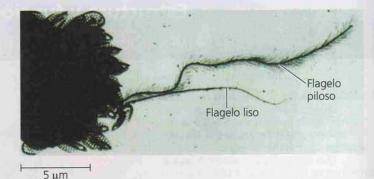
Concepto 28-5

Los estramenópilos tienen flagelos "pilosos" y lisos

El clado Stramenopila (los estramenópilos) abarcan varios grupos de heterótrofos y algunas comunidades de algas. El nombre del clado (del latín stramen, paja, y pilos, pelo) describe a un flagelo con numerosas proyecciones piliformes delgadas, características de estos protistas. En la mayoría de los estramenópilos, este flagelo "piloso" está asociado con un flagelo "liso" (no piloso) (fig. 28-13). En algunos grupos de estramenópilos, las únicas células flageladas son las células reproductoras móviles.

Ovomicetos (mohos de agua y especies cercanas)

Los **ovomicetos** abarcan el moho de agua, la roya blanca y el moho azul del tabaco (moho algodonoso). Los estudios morfológicos antiguos consideraban que estos organismos eran hongos (en realidad, *ovomiceto* significa "hongo con huevo"). Por ejemplo, muchos ovomicetos tienen filamentos multinucleados (hifas) que se asemejan a filamentos micóticos. Sin embargo, hay muchas diferencias entre los ovomicetos y los hongos. Los ovomicetos típicos tienen paredes celulares compuestas de celulosa,



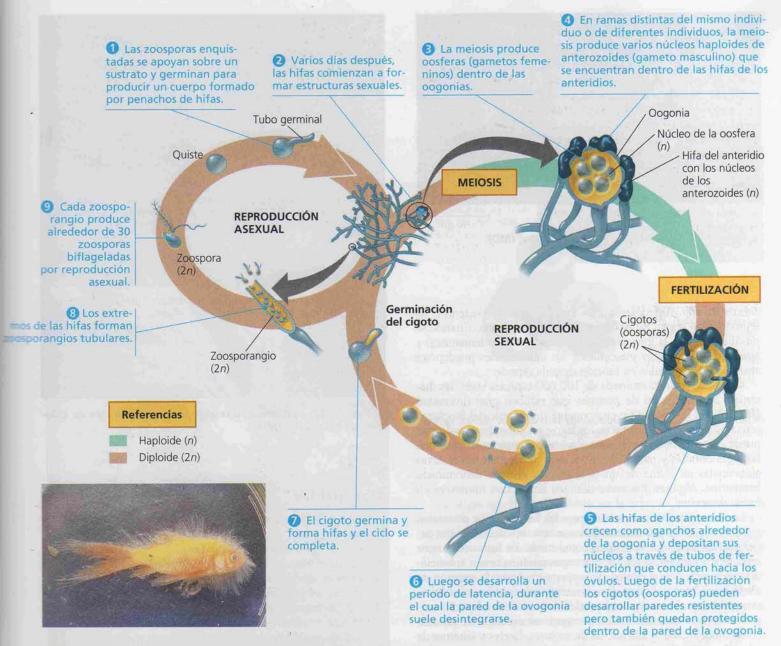
▲ Fig. 28-13. Flagelos de estramenópilo. La mayoría de los estramenópilos, como, por ejemplo, *Synura petersenii*, tienen dos flagelos: uno cubierto por pelos delgados y duros y otro liso.

mientras que las paredes de los hongos están constituidas principalmente por otro polisacárido, la quitina. La condición diploide, que es limitada en los hongos, predomina en la mayoría de los ciclos vitales de los ovomicetos. Estos organismos también tienen células flageladas, mientras que la mayoría de los hongos carecen de flagelos. La sistemática molecular confirmó que los ovomicetos no están relacionados con los hongos. Su similitud superficial corresponde a un caso de evolución convergente (véase cap. 25). Tanto en los ovomicetos como en los hongos, la relación elevada entre la superficie y el volumen de las estructuras filamentosas aumenta la absorción de nutrientes a partir del medio ambiente que rodea a estos organismos.

Aunque los ovomicetos descienden de antecesores con plástidos, estos orgánulos no están presentes en los descendientes y estos organismos no realizan fotosíntesis. En cambio, sus nutrientes provienen, sobre todo, de su función como descomponedores o parásitos. La mayoría de los mohos acuáticos son descomponedores que proliferan como masas algodonosas en algas y animales muertos, principalmente en agua dulce (fig. 28-14). La roya blanca y el hongo azul del tabaco viven en ambientes terrestres como parásitos de las plantas. Estos organismos se dispersan, sobre todo, gracias a la acción de esporas transportadas por el viento, pero también forman zoosporas flageladas en

algún momento de su ciclo vital.

El impacto ecológico de los ovomicetos puede ser significativo. Por ejemplo, el ovomiceto Phytophthora infestans produce un tizón tardío o mildiú de la patata que transforma el tallo y los vástagos de la patata en lodo negro. El tizón tardío contribuyó a la devastadora crisis de hambre irlandesa del siglo XIX, en la cual murieron un millón de personas y muchas otras se vieron obligadas a abandonar Irlanda. La enfermedad sigue siendo un problema importante en la actualidad y produce la pérdida del 15% de las cosechas en los Estados Unidos y del 70% en algunas regiones de Rusia, donde no disponen de pesticidas. Para comprender mejor este patógeno, los biólogos moleculares aislaron el DNA de un espécimen de P. infestans conservado del tizón de la patata irlandesa de la década de 1840. Los estudios genéticos demostraron que, en las últimas décadas, el ovomiceto adquirió genes que le hicieron más agresivo y resistente a los pesticidas. En la actualidad, los científicos analizan los genomas de Phytophthora y de la patata en busca de nuevas armas contra la enfermedad. Por ejemplo, en 2003, un equipo de investigadores produjo patatas comunes resistentes al tizón tardío por medio de la transferencia de genes de una cepa de patata salvaje resistente

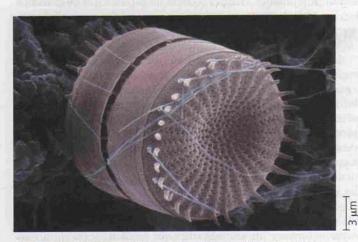


▲ Fig. 28-14. Ciclo de vida de un moho acuático. Los mohos acuáticos contribuyen a descomponer insectos, peces y otros animales muertos en agua dulce (se destaca la masa de hifas sobre el pez de oro en el recuadro).

Diatomeas

Las diatomeas (también denominadas bacilariofitos) son algas unicelulares que tienen una sola pared compuesta de cristales de sílice hidratado incluidos en una matriz orgánica. La pared abarca dos partes que encajan como una caja de zapatos y su tapa (fig. 28-15). Estas paredes proporcionan una protección efectiva contra los dientes de los predadores. En 2003, algunos investigadores alemanes descubrieron que las diatomeas vivas podían soportar presiones de hasta 1,4 millones de kg/m², ¡la misma presión ejercida sobre la pata de una mesa que soporte el peso de un elefante! Gran parte de la fuerza de las diatomeas proviene de la delicada red de orificios y depresiones en sus paredes; si las paredes fueran lisas, se requeriría una fuerza un 60% menor para aplastarla.

La mayor parte del año, las diatomeas se reproducen de forma asexual por mitosis; cada célula hija recibe la mitad de la pared celular original y sintetiza una nueva mitad que puede adaptarse



▲ Fig. 28-15. Diatomea de agua dulce (MEB coloreada).



▲ Fig. 28-16. Diversidad entre las diatomeas (MO).

dentro de ella. Algunas especies forman quistes resistentes. La reproducción sexual no es frecuente en las diatomeas. Cuando se produce, implica la formación de oosferas (gametos femeninos) y anterozoides (gametos masculinos); los anterozoides pueden ser ameboides o flagelados en función de cada especie.

50 µm

Con una cantidad estimada de 100 000 especies vivas, las diatomeas son un grupo de protistas que exhiben gran diversidad (fig. 28-16). Éstos son un componente importante del fitoplancton tanto en el océano como en los lagos: un cubo de agua de mar puede contener millones de estas algas microscópicas. Al igual que las algas doradas y pardas, las diatomeas almacenan sus reservas alimenticias en forma de un polímero de glucosa denominado laminarina. Algunas diatomeas también almacenan nutrientes en forma de aceite.

Las acumulaciones masivas de paredes fosilizadas de diatomeas son constituyentes importantes de los sedimentos denominados tierra de diatomeas, que*se emplea como medio de filtración y tiene otras muchas aplicaciones. Las diatomeas también tienen aplicaciones interesantes en el campo de la nanotecnología, la creación de dispositivos microscópicos. Para construir sus cubiertas, las diatomeas realizan un autoensamblaje tridimensional complejo de componentes microscópicos. Los nanoingenieros evalúan este proceso como modelo para la fabricación de motores, láseres y sistemas de administración de medicamentos en miniatura. Estos investigadores incluso están barajando la idea de modificar el DNA de la diatomea para producir estructuras específicas para los seres humanos.

Algas doradas

Las algas doradas o crisofitos (del griego *chrysos*, dorado) reciben su nombre por su color, que se debe a sus carotenoides amarillos y marrones. Las células de las algas doradas típicas son biflageladas y ambos flagelos se insertan cerca de uno de los extremos de la célula. Muchas algas doradas forman parte del plancton de agua dulce y de agua marina. Aunque todas las algas doradas realizan la fotosíntesis, algunas especies son mixótrofas y también pueden absorber compuestos orgánicos o ingerir partículas de alimentos y procariontes por fagocitosis. La mayoría de las especies son unicelulares, pero algunas, como, por ejemplo, el género *Dynobrion* de agua dulce, forman colonias (fig. 28-17). Si la densidad celular supera un nivel determinado, muchas especies forman quistes resistentes que pueden sobrevivir durante varias décadas.



▲ Fig. 28-17. Dynobrion, una alga dorada formadora de colonias en agua dulce (MO).

Algas pardas

Las algas más grandes y más complejas son las **algas pardas** o feofitas (del griego *phaios*, pardo). Todas estas algas son multicelulares y la mayoría son marinas. Las algas pardas son comunes, en particularmente en las costas templadas, donde el agua está fría. El color marrón u oliva característico se debe a los carotenoides presentes en sus plástidos, que son homólogos a los plástidos de las algas doradas y de las diatomeas.

Las algas pardas abarcan muchas especies conocidas en forma habitual como algas marinas. (Algunas especies multicelulares grandes de algas rojas y verdes también se denominan algas marinas. Éstas se comentarán más adelante en este capítulo.) Las algas marinas tienen la anatomía multicelular más compleja de todas las algas. Aigunas incluso tienen tejidos y órganos especializados similares a los de las plantas. Sin embargo, algunas evidencias indican que estas similitudes evolucionaron de forma independiente en los linajes de algas y plantas y, por tanto, son análogas pero no homólogas.

El término talo (del griego thallos, retoño) hace alusión al cuerpo de un alga marina, que es similar al de una planta. No obstante, a diferencia del cuerpo de una planta, el talo carece de raíces, tallos y hojas verdaderos. Un talo típico de un alga marina está compuesto de un sistema de anclaje similar a una raíz que fija el alga y un estípite parecido a un tallo que sostiene láminas similares a hojas (fig. 28-18). Las láminas proporcionan la mayor parte de la superficie para la fotosíntesis. Algunas algas pardas poseen flotadores que mantienen las láminas cerca de la superficie del agua. Más allá de la zona de las mareas, en aguas más profundas, pueden encontrarse algas marinas gigantes denominadas kelps (fig. 28-19). Los estípites de estas algas pardas pueden medir hasta 60 metros.



▲ Fig. 28-18. Algas marinas: adaptadas a la vida en las costas oceánicas. La palmera de mar (*Postelsia*) vive en rocas a lo largo de la costa noroeste de los Estados Unidos y oeste de Canadá. El talo de esta alga parda está adaptado para mantener un anclaje firme a pesar del fuerte oleaje.



▲ Fig. 28-19. Selva de *kelp*. Los grandes lechos de estas algas gigantes en las aguas templadas de la costa proporcionan un hábitat y alimentos para una gran variedad de organismos, como, por ejemplo, muchos peces capturados por los seres humanos. *Macrocystis*, un *kelp* común en la costa estadounidense del Pacífico, puede crecer más de 60 metros en una sola estación, lo que representa la mayor velocidad lineal registrada en un organismo.



▲ Fig. 28-20. Alga de mar comestible. Nori es un alimento japonés tradicional proveniente del alga de mar *Porphyra* (una alga roja, que se comentará con mayor detalle más adelante en este capítulo).

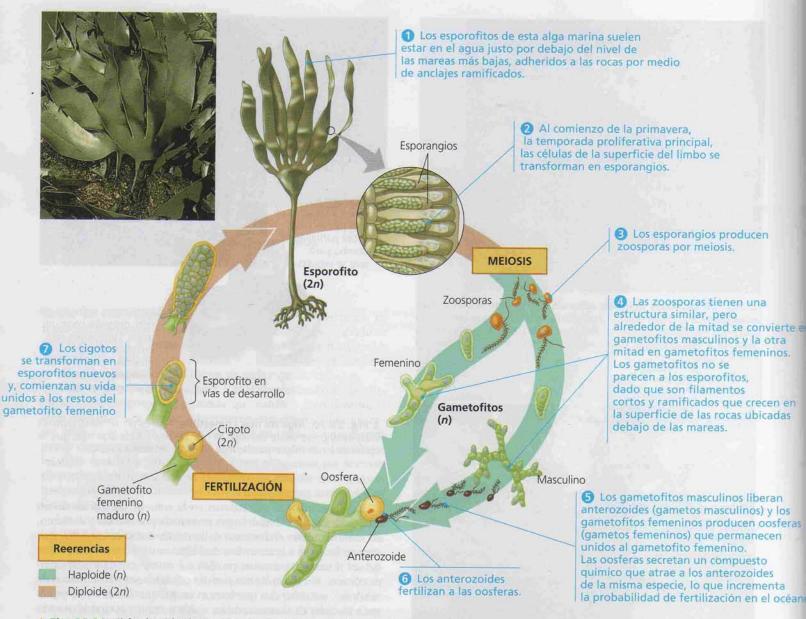
Las algas marinas que habitan en la zona de las mareas deben adaptarse a la agitación del agua producida por las olas y el viento, así como también al descenso de la marea dos veces por día, que expone las algas a la atmósfera deshidratante y a los intensos rayos del sol. Estas algas marinas pueden sobrevivir gracias a adaptaciones únicas. Por ejemplo, sus paredes celulares están compuestas de celulosa y polisacáridos que forman un gel que contribuye a proteger a los talos de la acción de las olas y a reducir la deshidratación cuando las algas quedan expuestas al ambiente aéreo.

Utilización de las algas marinas

Las algas marinas (algas pardas y también algas multicelulares grandes rojas y verdes, que se comentarán más adelante en este capítulo) aportan beneficios importantes para los seres humanos. Muchas algas marinas se recolectan para emplearlas como alimento, como, por ejemplo, el alga marrón *Laminaria* ("kombu", en japonés) que se utiliza para hacer sopa, y el alga roja *Porphyra* ("nori", en japonés) que se ingiere en forma de láminas frescas o se usa para envolver el sushi (fig. 28-20). Las sustancias formadoras de gel en las paredes celulares de las algas (algina en las algas pardas, agar y carrageenan [musgo de Irlanda] en las algas rojas) también se utilizan para espesar muchos alimentos procesados, como, por ejemplo, budínes, helado y condimentos para ensaladas.

Alternancia de generaciones

En las algas multicelulares existen varios ciclos vitales. Los más complejos incluyen una alternancia de generaciones, o sea, la alternación de formas multicelulares haploides y diploi-



▲ Fig. 28-21. Ciclo de vida de Laminaria: un ejemplo de alternancia de generaciones.

des. Aunque las condiciones haploides y diploides se alternan en todos los ciclos de la vida sexual (por ejemplo, los gametos humanos son haploides) el término alternancia de generaciones solo se aplica a los ciclos de vida en los cuales tanto el estadio haploide como el diploide son multicelulares. Como se comentará en el capítulo 29, la alternancia de generaciones también evolucionó en los ciclos vitales de todas las plantas.

El ciclo de vida complejo del alga parda Laminaria representa un ejemplo de alternancia de generaciones (fig. 28-21). El individuo diploide se denomina esporofito porque produce células reproductivas denominadas zoosporas. Las zoosporas se convierten en gametofitos masculinos y femeninos, que, a su vez, crean los gametos. La unión de los dos gametos (fertilización o singamia) determina la creación de un cigoto diploide, que origina un esporofito nuevo.

En Laminaria, las dos generaciones son heteromórficas, lo que implica que los esporofitos y los gametofitos tienen estructuras diferentes. Otros ciclos de vida de las algas se caracterizan

por una alternancia de generaciones **isomórficas**, en la cual los esporofitos y los gametofitos se parecen, aunque tienen diferente cantidad de cromosomas.

Evaluación de conceptos 🚄 🦥

- ¿Qué característica celular única es común a todos los estramenópilos?
- Compare la nutrición de los ovomicetos con la de las algas doradas.
- 3. ¿Cómo es la estructura de un alga parda como Laminaria, que está muy bien adaptada a su ambiente sujeto a los diversos tipos de mareas?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 28-6

Los cercozoos y los radiolarios tienen seudópodos filiformes

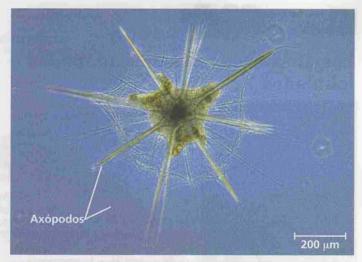
Un clado reconocido recientemente, Cercozoa (los cercozoos), abarca una gran diversidad de especies que se encuentran dentro de los organismos conocidos como amebas. Las amebas se habían definido como protistas que se desplazaban y alimentaban por medio de seudópodos, que son extensiones que pueden sobresalir en casi todas las partes de la superficie celular. Cuando una ameba se mueve, extiende un seudópodo y fija la punta, para luego desplazar el resto del citoplasma hacia el seudópodo. Sin embargo, de acuerdo con la sistemática molecular, en la actualidad, se descubrió que las amebas no constituyen un grupo monofilético, sino que están distribuidas a través de muchos taxones de eucariontes poco relacionados. Los individuos que pertenecen al clado Cercozoa se diferencian de la mayor parte de las demás amebas por la morfología de sus seudópodos filiformes. Los cercozoos abarcan los cloraracniofitos (mencionados en este capítulo en el comentario sobre endosimbiosis secundaria) y los foraminíferos. Otro clado de protista, Radiolaria (los radiolarios) también tiene seudópodos filiformes y está muy relacionado con los cercozoos.

Foraminiferos

Los **foraminíferos** (del latín *foramen*, pequeño orificio, y *ferre*, sostener) llevan este nombre por tener caparazones porosos denominados **testas o conchas (fig. 28-22)**. Las testas de los foraminíferos están compuestas de material orgánico endurecido con carbonato de calcio. Los seudópodos que se extienden a través de los poros le sirven al organismo para nadar, sintetizar la testa y ali-



A Fig. 28-22. Globigerina, un foraminífero con una testa similar a la del caracol. Los seudópodos filiformes se extienden a través de poros en la testa (MO). El recuadro corresponde a una microfotografía de MEB que muestra una concha calcárea de un foraminífero.



▲ Fig. 28-23. Un radiolario. Numerosos axópodos filiformes irradian desde el cuerpo central de este radiolario que habita en el Mar Rojo (MO).

mentarse. Muchos foraminíferos también obtienen sus nutrientes de los productos de la fotosíntesis llevada a cabo por algas simbióticas que viven dentro de las testas.

Los foraminíferos se encuentran tanto en el océano como en agua dulce. La mayoría de las especies habitan en la arena o se adhieren a rocas o a algas, pero otras son abundantes en el plancton. Los individuos más grandes, aunque son unicelulares, alcanzan varios centímetros de diámetro.

El 90% de todas las especies de foraminíferos identificados se descubrió a partir de fósiles. Junto con los restos calcáreos de otros protistas, las testas fosilizadas de los foraminíferos forman parte de los sedimentos marinos, incluidas las pocas rocas sedimentarias que en la actualidad son parte de la tierra firme. Los fósiles de los foraminíferos son marcadores excelentes que permiten correlacionar la edad de las rocas en sedimentos hallados en distintas partes del mundo.

Radiolarios

Los radiolarios son, en su mayor parte, protistas marinos, cuyas testas están fusionadas en una pieza delicada, que, por lo general, está compuesta de sílice. Los seudópodos de los radiolarios, que se denominan axópodos, se irradian desde el cuerpo central y están reforzados por haces de microtúbulos (fig. 28-23). Los microtúbulos están cubiertos por una capa delgada de citoplasma que engloba microorganismos más pequeños por fagocitosis para que queden adheridos a los axópodos. Luego, la corriente citoplasmática transporta la presa fagocitada hacia la porción principal de la célula. Después de que los radiolarios mueren, sus testas se acumulan en el fondo del mar, donde forman limo que, en algunos sitios, alcanza un espesor de cientos de metros.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Por qué los foraminíferos tienen registros fósiles tan bien conservados?
- **2.** Compare la alimentación en los foraminíferos y los radiolarios.

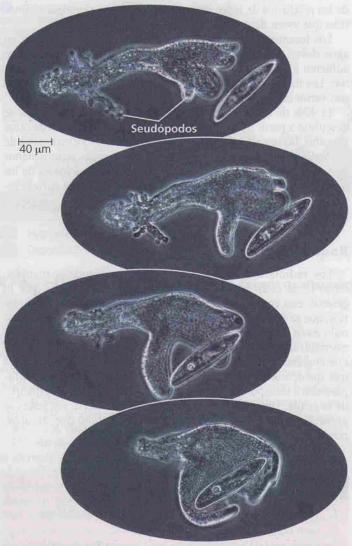
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Los amebozoos tienen seudópodos lobulados

Muchas especies de amebas, que tienen seudópodos lobulados en lugar de filiformes, pertenecen al clado Amebozoa (amebozoos). Este clado abarca las gimnamebas, las entamoebas y los hongos mucilaginosos.

Gimnamebas

Las gimnamebas constituyen un grupo grande y variado de amebozoos. Estos protistas unicelulares son ubicuos en la tierra y en los ambientes de agua dulce y marinos. La mayoría de estos organismos son heterótrofos, ya que buscan y consumen bacterias y otros protistas en forma activa (fig. 28-24). Algunas gimnamebas también se alimentan de detritos (materia orgánica muerta).



▲ Fig. 28-24. Una gimnameba durante el proceso de alimentación. En esta serie de imágenes seleccionadas de un video, una gimnameba (especie de *Amoeba*) usa su seudópodo lobulado para fagocitar a su presa, un ciliado.

Entamoebas

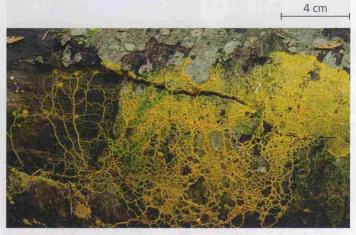
Aunque la mayoría de los amebozoos viven de forma libre, los que pertenecen al género *Entamoeba* son parásitos que infectan a todos los tipos de vertebrados y también algunos invertebrados. Los seres humanos albergan por lo menos seis especies de *Entamoeba*, pero solo una, *E. histolytica*, es patógena. *E. histolytica* produce disentería amebiana y se disemina por la ingesta de agua y alimentos contaminados o por el empleo de utensilios para comer o cocinar infectados. La enfermedad es responsable de hasta 100 000 muertes por año en todo el mundo y es la tercera causa de muerte producida por parásitos, después de la malaria y la esquistosomiasis (véase cap. 33).

Hongos mucilaginosos

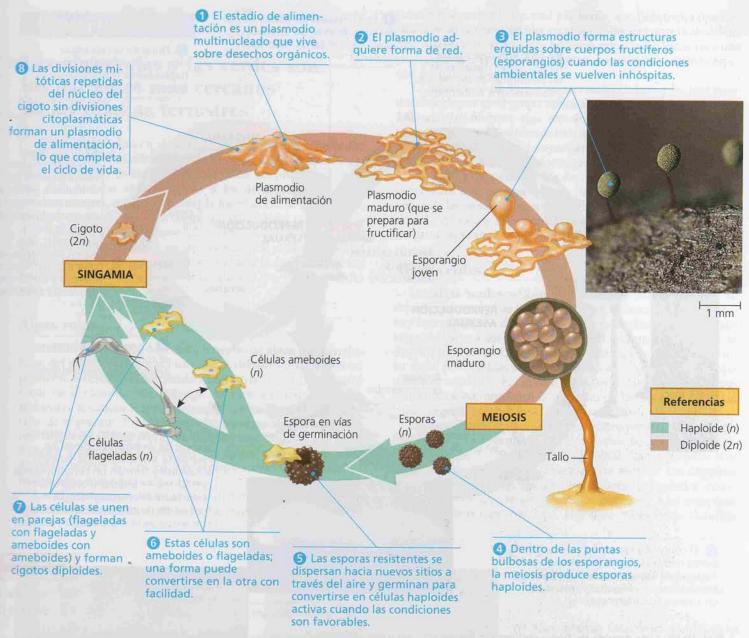
En un primer momento se creyó que los hongos mucilaginosos o micetozoos (que en latín significa "animales hongos") eran hongos porque, al igual que estos últimos, producen cuerpos fructíferos que contribuyen a la dispersión de las esporas. Sin embargo, la semejanza entre los micetozoos y los hongos parece corresponder a otro ejemplo de convergencia evolutiva. La sistemática molecular ubica a los hongos mucilaginosos en el clado Amebozoa y sugiere que descienden de gimnamebas unicelulares. Estos organismos conformaron dos ramas principales, los hongos mucilaginosos plasmodiales y los hongos mucilaginosos celulares, que se diferencian, en parte, porque sus ciclos de vida son distintos.

Hongos mucilaginosos plasmodiales

Muchas especies de hongos mucilaginosos plasmodiales tienen pigmentos brillantes, por lo general, de color amarillo o naranja (fig. 28-25). En un estadio de su ciclo vital forman una masa denominada plasmodio, que puede proliferar hasta un diámetro de varios centímetros (fig. 28-26) (no se debe confundir el plasmodio de un hongo mucilaginoso con el parásito apicomplexo *Plasmodium*). A pesar de su tamaño, el plasmodio no es multicelular; es una masa única de citoplasma no dividido por membranas y con muchos núcleos diploides. Esta "supercélula" es el producto de divisiones mitóticas nucleares no asociadas con citocinesis, o sea, la división del citoplasma. En la mayoría de las especies, las divisiones mitóticas son sincrónicas, lo que implica que miles de núcleos desa-



▲ Fig. 28-25. Physarum polycephalum, un hongo mucilaginoso plasmodial.



▲ Fig. 28-26. Ciclo de vida de un hongo mucilaginoso plasmodial.

rrollan cada fase de la mitosis al mismo tiempo. Debido a esta característica, los hongos mucilaginosos plasmodiales se emplearon para evaluar los detalles moleculares del ciclo celular.

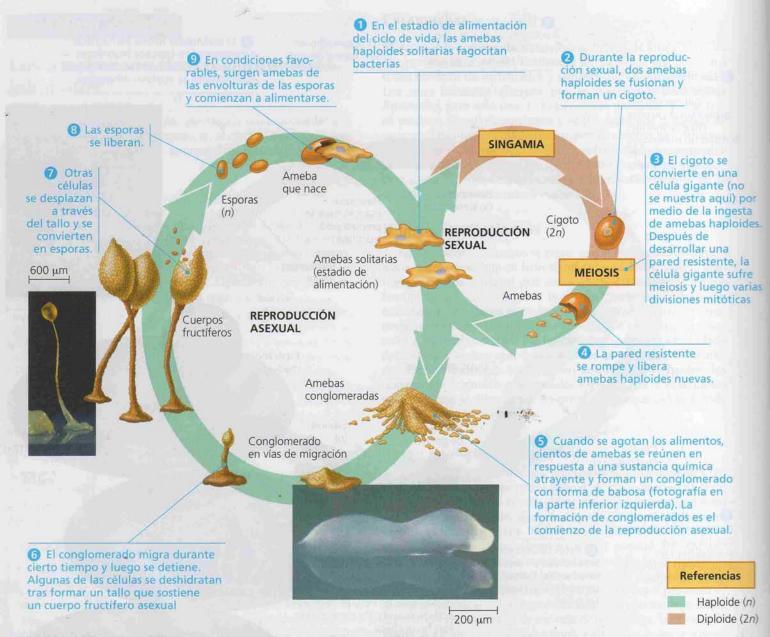
Dentro de los canales delgados del plasmodio, el citoplasma se desplaza en una dirección y luego en otra, en forma de flujos pulsados que son muy llamativos cuando se observan a través del microscopio. Es probable que esta corriente citoplasmática ayude a distribuir los nutrientes y el oxígeno. El plasmodio extiende los seudópodos a través de la tierra húmeda, capas de hojas o troncos en descomposición y engloba partículas alimenticias por fagocitosis a medida que crece. Si el ambiente comienza a secarse o no quedan alimentos, el plasmodio deja de crecer y se diferencia en un estadio del ciclo vital que produce cuerpos fructiferos, capaces de desarrollar la reproducción sexual. En la mayoría de los hongos mucilaginosos plasmodiales, la condición diploide predomina en todo el ciclo vital.

Hongos mucilaginosos celulares

Los hongos mucilaginosos celulares presentan un cuestionamiento semántico relacionado con lo que significa ser un organismo individual. El estadio de alimentación del ciclo vital corresponde a células solitarias que funcionan de forma individual, pero cuando se agotan los nutrientes las células forman un conglomerado que funciona como una unidad (fig. 28-27). Aunque la masa de células se asemeja de forma superficial al hongo mucilaginoso plasmodial, las células siguen estando separadas por sus membranas.

Los hongos mucilaginosos celulares también se diferencian de los plasmodiales porque son haploides (solo el cigoto es diploide) y porque tienen cuerpos fructiferos que participan en la reproducción asexual en lugar de la sexual. Además, los hongos mucilaginosos celulares no experimentan estadios flagelados.

565



▲ Fig. 28-27. Ciclo de vida de Dictyostelium, un hongo mucilaginoso celular.

Dictyostelium discoideum, un hongo mucilaginoso celular común del estrato basal de la selva, se convirtió en un organismo modelo para analizar la evolución de la multicelularidad. Una línea de investigación se concentró en el estadio del cuerpo fructífero. Durante este estadio, las células que forman el tallo mueren al deshidratarse, mientras que las esporas en la parte superior sobreviven y pueden reproducirse. Los científicos observaron que un solo gen podía transformar células individuales de Dictyostelium en "tramposas" que nunca formaban parte del tallo. Al observar que estas células mutantes obtienen una ventaja reproductiva importante sobre las "no tramposas", resulta desconcertante que todas las células de Dictyostelium no adquieran esta mutación.

En 2003, algunos científicos de la Rice University y de la Universidad de Turín, Italia, descubrieron la razón por la cual la mayoría de las células no eran "tramposas". Las células mutantes carecen de una proteína superficial y las no mutantes pueden reconocer esta diferencia. Las células "no tramposas" se agregan prefe-

rentemente con otras células del mismo tipo, lo que impide que las células mutantes se aprovechen de ellas. Este tipo de reconocimiento podría haber sido importante en la evolución de los eucariontes multicelulares, como, por ejemplo, los animales y las plantas.

Evaluación de conceptos



- 1. Diferencie los seudópodos de los amebozoos de los que presentan los foraminíferos.
- 2. ¿En qué sentido el término "animal hongo" es una descripción apropiada para el hongo mucilaginoso? ¿En qué sentido no lo es?
- ¿En los amebozoos se observa cooperación entre las células? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto de de

Las algas rojas y las verdes son los parientes más cercanos de las plantas terrestres

Como se describió en el capítulo 26, la sistemática molecular y los estudios sobre estructura celular respaldan esta idea filogenética: hace más de mil millones de años, un protista adquirió una cianobacteria endosimbionte y los descendientes de este protista antiguo, capaz de realizar la fotosíntesis, se convirtieron en algas rojas y algas verdes (véase fig. 28-3). Hace por lo menos 475 millones de años, el linaje que produjo las algas verdes originó las plantas terrestres. En los capítulos 29 y 30 se examinarán las plantas terrestres; en esta sección se analizará la diversidad de sus parientes más cercanos dentro de las algas, o sea, las algas verdes y las rojas.

Algas rojas

Muchas de las 6 000 especies conocidas de algas rojas (rodofitos, del griego rhodos, rojo) son rojizas debido a que poseen un pigmento accesorio, denominado ficoeritrina, que oculta el color verde de la clorofila. Sin embargo, las especies adaptadas a los ambientes acuáticos menos profundos tienen menos concentración de pigmento. En consecuencia, las algas rojas pueden ser casi negras en el agua profunda, de color rojo brillante a profundidades intermedias y verdosas en aguas muy superficiales. Algunas especies no poseen pigmentos y actúan como parásitos heterótrofos sobre otras algas rojas.

Las algas rojas son las algas más abundantes en las costas de agua tibia de los océanos tropicales. Sus pigmentos accesorios les

permiten absorber la luz azul y la verde, que penetran a una distancia relativamente amplia en el agua. Recientemente se descubrió una especie de alga roja que vive cerca de las Bahamas a una profundidad mayor de 260 metros. También hay algunas especies de agua dulce y terrestres.

La mayoría de las algas rojas son multicelulares y las más grandes se incluyen en el grupo informal de "algas marinas" (fig. 28-28), aunque ninguna alga roja es tan grande como los kelps marrones gigantes. Los talos de muchas algas rojas son filamentosos, a menudo ramificados, y forman estructuras similares al encaje. La base del talo suele estar diferenciada en una forma de anclaje simple.

Las algas rojas tienen ciclos de vida especialmente variados y la alternancia de generaciones es frecuente. Sin embargo, a diferencia de las demás algas, no experimentan estadios flagelados en su ciclo de vida y dependen de las corrientes de agua para que los gametos se unan y se logre la fertilización.

Algas verdes

Las algas verdes reciben su nombre de sus cloroplastos de color verde como el de la hierba. En relación con su ultraestructura y la composición de sus pigmentos, estos cloroplastos son bastante similares a los de los organismos que tradicionalmente se denominan plantas. La sistemática molecular y la morfología celular dejan pocas dudas acerca de que las algas verdes y las plantas terrestres están muy relacionados. De hecho, algunos sistemáticos contemporáneos proponen la inclusión de las algas verdes en un reino "vegetal" expandido, Viridiplantae (del latín viridis, verde).

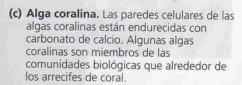
Las algas verdes se dividen en dos grupos principales, clorofitas (del griego chloros, verde) y carofíceas (véase fig. 28-4). Se identificaron más de 7 000 especies de clorofitas. La mayor parte vive en agua dulce, pero hay muchas especies marinas. Las clorofitas más simples son organismos unicelulares biflagelados como Chlamydomonas, que se asemejan a los gametos y a las zoosporas de las clorofitas más complejas. Hay varias especies de clorofitas



(a) Bonnemaisonia hamifera. Esta alga roja tiene forma filamentosa



(b) Alga marina comestible (Palmaria palmata). Esta especie comestible tiene forma de "hoja".



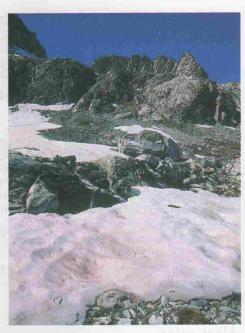


▲ Fig. 28-28. Algas rojas.

unicelulares que forman parte del plancton o habitan en tierra húmeda; algunos desarrollan simbiosis dentro de otros eucariontes, y entregan parte de los productos fotosintéticos al huésped. Las clorofitas se encuentran entre las algas que viven con hongos en forma simbiótica en asociaciones denominadas líquenes (véase fig. 31-24). Algunas clorofitas incluso se adaptaron a uno de los últimos sitios de la Tierra donde se podría esperar encontrarlas: la nieve. Por ejemplo, Chlamydomonas nivalis puede formar floraciones densas en glaciares ubicados en alta montaña y en campos cubiertos de nieve, donde sus pigmentos rojizos producen un efecto denominado "nieve roja" (fig. 28-29). Estas clorofitas realizan fotosíntesis a pesar de que las temperaturas apenas superan el punto de congelación y de la intensa radiación visible y ultravioleta. Estos organismos se protegen gracias a la presencia de compuestos en su citoplasma que bloquean la radiación y a la nieve propiamente dicha, que actúa como escudo.

En las clorofitas, la evolución produjo aumentos del tamaño y de complejidad a través de tres mecanismos diferentes: (1) formación de colonias compuestas de células individuales, como se observa en *Volvox* (fig. 28-30a) y en las formas filamentosas que contribuyen a la generación de masas filamentosas denominadas "espuma de estanque", (2) división repetida de los núcleos sin división de los citoplas-

▶ Fig. 28-29. Nieve roja. Los carotenoides de algunas clorofitas que viven en la nieve, como, por ejemplo, Chlamydomonas nivalis, cambian el color de la nieve a rojo.



▼ Fig. 28-30. Clorofitos coloniales y multicelulares.

(a) Volvox, una clorofita de agua dulce que forma colonias. La colonia es una esfera hueca cuya pared está compuesta de cientos o miles de células biflageladas (véase la MO en el el recuadro) incluidas en una matriz gelatinosa. Las células suelen estar conectadas a través de hebras de citoplasma; si se aíslan, estas células no pueden reproducirse. Las colonias grandes observadas en esta figura eventualmente liberan a las pequeñas colonias "hijas" que contienen dentro de ellas (MO).

20 µm



protegerla de las olas y las mareas turbulentas.

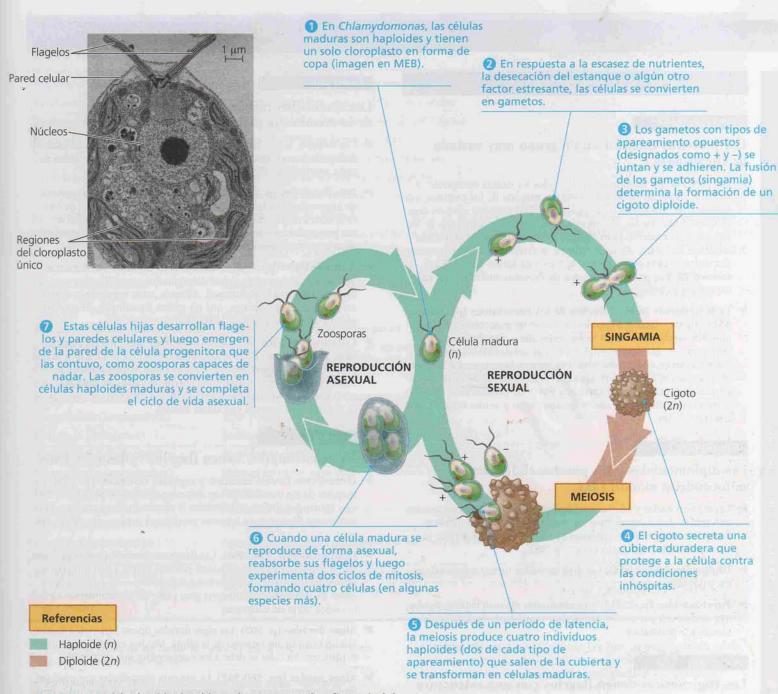


Fig. 28-31. Ciclo de vida de Chlamydomonas, un clorofito unicelular.

mas, como se observa en los filamentos multinucleados de *Caulerpa* (fig. 28-30b) y (3) formación de estructuras multicelulares verdaderas por medio de división y diferenciación celular, como en *Ulva* (fig. 28-30c). Algunas clorofitas multicelulares marinas son grandes y lo suficiente complejas como para considerarse algas marinas.

La mayoría de las clorofitas tienen ciclos de vida complejos, con estadios de reproducción tanto asexual como sexual. Casi todos estos organismos se reproducen en forma sexual por medio de gametos biflagelados que tienen cloroplastos en forma de copa (fig. 28-31). Las excepciones son las algas que realizan conjugación, como, por ejemplo, *Spyrogira* (véase fig. 28-2d), que producen gametos ameboides. En los ciclos vitales de algunas algas verdes, como por ejemplo *Ulva*, se desarrolla alternancia de generaciones del tipo isomorfa.

El otro grupo importante de algas verdes, las carofíceas, es el más relacionado con los vegetales. Debido a esta razón se describirá junto con los vegetales en el capítulo 29.

Evaluación de conceptos

- Identifique dos diferencias entre las algas rojas y las algas pardas.
- 2. ¿Por qué es exacta la afirmación de que Ulva tiene multicelularidad verdadera pero Caulerpa no la tiene?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 28-1

Los protistas constituyen un grupo muy variado de eucariontes

- Los protistas son más variados que todos los demás eucariontes y ya no se clasifican en un solo reino. La mayoría de los protistas son unicelulares, coloniales o multicelulares. Los protistas abarcan organismos fotoautótrofos, heterótrofos y mixótrofos. La mayoría de las especies son acuáticas pero algunas pueden hallarse en ambientes terrestres húmedos. Algunas especies se reproducen exclusivamente por reproducción asexual, otras lo hacen de forma sexual. En el cuadro 28-1 se revisan los grupos de protistas analizados en este capítulo (pp. 549-550).
- ▶ Endosimbiosis en la evolución de los eucariontes (pp. 550, 551). Algunos biólogos establecieron que las mitocondrias y los plástidos descienden de proteobacterias alfa y cianobacterias, respectivamente, que fueron englobadas por células eucariontes y se convirtieron en endosimbiontes. Por último, la estirpe que alberga los plástidos se convirtió en las algas verdes y las algas rojas. Otros grupos de protistas evolucionaron a través de eventos endosimbióticos secundarios, en los cuales las algas rojas y verdes mismas fueron fagocitadas.

Concepto 28-2

Las diplomónadas y los parabasálidos tienen mitocondrias modificadas

- Las diplomónadas y los parabasálidos se adaptaron a los ambientes anaerobios. Estos organismos no tienen plástidos y sus mitocondrias no contienen DNA, cadenas de transporte de electrones ni enzimas del ciclo del ácido cítrico (p. 552).
- Diplomónadas (p. 552). Las diplomónadas tienen muchos flagelos y dos núcleos.
- Parabasálidos (p. 553) Los parabasálidos abarcan las tricomonas, que se mueven por medio de flagelos, y una parte ondulante de su membrana plasmática.

Concepto 28-3

Los euglenozoos tienen flagelos con una estructura interna única

- Los euglenozoos tienen un bastón helicoidal o cristalino dentro de sus flagelos y la mayoría tiene crestas mitocondriales discoides. Estos organismos pueden ser autótrofos, heterótrofos, predadores o parásitos (p. 553).
- Cinetoplástidos (pp. 553, 554). Los cinetoplástidos tienen un cinetoplasto, que es una masa organizada de DNA ubicada dentro de una gran mitocondria. Los cinetoplástidos parasitarios producen las enfermedades del sueño y de Chagas.
- Euglénidos (p. 554). Los euglénidos tienen uno o dos flagelos que surgen de un receptáculo en un extremo de la célula. Estos protistas almacenan paramilón, un polímero de la glucosa. Algunas especies de Euglena pueden pasar de ser autótrofas a heterótrofas cuando no disponen de luz solar.

Concepto 28-4

Revisión del capítulo 🕻

Los alveolados tienen sacos por debajo de la membrana plasmática

- Los alvéolos, o sea, los sacos delimitados por membrana ubicados debajo de la membrana plasmática, distinguen a los alveolados de otros protistas (p. 555).
- Dinoflagelados (p. 555). Los dinoflagelados son un grupo variado de fotoautótrofos y heterótrofos acuáticos. Sus movimientos de rotación característicos dependen de dos flagelos que se extienden en surcos perpendiculares en su superficie celular. El crecimiento rápido de algunas poblaciones de dinoflagelados produce las mareas rojas.
- Apicomplexos (pp. 555, 556). Los apicomplexos son parásitos que tienen un complejo apical de orgánulos especializados para la invasión de las células huésped. Además, estos organismos tienen un plástido, el apicoplasto, que no realiza fotosíntesis. El apicomplexo Plasmodium produce la malaria.
- ➤ Ciliados (pp. 556-558). Los ciliados usan sus cilios para desplazarse y alimentarse. Estos organismos tienen macronúcleos grandes y micronúcleos pequeños. Los micronúcleos actúan durante la conjugación, un proceso sexual que determina variación genética. La conjugación es un proceso separado de la reproducción, que, por lo general, se desarrolla por fisión binaria.



Los estramenópilos tienen flagelos "pilosos" y lisos

- Ovomicetos (moho acuático y especies cercanas) (p. 558). La mayoría de los ovomicetos son descomponedores o parásitos y tienen filamentos (hifas) que facilitan la absorción de nutrientes. El ovomiceto Phytophthora infestans produce el tizón tardío de la patata.
- Diatomeas (pp. 559, 560). Las diatomeas están rodeadas por una pared similar al vidrio compuesta por dos partes y son integrantes importantes del fitoplancton. Las acumulaciones de paredes fosilizadas de diatomeas constituyen gran parte de los sedimentos denominados tierra de diatomeas.
- Algas doradas (p. 560). Las algas doradas típicas tienen dos flagelos unidos cerca de un extremo de la célula. Muchas especies constituyen el plancton. Su color se debe a los carotenoides que contienen.
- ▶ Algas pardas (pp. 560-562). La mayoría algas pardas son protistas multicelulares marinos. Éstas abarcan algunas de las algas más complejas denominadas comúnmente algas marinas, muchas de las cuales tienen importancia comercial para los seres humanos. Igual que algunas algas rojas y verdes, y que todas las plantas, algunas algas pardas desarrollan un ciclo de vida que experimenta alternancia de generaciones: una forma diploide multicelular se alterna con una forma haploide multicelular.

Concepto 28 6

Los cercozoos y los radiolarios tienen seudópodos filiformes

▶ Foraminíferos (p. 563). Los foraminíferos son amebas marinas y de agua dulce con caparazones (tetas) porosos y, por lo general, formados por muchas cámaras y compuestos de material orgánico y carbonato de calcio. Los seudópodos se extienden a través de los

Clado mayor	Caracteristicas principales	Ejemplos del capítulo
Diplomonadida (diplomónadas)	Dos núcleos de igual tamaño, mitocondrias modificadas	Giardia
Parabasala (parabasálidos)	Membrana ondulante, mitocondrias modificadas	Trichomonas
Euglenozoa (euglenozoos)	Bastón helicoidal o cristalino dentro de los flagelos	
Kinetoplastida (cinetoplástidos)	Cinetoplasto (DNA en la mitocondria)	Trypanosoma
Euglenophyta (euglénidos)	Paramilón como molécula de almacenamiento	Euglena
Alveolata (alveolados)	Alvéolos debajo de la membrana plasmática	
Dinoflagellata (dinoflagelados)	Cubierta de placas de celulosa	Ceratium, Pfiesteria
Apicomplexa (apicomplexos)	Complejo apical de orgánulos	Plasmodium
Ciliophora (ciliados)	Cilios empleados para el desplazamiento y la alimentación: macronúcleos y micronúcleos	Paramecium, Stentor
Stramenopila (estramenópilos)	Flagelos "pilosos" y lisos	of the second
Domycota (ovomicetos)	Hifas que absorben nutrientes	Mohos acuáticos, royas blancas, mohos azules del tabaco o mildiú algodonoso o lanoso
Bacillariophyta (diatomeas)	Pared vitrea compuesta de dos partes	
Chrysophyta (algas doradas)	Flagelos unidos cerca de uno de los extremos de la célula	Dinobryon
Phaeophyta (algas pardas)	Todos multicelulares, algunos con alternancia de generaciones	Laminaria, Macrocystis, Postelsia
Cercozoa (cercozoos) y Radiolaria (radiolarios)	Amebas con seudópodos filidiformes	
Foraminifera (foraminiferos)	Testa porosa	Globigerina
Radiolaria (radiolarios)	Seudópodos que se irradian desde el cuerpo central	
Amoebozoa (amebozoos)	Amebas con seudópodos lobulados	
Gymnamoeba (gimnamebas)	Habitan en tierra, agua dulce o ambientes marinos	Amoeba
intamoeba (entamoebas)	Parásitos	Entamoeba
dyxogastrida (mohos nucilaginosos plasmodiales)	Plasmodio multicelular, cuerpos fructiferos que participan en la reproducción sexual	Physarum et al. a.
Dictyostelida (mohos nucilaginosos celulares)	Agregado multicelular que constituye los cuerpos fructíferos asexuales	Dictyostelium
Rhodophyta (algas rojas)	Ficoeritrina (pigmento accesorio); sin estadios flagelados	Bonnemaisonia, Delesseria, Palmaria
Chlorophyta (un grupo de ilgas verdes)	Cloroplastos similares a los de las plantas	Caulerpa, Chlamydomonas, Spirogyra, Ulva, Volvox

poros. Las testas de los foraminíferos forman un registro fósil extenso en los sedimentos marinos.

Radiolarios (p. 563). Los radiolarios tienen testas fusionadas que suelen estar compuestas de sílice. Estos individuos ingieren microorganismos por fagocitosis gracias a la acción de sus seudópodos, que irradian desde el cuerpo central.



Los amebozoos tienen seudópodos lobulados

- Gimnamebas (p. 564). Las gimnamebas son amebozoos unicelulares frecuentes en la tierra y en ambientes de agua dulce o marinos. La mayoría son heterótrofos.
- Entamoebas (p. 564). Las entamoebas son parásitos de los vertebrados y de algunos invertebrados. Entamoeba histolytica produce disentería amebiana en los seres humanos.
- Hongos mucilaginosos (pp. 564-566). Los hongos mucilaginosos plasmodiales se agregan formando un plasmodio, que es una masa multinucleada de citoplasma no dividido por membranas. El plasmodio emite seudópodos a través del material en vías de descomposición

y engloba alimentos por fagocitosis. Los hongos mucilaginosos celulares forman agregados multicelulares, en los cuales las células están separadas por sus membranas. El hongo mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum* se convirtió en un modelo experimental para evaluar la evolución de la multicelularidad.

Concepto 28-8

Las algas rojas y las verdes son los parientes más cercanos de las plantas terrestres

- Algas rojas (p. 567). Las algas rojas tienen colores que oscilan desde el verde hasta el negro debido a que tienen concentraciones variables del pigmento accesorio ficoeritrina. La mayoría de las algas rojas son multicelulares; las más grandes son las algas marinas. Éstas son las algas grandes más abundantes en las aguas costeras de los trópicos.
- Algas verdes (pp. 567-569). Las algas verdes (clorofitas y caroficeas) están muy relacionadas con las plantas terrestres. La mayoría de las clorofitas viven en agua dulce, aunque muchas son marinas; otras viven en tierra húmeda, nieve o como simbiontes en líquenes. Las clorofitas abarcan formas unicelulares, multicelulares y coloniales. La mayoría experimenta ciclos de vida complejos.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- Los plástidos que están rodeados por más de dos membranas confirman;
 - a. La evolución a partir de las mitocondrias.
 - b. La fusión de los plástidos.
 - c. El origen de los plástidos a partir de las archaea.
 - d. La endosimbiosis secundaria.
 - e. La creación de los plástidos a partir de la envoltura nuclear.
- Los biólogos sospechan que la endosimbiosis originó las mitocondrias antes que los plástidos en parte porque:
 - a. Los productos de la fotosíntesis no podrían metabolizarse sin las enzimas mitocondriales.
 - b. Casi todos los eucariontes tienen mitocondrias, mientras que solo los eucariontes autótrofos suelen tener plástidos.
 - c. El DNA mitocondrial es menos similar al DNA procarionte que el DNA de los plástidos.
 - d. Sin la producción mitocondrial de CO₂, la fotosíntesis no podria llevarse a cabo.
 - e. Las proteínas mitocondriales se sintetizan en ribosomas citosólicos, mientras que los plástidos utilizan sus propios ribosomas.
- 3. ¿Cuál de los siguientes eucariontes tiene mitocondrias que carecen de una cadena de transporte de electrones?
 - a. Las algas doradas.
 - b. Las diplomónadas.
 - c. Los apicomplexos.
 - d. Los cinetoplástidos.
 - e. Las diatomeas.
- 4. ¿Qué organismo está apareado de forma incorrecta con su descripción?
 - a. Cercozoos -amebas con seudópodos filiformes.
 - b. Euglénidos -protistas que almacenan paramilón.
 - c. Foraminíferos -algas ciliadas con numerosos micronúcleos.
 - d. Apicomplexos -parásitos con ciclos de vida complicados.
 - e. Diplomónadas protistas con mitocondrias modificadas.
- Los dinoflagelados, los apicomplexos y los ciliados se clasifican dentro del clado Alveolata porque todos:
 - a. Tienen flagelos o cilios.
 - b. Son parásitos de animales.
 - c. Habitan en ambientes de agua dulce o marinos exclusivamente.
 - d. Tienen mitocondrias.
 - e. Tienen sacos delimitados por membrana por debajo de la membrana plasmática.
- 6. En los ciliados, el proceso que produce variación genética a través del intercambio de núcleos es:
 - a. Mixotrofismo.
 - b. Endosimbiosis.
 - c. Meiosis.
 - d. Conjugación.
 - e. Fisión binaria.

- El protista que produjo la crisis de hambre de la patata irlandesa fue:
 - a. un foraminífero.
 - b. un ciliado.
 - c. un ovomiceto.
 - d. un hongo mucilaginoso plasmodial.
 - e. un hongo mucilaginoso celular.
- 8. ¿Qué grupo de algas está apareada de forma incorrecta con su descripción?
 - a. Dinoflagelados: envolturas similares al vidrio compuestas por dos partes.
 - b. Algas verdes: parientes cercanos de las plantas terrestres.
 - c. Algas rojas: sin estadios flagelados en su ciclo de vida.
 - d. Algas pardas: abarca las algas marinas más grandes.
 - e. Diatomeas: componente importante del fitoplancton.
- En los ciclos de vida con alternancia de generaciones, las formas haploides multicelulares alternan con:
 - a. Formas haploides unicelulares.
 - b. Formas diploides unicelulares.
 - c. Formas haploides multicelulares.
 - d. Formas diploides multicelulares.
 - e. Formas poliploides multicelulares.
- 10. ¿Qué protistas forman masas multinucleadas coloreadas?
 - a. Los euglénidos.
 - b. Los hongos mucilaginosos plasmodiales.
 - c. Los hongos mucilaginosos celulares.
 - d. Los foraminíferos.
 - e. Los mohos acuáticos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Explique la razón por la cual los sistemáticos consideran que el reino Protista es un taxón obsoleto.

Problemas científicos

Si se aplica la lógica científica de "Si . . . , entonces" (véase cap. 1), ¿cuáles son algunas de las predicciones que surgen de la hipótesis que indica que las plantas evolucionaron a partir de las algas verdes? En otras palabras, ¿cómo podría confirmar esta hipótesis?

Ciencia, tecnologia y sociedad

La capacidad del patógeno *Plasmodium* para evitar el sistema inmunitario humano es una de las razones por las cuales el desarrollo de una vacuna contra el paludismo es tan difícil. Otra razón es que se emplea menos dinero en la investigación sobre el paludismo que sobre otras enfermedades que afectan a muchas menos personas, como, por ejemplo, la fibrosis quística. ¿Cuáles son las posibles explicaciones para este desequilibrio en el esfuerzo experimental?

Diversidad vegetal I Cómo las plantas colonizaron la tierra



▲ Fig. 29-1. Helechos arborescentes y un tronco recubierto de musgo.

Conceptos clave

- 29-1 Las plantas terrestres evolucionaron a partir de las algas verdes
- 29-2 Las plantas terrestres poseen un conjunto de adaptaciones derivadas
- 29-3 Los ciclos vitales de los musgos y otras briofitas están dominados por la etapa gametofítica
- 29-4 Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas formaron los primeros bosques

Panorama general

La Tierra se cubrió de verde

si se observa un paisaje exuberante, como la escena del bosque mostrada en la **figura 29-1**, es dificil imaginarse la tierra sin ninguna planta u otros organismos. Sin embargo, durante más de los primeros 3 mil millones de años de la historia de la Tierra, no existió vida sobre la superficie terrestre. Algunas evidencias geoquímicas sugieren que había delgadas capas de cianobacterias en la tierra hace aproximadamente 1,2 mil millones de años. Pero solo fue hace alrededor de 500 millones de años que las plantas, los hongos y los animales se agruparon afuera del agua.

En este capítulo nos concentraremos en las plantas terrestres y en cómo evolucionaron a partir de las algas verdes acuáticas. Aunque algunas especies de plantas, como las hierbas marinas, volvieron a sus hábitats acuáticos durante su evolución, la mayoría de las plantas viven en ambientes terrestres. Por lo tanto, nos referiremos a todas las plantas como plantas terrestres, aun en aquellas que actualmente son acuáticas, para diferenciarlas de las algas, que son protistas fotosintéticos. Desde que colonizaron la tierra, las plantas se han diversificado en alrededor de 290 000 especies vivientes que habitan en todos los ambientes, con excepción de los más extremos, como algunas cumbres montañosas y ciertas regiones desérticas y polares. La presencia de las plantas ha permitido que otras formas de vida, incluidos los seres humanos, sobrevivían sobre la

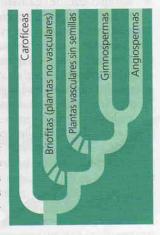
tierra. Las raíces de las plantas han creado hábitats para otros organismos al estabilizar los paisajes. Aun más importante es que las plantas son la fuente de oxígeno y, en última instancia, las proveedoras de alimento de los animales terrestres.

En este capítulo describiremos los primeros 100 millones de años de la evolución vegetal, incluida la aparición de plantas sin semillas, como los musgos y los helechos. En el capítulo 30 examinaremos la evolución posterior de las plantas con semillas.

Concepto 29-1

Las plantas terrestres evolucionaron a partir de las algas verdes

Como se mencionó en el capítulo 28, los investigadores consideran que las algas verdes denominadas caroficeas, son los parientes más cercanos de las plantas terrestres. Examinaremos ahora las evidencias de esta relación y consideraremos qué sugieren estas evidencias acerca de cómo las algas antecesoras de las plantas terrestres podrían haberse adaptado para desplazarse hacia la tierra.



Evidencias bioquímicas y morfológicas

Muchas características clave de las plantas terrestres también están presentes en una variedad de protistas, principalmente las algas. Por ejemplo, las plantas son multicelulares, eucariontes, autotrófos fotosintéticos, como lo son también las algas pardas, rojas y ciertas algas verdes (véase capítulo 28). Las plantas tienen paredes celulares de celulosa, como las algas verdes, los dinofla-

Fig. 29-2. Complejos en roseta sintetizadores de celulosa. Estos ordenamientos característicos de proteínas en forma de rosa, se encuentran solamente en las plantas terrestres y en las algas carofíceas, lo que sugiere su estrecho parentesco (MEB).



30 nm

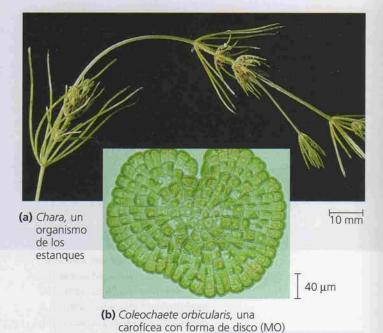
gelados y las algas pardas. Los cloroplastos con clorofila *a* y *b* están presentes en las algas verdes, las euglénidas, y en unos pocos dinoflagelados, como también en las plantas.

Sin embargo, hay cuatro características clave que las plantas comparten solamente con las carofíceas, lo que sugiere una estrecha relación entre los dos grupos:

- Complejos en forma de roseta para la síntesis de celulosa. Las células, de tanto las plantas terrestres como de las carofíceas, tienen complejos en roseta sintetizadores de celulosa. Estos complejos son ordenamientos de proteínas en forma de rosa en la membrana plasmática que sintetizan las microfibrillas de celulosa de las paredes celulares (fig. 29-2). Por el contrario, un ordenamiento lineal de proteínas sintetiza la celulosa en las algas no carofíceas. Además, las paredes celulares de las plantas y de las carofíceas contienen un mayor porcentaje de celulosa que las paredes celulares de las algas no carofíceas. Estas diferencias indican que las paredes de celulosa de las plantas y de las carofíceas evolucionaron independientemente de las paredes celulares de las otras algas.
- ▶ Enzimas de los peroxisomas. Los peroxisomas (véase fig. 6-19), tanto de las plantas terrestres como de las caroficeas, contienen enzimas que contribuyen a minimizar la pérdida de productos orgánicos como resultado de la fotorrespiración (véase capítulo 10). Los peroxisomas de otras algas carecen de estas enzimas.
- ▶ Estructura de gametos masculinos flagelados. En las especies de plantas terrestres que tienen gametos masculinos flagelados, la estructura del anterozoidea se parece notablemente al gameto masculino de las carofíceas.
- ▶ Formación de un fragmoplasto. Ciertos detalles de la división celular se producen solamente en plantas terrestres y ciertas carofíceas, incluidos los géneros *Chara* y *Coleochaete*. Por ejemplo, la síntesis de nuevas paredes transversales (placas celulares) durante la división celular implica la formación de un fragmoplasto, un alineamiento de elementos del citoesqueleto y de vesículas derivadas del aparato de Golgi a lo largo de la línea media de la célula en división (véase fig. 12-10).

Evidencias genéticas

Durante la última década, los investigadores que participaron en una iniciativa internacional denominada "Deep Green" condujeron un estudio a gran escala de las transiciones más importantes en la evolución vegetal, analizando los genes de un amplio rango de especies de plantas y de algas. Las comparaciones, tanto de los genes nucleares como de los cloroplastos, coincidieron con los datos morfológicos y bioquímicos al señalar a las caroficeas —particularmente, *Chara y Coleochaete*— como los parientes vivos más cercanos de las plantas terrestres (fig. 29-3). Téngase en cuenta que esto no significa que estas algas *vivas* sean los



▲ Fig. 29-3. Ejemplos de carofíceas, los parientes más cercanos de las plantas terrestres.

ancestros de las plantas; sin embargo, permiten imaginar cómo podrían haber sido dichos ancestros.

Adaptaciones que permitieron el desplazamiento a la tierra

Muchas especies de algas carofíceas habitan en aguas superficiales, alrededor de los bordes de los estanques y lagos, donde están expuestas a la ocasional desecación. En dichos ambientes, la selección natural favorece a las algas individuales, que pueden sobrevivir durante los períodos en los que no están sumergidas en el agua. En las carofíceas, una capa de un polímero duradero denominado **esporopolenina** impide que los cigotos expuestos se sequen. Una forma ancestral de esta adaptación química puede también haber sido la precursora de las gruesas paredes de esporopolenina que encierran a las esporas de las plantas.

Es probable que la acumulación de dichos rasgos, por lo menos por una población de carofíceas ancestrales, permitió a su descendencia —las primeras plantas terrestres— vivir permanentemente encima de la línea de agua. Estas novedades evolutivas inauguraron la expansión del hábitat terrestre, estableciendo una nueva frontera que ofrecía enormes beneficios. La luz brillante del sol no era filtrada por el agua y el plancton, la atmósfera tenía abundancia de CO₂, el suelo era rico en nutrientes minerales, e inicialmente existían relativamente pocos herbívoros y patógenos. Beneficiarse de estas oportunidades ambientales se hizo posible a medida que las plantas sufrieron adaptaciones evolutivas que les permitieron sobrevivir y reproducirse sobre la tierra.

Evaluación de conceptos

 Describa evidencias que vinculan a las plantas con una caroficea ancestral.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Las plantas terrestres poseen un conjunto de adaptaciones derivadas

Muchas de las adaptaciones que surgieron después de que las plantas terrestres se separaron de sus parientes carofíceas facilitaron la supervivencia y la reproducción en la tierra. Exploraremos los rasgos derivados (distintos de los de sus antecesores) más importantes de las plantas. Luego examinaremos algunas evidencias fósiles de la divergencia de las plantas terrestres de las carofíceas y estudiaremos los principales grupos del reino vegetal.

Definición del reino vegetal

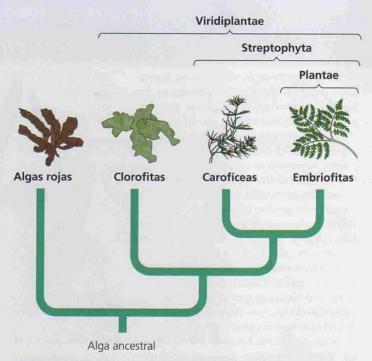
¿Dónde se encuentra exactamente la línea que separa las plantas terrestres de las algas? Los taxonomistas siguen debatiendo actualmente los límites del reino de las plantas (fig. 29-4). El esquema tradicional iguala al reino Plantae con las embriofitas (plantas con embriones; phyte proviene de la palabra griega que significa planta). Algunos biólogos especializados en plantas proponen actualmente que los límites del reino de las plantas deberían expandirse incluyendo a las algas verdes más cercanamente emparentadas con las plantas -las caroficeas y algunos grupos relacionados- y denominaron al reino Streptophyta. Otros sugieren una definición aun más amplia de las plantas, incluyendo también a las clorofitas (las algas verdes no caroficeas) en el reino Viridiplantae (véase capítulo 28). Como el debate sigue abierto, en este texto se mantiene la definición del reino vegetal según el criterio de las embriofitas y se utiliza la designación de reino Plantae como nombre formal para el taxón.

Rasgos derivados de las plantas

Hay cinco rasgos clave que aparecen prácticamente en todas las plantas terrestres pero que están ausentes en las carofíceas: meristemas apicales; alternancia de generaciones; esporas con paredes producidas en los esporangios; gametangios multicelulares; y embriones multicelulares dependientes. Estos rasgos se describen en la **figura 29-5**, en las dos páginas siguientes. Podemos deducir que estos rasgos estaban ausentes en el ancestro común de las plantas terrestres y de las carofíceas, y que evolucionaron independientemente como rasgos derivados de las plantas terrestres. Algunos de estos rasgos no son exclusivos de las plantas, habiendo evolucionado separadamente en otros linajes, y ciertos rasgos se perdieron en diversos linajes de plantas. Sin embargo, estos rasgos clave diferencian y separan a las plantas terrestres primitivas de las algas más cercanamente emparentadas.

Otros rasgos derivados, que se relacionan con la vida terrestre, han evolucionado en muchas especies de plantas. Expuestas permanentemente al aire, las plantas terrestres corren un riesgo mucho mayor de desecación que sus algas ancestrales. La epidermis de muchas especies tiene una cobertura denominada cutícula, constituida por polímeros denominados poliésteres y ceras. La cutícula actúa como una cubierta impermeable, contribuyendo a impedir la pérdida excesiva de agua de los órganos de la planta que se encuentran por encima del nivel del suelo, y además proporciona cierta protección contra el ataque microbiano.

Muchas plantas terrestres producen moléculas denominadas compuestos secundarios, llamados así porque son productos de vías metabólicas secundarias, ramas colaterales de las vías metabólicas



▲ Fig. 29-4. Tres clados que son candidatos para la designación como reino vegetal. Este libro de texto adopta la definición de plantas como equivalente a embriofitas y utiliza el nombre Plantae para designar al reino.

primarias que producen los lípidos, hidratos de carbono, aminoácidos y otros compuestos comunes a todos los organismos. Los
compuestos secundarios incluyen los alcaloides, terpenos, taninos
y fenoles, como los flavonoides. Diversos alcaloides, terpenos y
taninos tienen un sabor amargo, un olor intenso, o un efecto tóxico que contribuyen a defender a las plantas de los herbívoros y
parásitos. Los flavonoides absorben la radiación ultravioleta dañina y pueden actuar como señales en las relaciones simbióticas
beneficiosas con microorganismos del suelo. Algunos fenoles impiden el ataque de los microorganismos patógenos. A medida que
estudie los principales grupos de plantas terrestres, observe cómo
los compuestos secundarios contribuyen a su supervivencia. Los
seres humanos se benefician también de los compuestos secundarios; un ejemplo de ello es el uso de las propiedades antimicrobianas de los alcaloides de la quinina para combatir el paludismo.

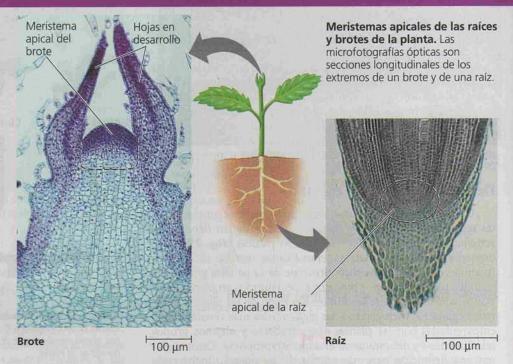
El origen y diversificación de las plantas

Los paleobotánicos que buscan el origen evolutivo de las plantas han discutido considerablemente acerca de cuál es la evidencia fósil más antigua de las plantas terrestres. En la década de 1970, los investigadores encontraron esporas fósiles que databan del período ordovícico, con una antigüedad de hasta 475 millones de años. Aunque las esporas fósiles se parecen a las de las plantas que viven actualmente, tienen algunas diferencias impactantes. Por ejemplo, las esporas de las plantas actuales se dispersan típicamente como granos únicos, mientras que las fósiles se fusionan formando grupos de dos o cuatro esporas. Esta diferencia hace pensar en la posibilidad de que las esporas fósiles no fueran producidas por plantas, sino por algún alga extinta emparentada. Además, los fragmentos más antiguos conocidos de tejido vegetal son 50 millones de años más jóvenes que las misteriosas esporas.

Exploración de los rasgos derivados de las plantas terrestres

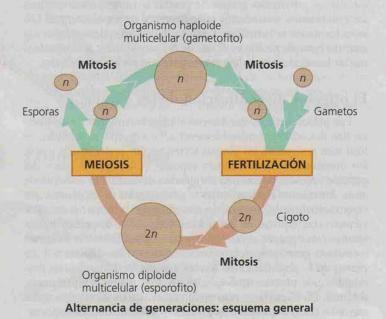
MERISTEMAS APICALES

En los hábitats terrestres, un organismo fotosintético encuentra sus recursos esenciales en dos lugares muy diferentes. La luz y el CO2 están disponibles, principalmente, por encima del suelo; el agua y los nutrientes minerales se encuentran, sobre todo, en el suelo. Aunque las plantas no pueden desplazarse de un lugar a otro, las raíces y los brotes pueden alargarse, aumentado su exposición a los recursos ambientales. Este crecimiento en longitud se mantiene a lo largo de la vida de la planta por la actividad de los meristemas apicales, regiones localizadas de división celular en los extremos de los brotes y raíces. Las células producidas por los meristemas apicales se diferencian en varios tejidos, entre ellos, una epidermis superficial que protege al cuerpo y varios tipos de tejidos internos. Los meristemas apicales de los brotes también generan hojas en la mayoría de las plantas. Así, los cuerpos complejos de las plantas muestran una especialización estructural de sus órganos subterráneos y aéreos, raíces y brotes portadores de hojas, respectivamente, en la mayoría de las plantas.



ALTERNANCIA DE GENERACIONES

Los ciclos vitales de todas las plantas terrestres alternan entre dos cuerpos multicelulares diferentes, cada uno de los cuales produce la otra forma. Este tipo de ciclo reproductivo, denominado **alternancia de generaciones**, evolucionó también en varios grupos de algas, pero no se produce en las carofíceas, las algas más cercanamente emparentadas con las plantas terrestres. Podemos deducir que la alternancia de generaciones es una característica derivada de las plantas terrestres; no estaba presente en el ancestro común de las plantas terrestres y de las carofíceas.



Tenga cuidado de no confundir la alternancia de generaciones de las plantas con los estados haploide y diploide en los ciclos vitales de *todos* los organismos de reproducción sexual (véase fig. 13-6). En los seres humanos, por ejemplo, la meiosis en las gónadas (ovarios y testículos) produce gametos haploides que se unen, formando cigotos diploides que se dividen y se transforman en multicelulares. El estado haploide está representado solamente por gametos unicelulares. Por el contrario, la alternancia de generaciones se caracteriza por el hecho de que existen tanto estados haploides multicelulares como estados diploides multicelulares en el ciclo vital.

Las dos formas corporales multicelulares que se alternan en los ciclos vitales de las plantas terrestres son las generaciones de gametofitos y esporofitos. Las células del gametofito son haploides, lo que significa que tienen un único juego de cromosomas. El gametofito recibe esta denominación porque produce, mediante mitosis, gametos haploides -ovocélulas y anterozoides- que se fusionan durante la fertilización, formando cigotos diploides. La división mitótica del cigoto produce el esporofito multicelular, la generación productora de esporas. Por esa razón, las células del esporofito son diploides, es decir, que contienen dos juegos de cromosomas, uno de cada gameto. La meiosis en un esporofito maduro que produce esporas haploides, células reproductivas que pueden desarrollarse y formar un nuevo organismo sin fusionarse con otra célula. Por el contrario, los gametos no pueden desarrollarse directamente en un organismo multicelular, sino que previamente deben fusionarse y formar un cigoto. La división mitótica de una espora vegetal produce un nuevo gametofito multicelular. Y así continúa la alternancia de generaciones, con esporofitos que producen esporas que se desarrollan y forman gametofitos, y gametofitos que producen gametos que se unen para formar cigotos que se desarrollan y forman esporofitos.

ESPORAS CON PAREDES PRODUCIDAS EN LOS ESPORANGIOS

Las esporas de las plantas son células reproductivas haploides que tie-· nen el potencial de crecer, formando gametofitos haploides multicelulares por mitosis. El polímero esporopolenina hace que las paredes de las esporas vegetales sean muy gruesas y resistentes a las inclemencias del ambiente. Esta adaptación química hace posible que las esporas se dispersen a través del aire seco sin dañarse.

El esporofito tiene órganos multicelulares denominados esporangios, que producen esporas vegetales. Dentro del esporangio, células diploides denominadas esporocitos, también conocidas como células madres de las esporas, generan las esporas haploides por meiosis. Los tejidos externos del esporangio protegen a las esporas en desarrollo hasta que son liberadas al aire.

Los esporangios multicelulares que producen esporas con paredes enriquecidas en esporopolenina son adaptaciones terrestres clave de las plantas terrestres. Aunque las carofíceas producen esporas, estas algas carecen de esporangios multicelulares y sus esporas flageladas, dispersados en el agua, carecen de esporopolenina.



Esporofito y esporangio de Sphagnum (un musgo)

GAMETANGIOS MULTICELULARES

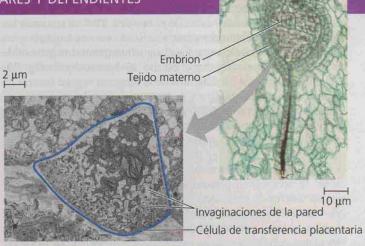


Arquegonios y anteridios de Marchantia (una hepática)

Otra característica que diferenció a las plantas terrestres primitivas de sus algas ancestrales fue la producción de gametos dentro de órganos multicelulares denominados gametangios. Los gametangios femeninos se denominan arquegonios, cada uno de los cuales es un órgano con forma de vaso que produce un único gameto femenino que se mantiene en la base del órgano. Los gametangios masculinos, denominados anteridios, producen y liberan los gametos masculinos (o anterozoide) al medio ambiente. En varios grupos importantes de plantas vivas, los anterozoides tienen flagelos y nadan hacia la ovocélula a través de gotitas de agua o películas acuosas. Cada oosfera es fertilizada dentro de un arquegonio, donde el cigoto se desarrrolla formando un embrión. Como verá en el capítulo 30, los gametofitos de las plantas con semilla son tan reducidos en su tamaño que en algunos linajes los arquegonios y los anteridios se han perdido.

EMBRIONES MULTICELULARES Y DEPENDIENTES

Los embriones vegetales multicelulares se desarrollan a partir de los cigotos que están retenidos dentro de los tejidos del progenitor femenino. Los tejidos parentales proporcionan nutrientes, como hidratos de carbono y aminoácidos, al embrión en desarrollo. El embrión tiene células de transferencia placentarias especializadas, a veces presentes en el tejido maternal adyacente, que facilitan la transferencia de nutrientes del progenitor al embrión por medio de elaboradas invaginaciones de la superficie de la pared (membrana plasmática y pared celular). Esta interfase es análoga a la interfase de transferencia de nutrientes embrión-madre de los mamíferos euterios (placentarios). El embrión multicelular y dependiente de las plantas terrestres es un rasgo derivado tan significativo que las plantas terrestres también se conocen como embriofitas.



Célula de transferencia placentaria y embrión de Marchantia



▲ Fig. 29-6. Esporas y tejidos de plantas primitivas.

En 2003, científicos de Gran Bretaña y de Omán aportaron un poco de luz sobre este misterio, al extraer esporas de rocas con una antigüedad de 475 millones de años en el país de Omán, situado en Oriente Medio (fig. 29-6a). A diferencia de las esporas de esta edad previamente descubiertas, éstas estaban embebidas en un material de la cutícula vegetal similar al tejido portador de esporas de las plantas actuales (fig. 29-6b). Después de encontrar otros pequeños fragmentos de tejido que pertenecían claramente a las plantas, los científicos llegaron a la conclusión que las esporas de Omán son plantas fósiles en vez de algas.

Un estudio del año 2001 del "reloj molecular" (véase capítulo 25) de las plantas sugiere que un ancestro común de las plantas actuales existió hace 700 millones de años. Si esto es verdad, entonces, en el registro fósil faltan los primeros 225 millones de años de la evolución vegetal. Sin embargo, en el año 2003, Michael Sanderson, de la Universidad de California, basándose en datos moleculares, publicó una estimación de 490 a 425 millones de años, una edad bastante similar a la de las esporas descubiertas en Omán.

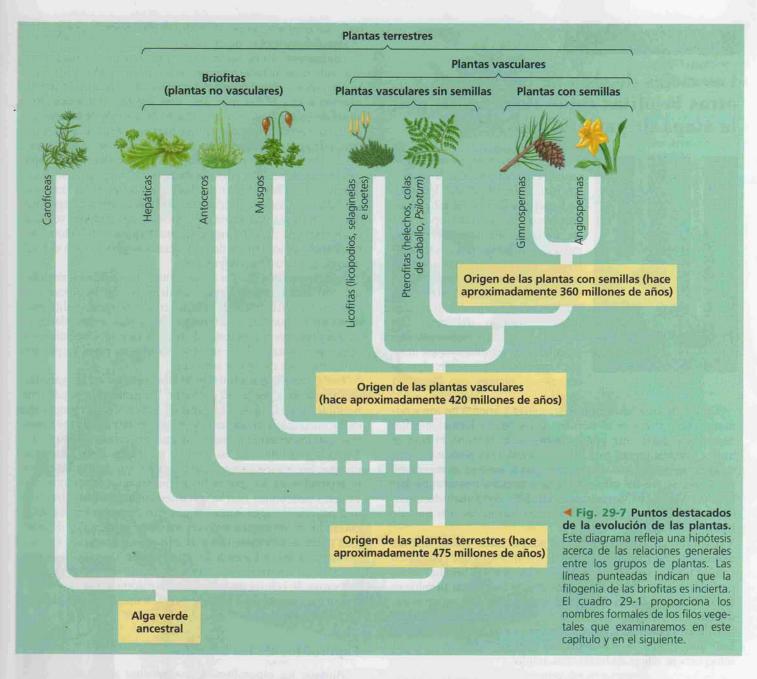
Cualquiera que sea la edad exacta de las primeras plantas terrestres, estas especies ancestrales dieron origen a la enorme diversidad de las plantas vivas. En el **cuadro 29-1** se resumen los diez filos del esquema taxonómico utilizado en este capítulo y en el capítulo 30. A medida que lea el siguiente panorama general de las plantas terrestres, observe el cuadro 29-1 junto con la **fig. 29-7**, donde se presenta un diagrama de la filogenia vegetal basado en la morfología, la bioquímica y la genética de las plantas.

Las plantas terrestres pueden ser agrupadas informalmente por la presencia o ausencia de un extenso sistema de **tejido vascular**, constituido por células unidas para formar tubos que transportan agua y nutrientes a lo largo del cuerpo de la planta. La mayoría de las plantas tienen un sistema de tejido vascular complejo y, por esta razón, se denominan **plantas vasculares**. Las plantas que no tienen un sistema de transporte extenso –hepáticas, antoceros y musgos— se describen como plantas "no vasculares", a pesar de que algunos musgos tienen un tejido vascular simple. Las plantas no vasculares con frecuencia se denominan informalmente **briofitas** (del griego *bryon*, musgo, y *phyton*, planta).

Cuadro 29-1. Diez filos de plantas existentes			
	Nombre común	Número aproximado de especies existentes	
Briofitas (plantas no vasculares)			
Filo Hepatophyta	Hepáticas	9 000	
Filo Anthocerophyta	Antoceros	100	
Filo Bryophyta	Musgos	15 000	
Plantas vasculares			
Plantas vasculares sin semilla			
Filo Lycophyta	Licofitas (licopodios, selaginelas e isoetes o helecho juncal)	1 200	
Filo Pterophyta	Pterofitas (helechos, colas de caballo y <i>Psilotum</i>)	12 000	
Plantas con semilla			
Gimnospermas			
Filo Ginkgophyta	Ginkgo	1	
Filo Cycadophyta	Cícadas	130	
Filo Gnetophyta	Gnetofitas (Gnetum, Ephedra y Welwitschia)	75	
Filo Coniferophyta Angiospermas	Coniferas	600	
Filo Anthophyta	Plantas con flores	250 000	

Aunque el término *briofita* se utiliza comúnmente para referirse a todas las plantas no vasculares, aún continúa el debate acerca de las relaciones entre las hepáticas, los antoceros y los musgos y entre éstos y las plantas vasculares. Aunque algunos estudios moleculares han llegado a la conclusión de que las briofitas no son monofiléticas, un análisis reciente de las secuencias de aminoácidos de los cloroplastos asegura que las briofitas forman un clado. Las líneas punteadas de la figura 29-7 reflejan la actual incertidumbre en lo que se refiere a la filogenia de las briofitas. Sean o no monofiléticas, las briofitas comparten algunos rasgos derivados con las plantas vasculares, como los embriones multicelulares y los meristemas apicales, mientras que carecen de muchas innovaciones de las plantas vasculares, como las raíces y hojas verdaderas.

Las plantas vasculares forman un clado, constituido aproximadamente por el 93% de todas las especies vegetales. Las plantas vasculares pueden categorizarse en tres clados más pequeños. Dos de estos clados son las **licofitas** (licopodios y sus parientes) y las **pterofitas** (helechos y sus parientes). Cada uno de estos clados carece de semillas, razón por la cual, los dos clados en conjunto se denominan informalmente **plantas vasculares sin semillas**. Sin embargo, observen en la figura 29-7 que las plantas vasculares sin semillas



no son monofiléticas. El tercer clado de las plantas vasculares se compone de las plantas con semillas, la gran mayoría de las especies vegetales vivientes. Una semilla es un embrión empaquetado con un suplemento de nutrientes dentro de un saco protector. Las plantas con semillas pueden dividirse en dos grupos, las gimnospermas y las angiospermas, basándose en la ausencia o presencia de cámaras cerradas donde las semillas maduran. Las gimnospermas (del griego gymnos, desnuda, y sperm, semilla) se agrupan en conjunto como plantas con "semilla desnuda", porque sus semillas no están encerradas en cámaras. Las especies supervivientes de gimnospermas, constituidas primariamente por las coníferas, probablemente formen un clado. Las angiospermas (del griego angion, vaso o contenedor) es un enorme clado constituido por todas las plantas con flores. Las semillas de las angiospermas se desarrollan dentro de câmaras denominadas ovarios, que se originan dentro de las flores y maduran para formar frutos.

Obsérvese que la filogenia que se presenta en la figura 29-7 se concentra solamente en las relaciones entre los linajes de plantas

existentes, aquellas que tienen miembros supervivientes además de los miembros extintos. Los paleobotánicos también han descubierto fósiles que pertenecen a linajes de plantas extintas. Muchos de estos fósiles revelan las etapas intermedias que condujeron a los diferentes grupos de plantas que se encuentran actualmente en la Tierra.

Evaluación de conceptos

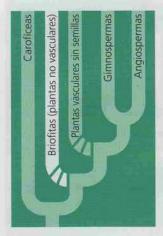


- Identifique tres rasgos derivados que distinguen a las plantas de las algas caroficeas y que facilitan la vida sobre la tierra. Justifique su respuesta.
- Identifique cada estructura como haploide o diploide:
 a) esporofito;
 b) espora;
 c) gametofito;
 d) cigoto;
 e) gameto masculino;
 f) gameto femenino.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 29-3

Los ciclos de vida de los musgos y otras briofitas están dominados por la etapa de gametofitos



Las briofitas están representadas actualmente por tres filos de pequeñas plantas herbáceas (no leñosas): las hepáticas (filo Hepatophyta) los antoceros (filo Anthocerophyta) y los musgos (filo Bryophyta). Los musgos son las briofitas más familiares, aunque algunas plantas comúnmente llamadas "musgos" no son verdaderos musgos. Éstas incluyen al musgo irlandés (un alga roja), al musgo del reno (un liquen), a los licopodios (plantas vasculares sin semillas) y a los musgos españoles (líquenes en algunas regiones y plantas con flores en otras).

Obsérvese que los términos *Bryophyta y briofita* no son sinónimos. Bryophyta es el nombre taxonómico formal del filo constituido solamente por los musgos. El término *briofita* se utiliza informalmente para referirse a *todas* las plantas no vasculares, hepáticas, antoceros y musgos. Como ya se mencionó previamente, no ha sido establecido si estos tres grupos forman un clado. Los taxonomistas también continúan debatiendo la secuencia según la cual evolucionaron los tres filos de briofitas.

Las briofitas adquirieron varias adaptaciones únicas después de su desprendimiento evolutivo de los ancestros que comparten con las plantas vasculares vivas. No obstante, las briofitas vivas, probablemente reflejan algunos rasgos de las plantas primitivas. Por ejemplo, los fósiles de fragmentos vegetales más antiguos que se conocen, incluyen tejidos que se parecen muchísimo al interior de las hepáticas. Los investigadores están ávidos por descubrir más partes de estas plantas antiguas para ver si esta semejanza se refleja de forma más amplia.

Gametofitos de las briofitas

A diferencia de las plantas vasculares, en los tres filos de briofitas, los gametofitos son de mayor tamaño y de vida más prolongada que los esporofitos, como se muestra en el ciclo vital del musgo en la **figura 29-8**. Los esporofitos están típicamente presentes solamente en una parte del ciclo.

Si las esporas de las briofitas se dispersan en un hábitat favorable, como el suelo húmedo o la corteza de los árboles, pueden germinar y crecer formando gametofitos. Las esporas germinales de un musgo, por ejemplo, producen de forma característica una masa de filamentos verdes, ramificados, cuyo espesor es el de una sola célula, conocidos como **protonema** (del griego *proto*, primero, y *nema*, hebras). El protonema tiene una gran superficie que favorece la absorción de agua y minerales. En condiciones favorables, el protonema produce una o más "yemas", cada una con un meristema apical que genera una estructura productora de gametos conocida como **gametoforo** ("portador de game-

tos"). En conjunto, el protonema y el gametoforo constituyen el

cuerpo del gametofito de un musgo.

Los gametofitos de las briofitas, generalmente, forman alfombras adheridas al suelo y tienen como máximo unas pocas células de espesor. Estas partes del cuerpo tan delgadas no pueden sostener a una planta muy alta. Una segunda restricción en la altura de las briofitas es la ausencia, en la mayoría de las especies, de tejido vascular, que se requiere para el transporte a larga distancia de agua y nutrientes. La delgada estructura de los órganos de las briofitas hace posible distribuir materiales sin un tejido vascular especializado. Algunos musgos, sin embargo, incluido el género *Polytrichum*, tienen tejidos conductores en el centro de sus "tallos", y como consecuencia, algunos de estos musgos pueden crecer hasta una altura de 2 metros. Los biólogos vegetales están tratando de determinar si estos tejidos conductores son homólogos de los tejidos de las plantas vasculares o son el resultado de la evolución convergente.

Los gametofitos se fijan al suelo mediante delicados **rizoides**, que son células únicas largas, tubulares (en las hepáticas y los antoceros), o filamentos de células (en los musgos). A diferencia de las raíces, que son características de las plantas vasculares, los rizoides no están compuestos de tejidos, carecen de células conductoras especializadas y no desempeñan un papel importante

en la absorción de agua y minerales.

Los gametofitos maduros producen gametos en los gametangios recubiertos por tejido protector. Un gametofito puede tener múltiples gametangios. Los gametos femeninos son producidos en forma unitaria en los arquegonios con forma de vaso, mientras que los anteridios producen muchos gametos masculinos. Algunos gametofitos de las briofitas son bisexuales, pero, en los musgos, los arquegonios y los anteridios están característicamente separados en los gametofitos femeninos y masculinos. Los gametos masculinos flagelados (anterozoides) nadan a través de una película de agua hacia los gametos femeninos (ovocélulas) entrando en los arquegonios en respuesta a estímulos de atracción química. Los gametos femeninos no son liberados, sino que permanecen en las bases de los arquegonios. Después de la fertilización, los embriones son retenidos dentro de los arquegonios. Las capas de células de transferencia placentaria contribuyen a transportar nutrientes a los embriones, a medida que se desarrollan para formar esporofitos.

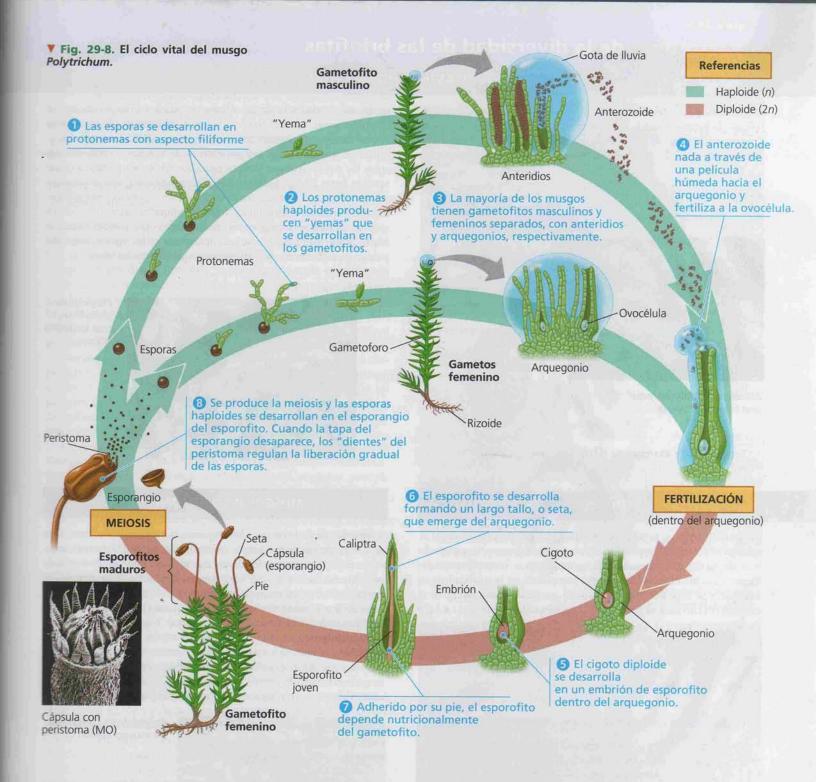
Esporofitos de las briofitas

Aunque los esporofitos de las briofitas son habitualmente verdes y fotosintéticos cuando son jóvenes, no pueden vivir independientemente. Permanecen adheridos a sus gametofitos progenitores, de los cuales absorben hidratos de carbono, ami-

noácidos, minerales y agua.

Las briofitas tienen los esporofitos más pequeños y más sencillos de todos los grupos de plantas existentes, lo que coincide con la hipótesis de que los esporofitos más grandes y más complejos evolucionaron más tarde en las plantas vasculares. Un esporofito típico se compone de un pie, una seta y un esporangio. Embebido en el arquegonio, el pie absorbe nutrientes del gametofito. La seta, o tallo, conduce estos materiales al esporangio, también denominado cápsula, que los utiliza para producir las esporas por meiosis. Una cápsula puede generar hasta 50 millones de esporas.

En la mayoría de los musgos, la seta se elonga, favoreciendo la dispersión de las esporas al elevar la cápsula. Una cápsula inmadura tiene una cubierta protectora de tejidos del gametofito que se denomina caliptra, que se elimina cuando la cápsula está



madura. En la mayoría de las especies de musgos, la parte superior de la cápsula presenta un anillo de estructuras con aspecto de dientes que se denomina **peristoma** (véase fig. 29-8). El peristoma se especializa en la descarga gradual de las esporas, aprovechando las ráfagas de vientos periódicos que pueden transportar las esporas a distancias lejanas.

Los esporofitos de los antoceros y de los musgos son más grandes y más complejos que los de las hepáticas. Tanto los esporofitos de los antoceros como los de los musgos tienen poros especializados que se denominan **estomas**, que también se encuentran en todas las plantas vasculares. Estos poros favorecen la fotosíntesis, permitiendo el intercambio de CO₂ y O₃ entre el

aire exterior y el interior del esporofito (véase fig. 10-3). Los estomas son las principales avenidas por las que el agua se evapora del esporofito. En condiciones de calor y sequedad los estomas pueden cerrarse, minimizando la pérdida de agua.

El hecho de que los estomas estén presentes en los musgos y antoceros, pero ausentes en las hepáticas, sugiere tres hipótesis posibles para su evolución. Si las hepáticas son el linaje de ramificación más antigua de las plantas terrestres, entonces los estomas evolucionaron en algún momento en el ancestro de los antoceros, musgos y plantas vasculares. Si los antoceros son el linaje de ramificación más antiguo, entonces los estomas pueden haber evolucionado en algún momento y, posteriormente, se per-

581

Exploración de la diversidad de las briofitas

HEPÁTICAS (FILO HEPATOPHYTA)

El nombre común y el nombre científico (del latín hepaticus, hígado) se refiere a la forma de hígado de los gametofitos de Marchantia, un género común en el hemisferio norte. En la época medieval se pensaba que esta forma era un signo de que estas plantas podrían contribuir al tratamiento

Gametoforo del gametofito femenino

Pie Seta

Pie Seta

Esporangio

Marchantia polymorpha una hepática talosa

Esporofito de Marchantia (MO)

de las enfermedades hepáticas. Algunas hepáticas, como Marchantia, se describen como "talosas" debido a la forma aplanada de sus gametofitos (recuerde que en el capítulo 28 definimos que el cuerpo de un alga multicelular se denomina talo). Los gametangios de Marchantia están elevados sobre los gametoforos que parecen pequeños árboles en miniatura (véase también figura 29-5). Necesitaría una lupa de aumento para ver los esporofitos, que tienen una seta (tallo) corta con un esporangio redondeado. Algunas hepáticas se denominan "foliosas" porque sus gametofitos tienen estructuras similares a un tallo con varios apéndices que parecen hojas. Las hepáticas foliosas, que se encuentran típicamente en las regiones tropicales y subtropicales, son mucho más comunes que las especies talosas.



Plagiochila deltoidea, una hepática foliosa

ANTOCEROS (FILO ANTHOCEROPHYTA)

El nombre común y el nombre científico (del griego *keras*, cuerno) se refieren a la forma del esporofito, que también se parece a una pequeña hoja de hierba. Un esporofito típico puede crecer hasta aproximadamente 5 cm de altura. El esporangio se extiende en la totalidad de su longitud y se abre liberando las esporas maduras, comenzando en el extremo del cuerno. Los gametofitos, que habitualmente tienen 1 a 2 cm de diámetro, crecen en su mayor parte horizontalmente, y con frecuencia, tienen adheridos múltiples esporofitos.



MUSGOS (FILO BRYOPHYTA)

A diferencia de las hepáticas y los antoceros, la mayoría de los gametofitos de los musgos crecen típicamente más verticalmente que horizontalmente. La altura de los musgos se encuentra dentro de un intervalo de menos de un milímetro hasta más de 50 cm, pero en la mayoría de las especies, es menor de 15 cm. Los gametofitos son estructuras que comprenden primariamente una alfombra de musgo. Sus "hojas" tienen habitualmente el espesor de una sola célula, pero pueden encontrarse "hojas" más complejas con crestas recubiertas con cutícula en el musgo capilar y sus parientes cercanos. Los esporofitos de los musgos son típicamente alargados y visibles sin aumento, con tamaños que alcanzan, aproximadamente, los 20 cm. A pesar de que son verdes y fotosintéticos mientras son jóvenes, se vuelven de color marrón claro o marrón rojizo cuando están listos para liberar las esporas.



dieron en el linaje de las hepáticas. O, quizás, los antoceros adquirieron los estomas independientemente de los musgos y de las plantas vasculares. Esta pregunta es importante para comprender la evolución de las plantas, ya que los estomas desempeñan un papel crucial en el éxito de las plantas vasculares, como se verá en el capítulo 36.

La **figura 29-9**, en la página opuesta, ilustra ejemplos de gametofitos y esporofitos en los tres filos de briofitas.

Importancia ecológica y económica de los musgos

La dispersión de esporas ligeras mediante el viento ha distribuido los musgos alrededor de todo el mundo. Estas plantas son particularmente comunes y se diversifican en los bosques húmedos y terrenos pantanosos, donde constituyen hábitats para minúsculos animales. Algunas especies de musgos habitan inclusive en ambientes tan extremos como cumbres de las montañas, tundras y desiertos (véase capítulo 50). Muchos musgos existen en hábitats muy fríos o secos porque pueden sobrevivir a la pérdida de la mayor parte de su agua corporal y luego rehidratarse cuando la humedad está a su disposición. Pocas plantas vasculares pueden sobrevivir al mismo grado de desecación. Además, los compuestos fenólicos de las paredes celulares de los musgos absorben los niveles dañinos de radiación presentes en los desiertos o a elevadas altitudes y latitudes

Un género de musgo de los terrenos pantanosos, *Sphagnum*, o musgo de la turba o musgo esfagno, está ampliamente distribuido, formando extensos depósitos de material orgánico parcialmente degradado conocido como turba (fig. 29-10). Las regiones pantanosas dominadas por este musgo se denominan pantanos de turba. Debido a que los compuestos fenólicos resistentes están embebidos en sus paredes celulares, *Sphagnum* no se degrada verdaderamente. Además, segrega compuestos que pueden reducir la actividad bacteriana. Las bajas temperaturas y los niveles de nutrientes en los pantanos de turba también inhiben la putrefacción. Como consecuencia, los pantanos de turba pueden preservar cuerpos momificados durante miles de años.

En todo el mundo, hay aproximadamente 400 mil millones de toneladas de carbono orgánico almacenadas en forma de turba. Estos reservorios de carbono contribuyen a estabilizar las concentraciones atmosféricas globales de CO₂ (véase capítulo 54).

Durante mucho tiempo la turba ha sido una fuente de combustible en Europa y Asia, y se sigue extrayendo como combustible en la actualidad, principalmente, en Irlanda y Canadá. Como el musgo de la turba tiene grandes células muertas que pueden absorber agua hasta 20 veces el peso del musgo, también sirve como acondicionador del suelo y se utiliza para empaquetar las raíces de las plantas cuando se envían por barco. El exceso actual de extracción de *Sphagnum* podría reducir sus efectos ecológicos beneficiosos.

Evaluación de conceptos

- ¿Cómo se diferencian las briofitas de las otras plantas?
- 2. Mencione tres ejemplos en los que la estructura se adapte a la función en las briofitas.

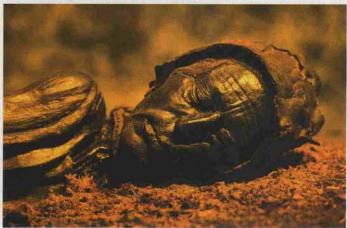
Véanse las respuestas en el Apéndice A.



(a) Extracción de turba de un pantano.



(c) Hoja" de Sphagnum (MO). La combinación de células vivas fotosintéticas y células muertas almacenadoras de agua le confiere al musgo su calidad esponjosa.

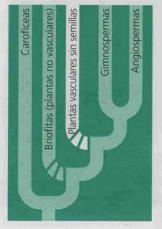


(d) "El hombre de Tollund", una momia de los pantanos de turba que data del 405-100 A. C. Las condiciones de acidez y pobreza de oxígeno producidas por el musgo Sphagnum pueden conservar los cuerpos humanos o de otros animales durante miles de años.

▲ Fig. 29-10. Sphagnum, o musgo de la turba: una briofita con importancia económica, ecológica y arqueológica.

Concepto 29-4

Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas formaron los primeros bosques



Mientras que las briofitas o plantas similares a ellas fueron la vegetación predominante durante los primeros 100 millones de años de la evolución de las plantas, las plantas vasculares dominan actualmente la mayor parte de los paisajes. Las plantas vasculares sin semillas actuales proporcionan indicios de la evolución de las plantas durante el período Carbonífero, cuando las plantas vasculares comenzaron a diversificarse, mientras que la mayoría de los grupos de plantas con semillas no habían evolucionado todavía. Los anterozoides de los

helechos y de todas las demás plantas vasculares sin semillas son flagelados y deben nadar a través de una película de agua para llegar a las oosferas, como sucede en las briofitas. Debido a estos gametos masculinos nadadores, y a sus frágiles gametofitos, las plantas vasculares sin semillas son más frecuentes en ambientes húmedos. Por esa razón, es probable que antes de la aparición de las plantas con semillas, la mayor parte de la vida vegetal sobre la Tierra estuviera limitada a los hábitats relativamente húmedos.

Origenes y rasgos de las plantas vasculares

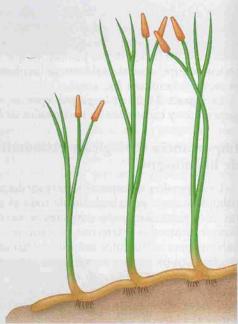
Los fósiles de los antecesores de las plantas vasculares actuales tienen una antigüedad de aproximadamente 420 millones de años. A diferencia de las briofitas, estas especies tenían esporofitos ramificados que no dependían de los gametofitos para su crecimiento (fig. 29-11). Aunque estas plantas crecían hasta una altura no superior a los 50 cm, su ramificación hacía posible desarrollar cuerpos más complejos con múltiples esporangios. Este desarrollo evolutivo facilitó una mayor producción de esporas y aumentó la supervivencia a pesar de los herbívoros, ya que, aunque algunos esporangios fueran comidos, los demás podrían sobrevivir.

Los ancestros de las plantas vasculares presentan ya algunos rasgos derivados de las plantas vasculares actuales, pero carecen de otras adaptaciones clave que evolucionaron más tarde. Esta sección describe los rasgos principales que caracterizan a las plantas vasculares vivas: ciclos vitales con dominancia de esporofitos, transporte por medio de tejidos vasculares denominados xilema y floema, y la presencia de raíces y hojas, incluidas hojas portadoras de esporas llamadas esporofilos.

Ciclos vitales con dominancia de esporofitos

Los fósiles sugieren que los ancestros de las plantas vasculares tenían ciclos vitales caracterizados por gametofitos y esporofitos prácticamente iguales en tamaño. Sin embargo, entre las plantas vasculares existentes, la generación de esporofitos (diploide) es la planta más grande y compleja en la alternancia

▶ Fig. 29-11. Aglaophyton major, un antiguo pariente de las plantas vasculares modernas. Esta reconstrucción basada en fósiles de hace aproximadamente 420 millones de años exhibe ramificación dicotómica (en forma de Y) y esporangios terminales. Estos rasgos caracterizan a las plantas vasculares vivas, pero están ausentes en las briofitas (plantas no vasculares).

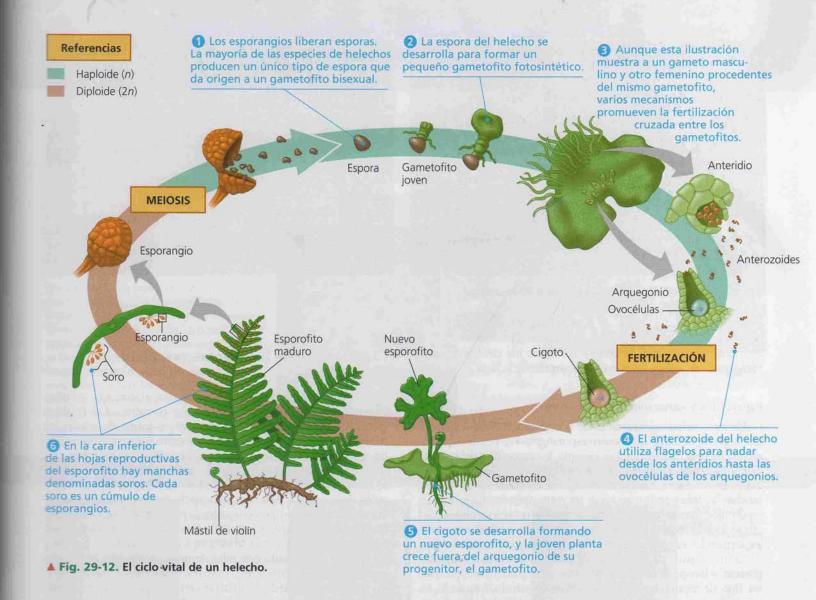


de generaciones. En los helechos, por ejemplo, las conocidas estructuras foliadas son los esporofitos. Usted tendría que agacharse, ponerse de rodillas y buscar en el suelo meticulosamente para encontrar los gametofitos del helecho, que son minúsculas estructuras que crecen sobre o inmediatamente por debajo de la superficie del suelo. Hasta que tenga la oportunidad de hacer esto, puede estudiar el ciclo vital con dominancia de esporofitos de las plantas vasculares sin semillas en la **figura 29-12**, que utiliza un helecho como ejemplo. Luego, para repasar, compare este ciclo vital con el de la figura 29-8, que representa el ciclo de vida de los musgos y otras plantas no vasculares con dominancia característica de los gametofitos. En el capítulo 30 verá que los gametofitos se vuelven aún más reducidos durante la evolución de las plantas con semillas.

Transporte en el xilema y floema

Las plantas vasculares tienen dos tipos de tejido vascular: el xilema y el floema. El xilema transporta la mayor parte del agua y minerales. El xilema de todas las plantas vasculares está constituido por traqueidas, células en forma de tubo que transportan el agua y los minerales desde las raíces hacia arriba (véase fig. 35-9). Como las plantas no vasculares carecen de traqueidas, a veces, las plantas vasculares se denominan traqueofitas. Las traqueidas en realidad son células muertas: solamente sus paredes permanecen y proporcionan un sistema de tuberías microscópicas para el agua. Las células conductoras de agua en las plantas vasculares están lignificadas; es decir, sus paredes celulares están fortalecidas por el polímero fenólico lignina. El tejido denominado floema está formado por células vivas conductoras de hidratos de carbono, ordenadas en tubos que distribuyen hidratos de carbono, aminoácidos y otros productos orgánicos (véase fig. 35-9).

El tejido vascular lignificado permitió a las plantas vasculares crecer a alturas mayores que las briofitas. Sus tallos se hicieron suficientemente fuertes como para evitar la inclinación y la caída, y podían transportar agua y nutrientes minerales a grandes alturas por encima del suelo.



Evolución de las raíces

El tejido vascular lignificado también proporciona beneficios por debajo del suelo. En lugar de los rizoides que estaban presentes en las briofitas, en casi todas las plantas vasculares evolucionaron raíces. Las **raíces** son órganos que anclan las plantas vasculares y les permiten absorber agua y nutrientes del suelo. Además, las raíces permiten que el sistema de brotes crezca a mayor altura.

Los tejidos de la raíz de las plantas actuales se parecen estrechamente a los tejidos del tallo de las plantas vasculares primitivas conservadas en los fósiles. Esto sugiere que las raíces pueden haber evolucionado de las porciones más bajas, subterráneas, de los tallos de las antiguas plantas vasculares. No está claro si las raíces evolucionaron solamente una vez en el ancestro común de todas las plantas vasculares o si lo hicieron independientemente en los diferentes linajes. Aunque las raíces de los miembros vivos de estos linajes de plantas vasculares comparten muchas semejanzas, la evidencia fósil indica una evolución convergente. Los fósiles de las licofitas más antiguas, por ejemplo, ya presentaban raíces sencillas hace 400 millones de años, cuando los ancestros de los helechos y de las plantas con semillas todavía no tenían ninguna. El estudio de los genes que controlan el desarrollo de la raíz en las distintas especies de plantas vasculares puede contribuir a resolver esta controversia.

Evolución de las hojas

Las hojas son órganos que aumentan el área superficial de las plantas vasculares, captando de esa manera más energía solar para la fotosíntesis. En cuanto a tamaño y complejidad, las hojas pueden clasificarse como micrófilos o megáfilos. Todas las licofitas (el linaje más antiguo de las plantas vasculares modernas) tienen micrófilos, hojas pequeñas, generalmente, con forma de espina, con una única vena. Casi todas las demás plantas vasculares tienen megáfilos, hojas con un sistema vascular muy ramificado. Así llamadas porque son más grandes que los micrófilos, los megáfilos tienen una productividad fotosintética mayor que los micrófilos, como consecuencia de su mayor superficie, surcada por una red de venas. Los micrófilos aparecieron por primera vez en el registro fósil hace 410 millones de años, mientras que los megáfilos no emergieron hasta hace aproximadamente 370 millones de años, al final del período Devónico.

De acuerdo con un modelo de evolución de las hojas, las micrófilas se originaron como pequeñas excrecencias de los tallos. Estas excrecencias estaban sostenidas por estrías únicas de tejido vascular (fig. 29-13a). Por el contrario, las megáfilas pueden haber evolucionado de una serie de ramificaciones situadas en el tallo, muy próximas una a la otra, que se aplanaron y desarrollaron uniones entre ellas para mantenerse juntas de esa manera (fig. 29-13b).

585

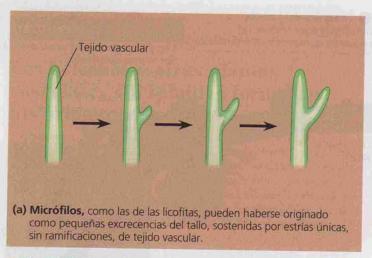
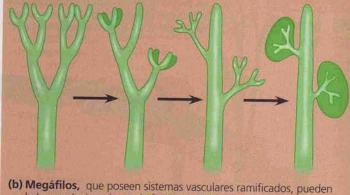


Fig. 29-13. Hipótesis sobre la evolución de las hojas.



haber evolucionado por la fusión de tallos ramificados.

Para entender mejor el origen de las hojas, los científicos están explorando el control genético del desarrollo de la hoja.

Esporofilos y variaciones de las esporas

Un hito evolutivo importante fue la emergencia de los esporofilos, hojas modificadas que poseen esporangios. Los esporofilos varian mucho en su estructura. Por ejemplo, los esporofilos del helecho producen cúmulos de esporangios conocidos como soros, generalmente en las caras inferiores de los esporofilos (véase fig. 29-12). En muchas licofitas y en la mayoría de las gimnospermas, los grupos de esporofilos forman conos, llamados técnicamente estróbilos (del griego strobilos, cono). En el capítulo 30 veremos cómo los esporofilos forman los estróbilos de las gimnospermas y partes de las flores.

La mayor parte de las especies de plantas vasculares son homospóricas o isospóricas con un solo tipo de esporofilo que produce un tipo de espora, que, típicamente, se desarrolla formando un gametofito bisexual, como en la mayoría de los helechos. Por el contrario, una especie heterospórica tiene dos tipos de esporofilos y produce dos clases de esporas. Los megasporangios de los megasporofilos producen megasporas, que se desarrollan formando gametofitos femeninos. Los microsporangios de los microsporofilos producen microsporas, que se desarrollan formando gametofitos masculinos. Todas las plantas con semillas y unas pocas plantas vasculares sin semillas son heterospóricas. El siguiente diagrama compara las dos condiciones:

Producción homospórica de esporas Tipo único Ovocélula Típicamente Esporangio en de espora -> un gametoel esporofilo fito bisexual anteozoide Producción heterospórica de esporas Megasporangio Megasporangio → Megaspora → Gameto femenino femenina o ovocélula Microsporangio → Microspora → Gametofito → Esperma en el microsporifilo

Clasificación de las plantas vasculares sin semillas

Como se mencionó, las plantas vasculares sin semillas vivientes forman dos clados: licofitas y pterofitas. Las licofitas (filo Lycophyta) engloban los musgos en forma de maza, los musgos en espiga y los helechos juncales (género Isoetes). En las pterofitas (filo Pterophyta) se incluyen los helechos, las colas de caballo y los helechos en cepillo y sus parientes. Como se diferencian considerablemente por su aspecto, los helechos, colas de caballo y helechos en cepillo han sido considerados durante mucho tiempo como filos separados: el filo Pterophyta (helechos), el filo Sphenophyta (colas de caballo, también denominadas esfenofitas), y el filo Psilophyta (helechos en cepillo y un género relacionado con ellas, conocidos en conjunto como psilofitas). Sin embargo, las comparaciones moleculares recientes han proporcionado evidencias convincentes de que en conjunto, los tres grupos constituye un clado. Como consecuencia, muchos taxonomistas los clasifican juntos actualmente en el filo Pterophyta, como hacemos nosotros en este capítulo. Otros los consideran como tres filos independientes dentro del mismo clado.

La fig. 29-14, describe los grupos generales de las plantas vasculares sin semillas.

Filo Lycophyta: licopodios, selaginelas y helechos juncales o isoetes

Las especies modernas de licofitas, el grupo más primitivo de plantas vasculares, son reliquias de un pasado lejano muy importante. En el período Carbonífero hubo dos líneas evolutivas: una compuesta por pequeñas plantas herbáceas, y otra compuesta por árboles leñosos gigantes, con diámetros de más de 2 metros y alturas mayores de 40 metros Las licofitas gigantes prosperaron durante millones de años en terrenos pantanosos, cálidos y húmedos, pero se extinguieron cuando el clima se volvió más fresco y más seco al final del período Carbonífero. Las pequeñas licofitas sobrevivieron, y hoy están representadas por aproximadamente 1200 especies. Aunque algunas de ellas son denominadas comúnmente musgos en forma de maza y musgos en espiga, no son musgos verdaderos que se clasifican con las briofitas (plantas no vasculares).

Exploración de la diversidad de las plantas vasculares sin semillas

LICOFITAS (FILO LYCOPHYTA)

Muchas licofitas crecen en los árboles tropicales como epífitas, plantas que utilizan a otras plantas como sustrato, pero que no son parásitas. Otras especies crecen en suelos de bosques templados. En algunas especies, los minúsculos gametofitos viven por encima del suelo y son fotosintéticos. Otros tienen vida subterránea, nutridos por hongos simbióticos.

Los esporofitos tienen tallos verticales con muchas hojas pequeñas, y también tallos abrazados al suelo, que producen raíces que se ramifican de forma dicotómica. En los musgos en forma de maza, los esporofilos están agrupados en conos con forma de maza (estróbilos). Los musgos en espiga son habitualmente más pequeños y con frecuencia crecen horizontalmente. Los helechos juncales, denominados así por la forma de sus hojas tienen un único géneto (Isoetes) que vive en áreas pantanosas. Los musgos en forma de maza son todos homospóncos, mientras que los musgos en espiga son todos heterospóricos. Las esporas se liberan en forma de nubes y son tan ricas en aceite que anteriormente los magos y los fotógrafos las quemaban para crear humo o destellos de luz.



PTEROFITAS (FILO PTEROPHYTA)



Psilotum nudum, un helecho en cepillo

HELECHOS EN CEPILLOS Y PARIENTES

Como los fósiles de las plantas vasculares primitivas, los esporofitos de los helechos en cepillo (Psilotum) tienen tallos con ramificación dicotómica, pero no tienen raíces. Los tallos tienen excrecencias semejantes a escaleras que carecen de tejido vascular y pueden haber evolucionado como hojas muy reducidas. Cada botón amarillo del tallo está constituido por tres esporangios fusionados. Las especies del género Tmesipteris, estrechamente emparentadas con los helechos en cepillo y que se encuentran solamente en el Pacífico Sur, también carecen de semillas pero tienen pequeñas excrecencias con aspecto de hoja en sus tallos, lo que les da una apariencia similar a la vid. Ambos géneros son homospóricos, con esporas que dan origen a gametofitos bisexuales que crecen subterráneamente y tienen apenas alrededor de un centímetro de largo.



COLAS DE CABALLO (EQUISETOS)

El nombre se refiere al aspecto irregular de los tallos, que presentan una textura granular que los hizo históricamente útiles como "cepillos de limpieza" para fregar cacerolas y sartenes. Algunas especies tienen tallos fértiles (que poseen estróbilos) y vegetativos separados. Las colas de caballo son homospóricas, con estróbilos que liberan esporas que dan origen a diminutos gametofitos masculinos o bisexuales.

Las colas de caballo se denominan también artrofitas ("plantas articuladas"), porque sus tallos tienen articulaciones. Anillos de pequeñas hojas o ramas emergen de cada articulación, pero el tallo es el principal órgano fotosintético. Grandes canales de aire transportan el oxígeno hacia las raíces, que, con frecuencia, crecen en suelos impregnados de agua.



Athyrium filix-femina, helecho hembra

HELECHOS

A diferencia de la mayoría de las otras plantas vasculares sin semillas, los helechos tienen megáfilos (véase fig. 29-13b). Los esporofitos típicamente tienen tallos horizontales que dan origen a grandes hojas denominadas frondas, con frecuencia, divididas en hojuelas. Una fronda crece a medida que su extremo enroscado, el mástil de violín, se desenvuelve (véase la tapa de este libro).

Casi todas las especies son homospóricas. El gametofito se retrae y muere después de que el joven esporofito se desprende. En la mayoría de las especies, los esporofitos tienen esporangios con tallos que poseen sistemas semejantes a un resorte que catapultan las esporas a varios metros de distancia. Las esporas aerotransportadas pueden ser diseminadas lejos de su origen. Algunas especies producen más de un billón de esporas en el tiempo de vida de la planta.



▲ Fig. 29-15. Reproducción artística de un bosque en el período Carbonífero basada en evidencias fósiles. La mayor parte de los árboles grandes con troncos rectos son licofitas. El árbol de la izquierda con ramas plumosas es una cola de caballo. Los helechos arborescentes, que aquí no se muestran, eran también abundantes en los "bosques de carbón" del Carbonífero. También prosperaban los animales, como por ejemplo las libélulas gigantes.

Filo Pterophyta: helechos, colas de caballo y helechos en cepillo y sus parientes

Los helechos se han irradiado extensamente desde sus orígenes en el período Devónico, y crecieron entre árboles de licofitas y colas de caballo en los grandes bosques pantanosos del Carbonífero. Actualmente, los helechos son, con un margen considerable, las plantas vasculares sin semillas más ampliamente distribuidas, con un número de especies mayor de 12 000. Aunque la mayor diversidad en los trópicos, muchos helechos prosperaron en bosque templados, y algunas especies incluso se adaptaron a hábitats áridos.

Las colas de caballo tuvieron mucha diversidad durante el período Carbonífero; algunas crecieron hasta alcanzar una altura de 15 metros Sin embargo, actualmente sobreviven, aproximadamente, solo 15 especies, que constituyen un único género ampliamente distribuido, Equisetum, que se encuentran en lugares pantanosos, o a lo largo de los ríos.

Psilotum (helechos en cepillo) y un género estrechamente emparentado, Tmesipteris, forman un clado constituido, principalmente, por epífitas tropicales. Los helechos en cepillo, las únicas plantas vasculares que carecen de verdaderas raíces y hojas, se denominan "fósiles vivientes" por su llamativo parecido con los fósiles de los antiguos parientes de las plantas vasculares (véanse figs. 29-11 y 29-14). Sin embargo, numerosas evidencias, incluido el análisis de las secuencias del DNA y de la estructura del gameto masculino, indican que Psilotum y Tmesipteris están estrechamente emparentados con los helechos. Esta hipótesis sugiere que las verdaderas raíces y hojas de sus ancestros se perdieron durante la evolución.

La importancia de las plantas vasculares sin semillas

Los ancestros de las licofitas vivas, las colas de caballo y helechos, junto con sus parientes vasculares sin semillas, crecieron hasta grandes alturas durante el período Carbonífero, formando los primeros bosques (fig. 29-15). Con la evolución del tejido

vascular, las raíces y las hojas, estas plantas aceleraron su velocidad de fotosíntesis, aumentando drásticamente la eliminación de CO2 de la atmósfera. Los científicos estiman que los niveles de CO2 disminuyeron 5 veces, ocasionando el enfriamiento global que

resultó en una extendida formación de glaciares.

Las plantas vasculares sin semillas, que formaron los primeros bosques finalmente se transformaron en carbón. En las aguas estancandas de los pantanos del Carbonífero, las plantas muertas no se degradaron totalmente. Este material orgánico formó gruesas capas de turba, que más tarde fueron cubiertas por el mar. Los sedimentos marinos se apilaron en la parte superior y, durante millones de años, el calor y la presión convirtieron la turba en carbón. De hecho, los depósitos de carbón del Carbonífero son los más extensos que existen. El carbón fue esencial para la Revolución Industrial, y aún hoy la gente quema 6 mil millones de toneladas de carbón al año. Resulta irónico que el carbón, formado con las plantas que contribuyeron al enfriamiento global, contribuya actualmente al calentamiento global, devolviendo el carbono a la atmósfera (véase el capítulo 54).

Junto con las plantas sin semillas de los pantanos del Carbonífero, crecieron las primitivas plantas con semillas. Aunque las plantas con semillas no eran dominantes en esa época, se hicieron prominentes cuando los pantanos comenzaron a secarse al final del período Carbonífero. El próximo capítulo describe el origen y la diversificación de las plantas con semillas, continuando con nuestro tema de la adaptación terrestre.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cuáles son algunas diferencias clave entre las plantas vasculares sin semillas y las briofitas?
- 2. ¿Cuál es la diferencia más importante entre la mayoría de las licofitas y la mayoría de los helechos y sus parientes?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🏖 🕏

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 29-1

Las plantas terrestres evolucionaron a partir de las algas verdes

- Evidencias morfológicas y bioquímicas (pp. 573, 574). Los rasgos compartidos por las plantas y las caroficeas incluyen complejos en roseta para sintetizar celulosa, enzimas en los peroxisomas, semejanzas en la estructura flagelada del anterozoide y formación de fragmoplastos durante la división celular.
- Evidencias genéticas (p. 574). Las semejanzas en los genes nucleares y en los cloroplastos sugieren que las caroficeas son los parientes vivos más cercanos de las plantas terrestres.
- Adaptaciones que permitieron el desplazamiento a la tierra (p. 574). Rasgos como la esporopolenina permitieron a las caroficeas soportar la ocasional desecación en los límites de los pantanos y lagos. Estos rasgos pueden haber permitido que las algas ancestrales de las plantas sobrevivieron en condiciones terrestres, iniciando el camino de la colonización de la tierra firme.

Concepto 29-2

Las plantas terrestres poseen un conjunto de adaptaciones derivadas

- Definición del reino vegetal (p. 575). Algunos biólogos piensan que el reino vegetal debe expandirse para incluir una o todas las algas verdes. Hasta que este debate filogenético se resuelva, este libro mantiene la definición del reino Plantae como equivalente a las embriofitas.
- Rasgos derivados de las plantas (p. 575). Los rasgos derivados que diferencian al cládo de las plantas terrestres de las caroficeas, las algas más cercanamente emparentadas, son los meristemas apicales, la alternancia de generaciones, las esporas con paredes en los esporangios, los gametangios multicelulares, y los embriones multicelulares y dependientes. Otros rasgos derivados adicionales, como la cutícula y los compuestos secundarios, evolucionaron en muchas especies de plantas.
- El origen y la diversificación de las plantas (pp. 575, 578, 579). La evidencia fósil indica que las plantas están en la tierra, desde hace por lo menos 475 millones de años. Posteriormente, las plantas divergieron en varios grupos mayores, incluyendo las briofitas (plantas no vasculares); las plantas vasculares sin semillas, como las licofitas y los helechos; y los dos grupos de plantas con semillas: gimnospermas y angiospermas (plantas con flores). La mayoría de los taxonomistas dividen a las plantas en diez filos.

Concepto 29-3

Los ciclos de vida de los musgos y otras briofitas están dominados por la etapa de gametofitos

- Los tres filos de briofitas –hepáticas, antoceros y musgos– pueden no constituir un clado. El debate sobre la secuencia de su evolución aún continúa (p. 580).
- Cametofitos de las briofitas (p. 580). Los gametofitos de las hepáticas y los antoceros crecen más horizontalmente, mientras que los de los musgos son más verticales. Los gametofitos son la generación dominante y son característicamente bien visibles, como una alfombra de musgo. Los rizoides fijan los gametofitos, anclándolos a la superficie. Los anterozoides flagelados producidos por los anteridios necesitan una película acuosa para viajar hacia las ovocélulas en los arquegonios.

- ▶ Esporofitos de las briofitas (pp. 580-583). Los esporofitos crecen hacia afuera de los arquegonios y su nutrición depende de los gametofitos haploides. Más pequeños y más simples que los esporofitos de las plantas vasculares, están característicamente constituidos por el pie, la seta (tallo) y el esporangio. Los esporofitos de los antoceros y de los musgos tienen estomas.
- Importancia ecológica y económica de los musgos (p. 583).
 Sphagnum cubre grandes extensiones de tierra, como pantanos de turba y tierras de turba, desempeñando un papel importante en el ciclo del carbono.

Concepto 29-4

Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas formaron los primeros bosques

Origenes y rasgos de las plantas vasculares (pp. 584-586). Los fósiles de los antecesores de las plantas vasculares actuales tienen una antigüedad aproximada de 420 millones de años, y demuestran que estas diminutas plantas tenían esporofitos ramificados independientes, pero carecían de otros rasgos derivados de las plantas vasculares, como el xilema y el floema, las raíces y las hojas.

Ciclos vitales con dominancia de esporofitos. A diferencia de las briofitas, los esporofitos de las plantas vasculares sin semillas constituyen la generación más grande, como en el ejemplo de la conocida planta de helecho. Los gametofitos son plantas minúsculas que crecen sobre o por debajo de la superficie.

Transporte en el xilema y el floema. Las plantas vasculares poseen dos tejidos vasculares: el xilema y el floema. El xilema conduce la mayor parte del agua y minerales. El xilema de todas las plantas vasculares está formado por células muertas denominadas traqueidas. La lignina en el xilema permite a la mayoría de las plantas vasculares crecer hasta una altura mayor que las briofitas. El floema, un tejido vivo, conduce los hidratos de carbono y otros nutrientes orgánicos.

Evolución de las raíces. A diferencia de los rizoides de las briofitas, las raíces desempeñan un papel importante en la absorción de agua y nutrientes. Las raíces pueden haber evolucionado a partir de tallos subterráneos. No está claro si las raíces evolucionaron independientemente en diferentes linajes.

Evolución de las hojas. En términos de evolución, las hojas se categorizan en dos tipos: micrófilos y megáfilos. Los micrófilos, hojas con una única vena, evolucionaron en primer término y son características de las licofitas. Casi todas las otras plantas vasculares tienen megáfilos, hojas con un sistema vascular muy ramificado. Los megáfilos son generalmente más grandes, con mayor producción fotosintética.

Esporofilos y variaciones de esporas. Los esporofilos son hojas modificadas con esporangios. La mayoría de las plantas vasculares sin semillas son homospóricas, es decir, que tienen un solo tipo de espora, que generalmente se desarrolla formando un gametofito bisexual. Todas las plantas con semillas y algunas especies de plantas vasculares sin semillas son heterospóricas, es decir, que tienen dos tipos de esporas que dan origen a los gametofitos masculino y femenino.

Clasificación de las plantas vasculares sin semillas (pp. 586-588). Las plantas vasculares sin semillas comprenden el filo Lycophyta (licopodios, selagineles, y helechos juncales) y el filo Pterophyta (helechos, colas de caballo, helechos en cepillo y especies cercanas). Las antiguas licofitas incluyen plantas herbáceas y leñosas que dominaron los bosques primitivos. Las licofitas modernas son pequeñas plantas herbáceas. Los esporofitos de las licofitas tienen tallos verticales que poseen varias micrófilas y tallos horizontales que crecen a lo largo de la superficie. Los helechos son las plantas vasculares sin semillas de mayor diversidad. La mayoría de las especies de helechos son homospóricas y producen cúmulos de esporangios

conocidos como soros. Las colas de caballo y los helechos en cepillo son, en realidad, parientes cercanos de los helechos.

La importancia de las plantas vasculares sin semillas

(p. 588). Las plantas vasculares sin semillas dominaron los bosques primitivos. Su crecimiento pudo haber contribuido a producir el importante enfriamiento global que caracterizó el final del período Carbonífero. Los vestigios en descomposición de los bosques primitivos finalmente se transformaron en carbón.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de los siguientes *no* es una evidencia de que las caroficeas son las algas más cercanamente emparentadas con las plantas?
 - a. Estructura similar del gameto masculino.
 - b. Estructura similar de la pared celular.
 - c. Semejanzas en la formación de la pared celular durante la división celular.
 - d. Semejanzas genéticas en los cloroplastos.
 - e. Semejanzas en las proteínas que sintetizan la celulosa.
- 2. ¿Cuál de las siguientes características de las plantas está ausente en sus parientes más cercanos, las algas carofíceas?
 - a. Clorofila b.
 - b. Celulosa en las paredes celulares.
 - c. Alternancia de generaciones multicelulares.
 - d. Reproducción sexual.
 - e. Formación de una placa celular durante la citocinesis.
- 3. ¿Cuál de las siguientes constituye un clado (un grupo monofilético)?
 - a. Briofitas y plantas vasculares sin semillas.
 - b. Licofitas y pterofitas.
 - c. Hepáticas, antoceros y musgos.
 - d. Plantas vasculares sin semillas y plantas con semillas.
 - e. Caroficeas y briofitas.
- 4. ¿Cuál de las siguientes características comparten los musgos, las hepáticas y los antoceros?
 - a. Células reproductivas en gametangios; embriones.
 - b. Esporofitos ramificados.
 - c. Tejidos vasculares, hojas verdaderas, y una cutícula cerosa.
 - d. Semillas.
 - e. Paredes lignificadas.
- 5. ¿Cuál de las siguientes características no es común a todos los filos de las plantas vasculares?
 - a. El desarrollo de las semillas.
 - b. Alternancia de generaciones.
 - c. Dominancia de la generación diploide.
 - d. Xilema y floema.
 - e. Adición de lignina a las paredes celulares.
- 6. Una especie de planta heterospórica es aquella que:
 - a. Produce un gametofito que posee tanto anteridios como arquegonios.
 - b. Produce microesporas y megaesporas, que dan origen a los gametofitos masculino y femenino.
 - c. Produce esporas durante todo el año, en lugar de hacerlo solamente durante una estación.

- d. Produce dos clases de esporas, una asexualmente por mitosis y la otra sexualmente por meiosis.
- e. Se reproduce solo sexualmente.
- 7. ¿Cuál de los siguientes es diploide?
 - a. El arquegonio de una hepática.
 - b. Una célula no reproductiva en los gametangios de un musgo.
 - c. Una célula que es parte del tallo (seta) del esporofito de un musgo.
 - d. Una espora producida por el esporofito de un helecho.
 - e. El gametofito subterráneo de una licofita.
- 8. ¿De qué tipos de plantas son características las micrófilas?
 - a. Musgos.
- d. Helechos.
- b. Hepáticas.
- e. Antoceros.
- c. Licofitas.
- 9. Durante el período Carbonífero, las plantas dominantes eran:
 - a. Licofitas gigantes, colas de caballo y helechos.
 - b. Coníferas.
 - c. Angiospermas.
 - d. Carofíceas.
 - e. Plantas con semillas primitivas.
- 10. ¿Cuál de las siguientes es una planta terrestre que produce anterozoides flagelados y que tiene un ciclo vital con dominancia de los esporofitos?
 - a. Helecho.
- d. Caroficea.
- b. Musgo.
- e. Antocero.
- c. Hepática.

Interrelación evolutiva

Dibuje un cladograma que incluya un musgo, un helecho y una gimnosperma. Utilice un alga caroficea como grupo externo (véase el capítulo 25 para repasar la cladística). Marque cada rama del cladograma por lo menos con una característica derivada única para dicho clado.

Problemas científicos

En abril de 1986, un accidente en la planta de enegía nuclear de Chernobyl, Ucrania, dispersó residuos radiactivos en un radio de cientos de millas. Para determinar los efectos biológicos de la radiación, los investigadores comprobaron que los musgos eran especialmente valiosos para evaluar el daño. La radiación daña los organismos provocando mutaciones. Explique por qué los efectos genéticos de la radiación pueden observarse antes en las briofitas que en las plantas de otros grupos. Imagine que usted está haciendo pruebas poco después de un accidente nuclear. Utilizando plantas de musgos en macetas como organismos experimentales, diseñe un experimento para poner a prueba la hipótesis de que la frecuencia de mutaciones disminuye con la distancia del organismo a la fuente de radiación.

Ciencia, tecnología y sociedad

Las briofitas (plantas no vasculares) y las plantas vasculares sin semillas son comunes, y muchas de ellas tienen una importante utilidad económica y ecológica. No obstante, muy pocas son importantes para la agricultura. ¿Por qué? ¿De qué atributos carecen que harían que la planta fuera útil para la agricultura? ¿Qué atributos limitan su utilidad agrícola?

Diversidad vegetal II Evolución de las plantas con semilla



▲ Fig. 30-1. Semilla de calabaza ancestral.

Conceptos clave

- **30-1** Los gametofitos reducidos de las plantas con semillas están protegidos en los óvulos y en los granos de polen
- 30-2 Las gimnospermas tienen semillas "desnudas", típicamente dispuestas en conos
- 30-3 Algunas adaptaciones reproductivas de las angiospermas son las flores y los frutos
- 30-4 El bienestar humano depende en gran parte de las plantas con semillas

Panorama general

Alimentación del mundo

ontinuando la saga de cómo las plantas transformaron la Tierra, este capítulo describe la aparición y diversificación de las plantas con semillas. Los fósiles y los estudios comparativos de las plantas vivas presentan indicios sobre el origen de las plantas con semillas de hace, aproximadamente, 360 millones de años. Las semillas cambiaron el curso de la evolución vegetal, permitiendo a las plantas que las poseían transformarse en los productores dominantes en casi todos los ecosistemas terrestres, dando lugar a la gran mayoría de la biodiversidad vegetal.

Las plantas con semillas han tenido también un enorme impacto en la sociedad humana. Hace 13 000 años, aproximadamente, los seres humanos comenzaron a cultivar el trigo, el maíz, las bananas y otras plantas con semillas silvestres. Esta práctica apareció simultáneamente en varias regiones del mundo, incluidos el Cercano Oriente, Asia Oriental, África y América. En una gruta en México se encontró una evidencia importante, la semilla de calabaza bien conservada que se muestra en la **figura 30-1**, que tiene una edad entre 8 000 y 10 000 años de antigüedad. Esta semilla difiere de las semillas de calabaza silvestre, sugiriendo que la calabaza ya se cultivaba en esa época. El cultivo de las plantas con semillas, particularmente las angiospermas, produjo el cambio cultural más importante en la historia del hombre, transformando la mayoría de las sociedades

humanas de grupos nómadas de cazadores y recolectores en individuos agrupados en asentamientos permanentes en función de la agricultura.

En este capítulo examinaremos, en primer lugar, las características generales de las plantas con semillas. Luego describiremos las características distintivas y la evolución de las gimnospermas y las angiospermas.

Concepto 30-1

Los gametofitos reducidos de las plantas con semillas están protegidos en los óvulos y en los granos de polen

Comenzamos con un panorama general de las adaptaciones terrestres clave que añadieron las plantas con semillas a aquellas que ya se encontraban en las briofitas y plantas vasculares sin semillas (véase capítulo 29). Además de las semillas, las siguientes características son comunes a todas las plantas con semillas: gametofitos reducidos, heterosporia, óvulos y polen. Las plantas sin semillas carecen de estas adaptaciones, con excepción de unas pocas especies que exhiben heterosporia.

Ventajas de los gametofitos reducidos

Los musgos y otras briofitas tienen ciclos vitales dominados por los gametofitos, mientras que los helechos y otras plantas vasculares sin semillas tienen ciclos vitales dominados por los esporofitos. La tendencia evolutiva de la reducción de los gametofitos continuó aún más en el linaje de las plantas vasculares que condujeron a las plantas con semillas. Mientras que los gametofitos de las plantas vasculares sin semillas son visibles sin aumento, la mayoría de los gametofitos de las plantas con semillas son microscópicos.

Esta miniaturización fue una importante innovación evolutiva en las plantas con semillas. Sus diminutos gametofitos pueden desarrollarse a partir de esporas retenidas en los esporangios del esporofito progenitor. Esta disposición protege a los delicados gametofitos feme-

ninos (que contienen el gameto femenino, oósfera u ovocélula) de las inclemencias ambientales. Los tejidos reproductivos húmedos del esporofito resguardan a los gametofitos de las condiciones deshidratantes y de la radiación ultravioleta. Esta relación también permite a los gametofitos dependientes obtener nutrientes del esporofito. Por el contrario, los gametofitos que viven libremente, como ocurre en las plantas sin semillas, deben defenderse a sí mismos. En la **figura 30-2** se comparan las relaciones entre esporofitos y gametofitos en las briofitas, las plantas vasculares sin semillas y las plantas con semillas.



▲ Fig. 30-2. Relaciones entre los gametofitos y esporofitos.

Heterosporia: la regla entre las plantas con semillas

Se mencionó en el capítulo 29 que, prácticamente, todas las plantas sin semillas son isospóricas; producen una sola clase de espora, que, generalmente, origina un gametofito bisexual. Las especies más cercanas de las plantas con semillas son todos isospóricos, lo que sugiere que las plantas con semillas también tuvieron ancestros isospóricos. En algún momento, las plantas con semillas o sus ancestros pasaron a ser heterospóricos: los megasporangios en los megasporofilos producen megasporas que dan origen a los gametofitos femeninos, y los microsporangios en los microsporofilos producen microsporas que dan origen a gametofitos masculinos. Cada megasporangio tiene una sola megaspora funcional, mientras que cada microsporangio contiene un número grande de microsporas.

Como mencionamos, la miniaturización de los gametofitos de las plantas con semillas contribuyó al gran éxito de este clado. A continuación, veremos el desarrollo del gametofito femenino dentro de un óvulo y el desarrollo del gametofito masculino en un grano de polen. Luego describiremos la transformación del óvulo en una semilla después de la fertilización.

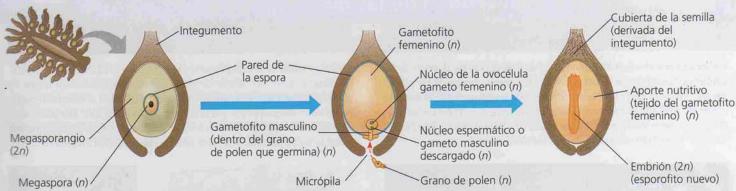
Óvulos y producción de gametos femeninos

Aunque unas pocas especies de plantas sin semilla son heterospóricas, las plantas con semillas son únicas por la retención de la megaspora dentro del esporofito progenitor (véase fig. 30-2c). Las capas de tejido del esporofito, denominados **integumentos**, envuelven y protegen al megasporangio. Las megasporas de las gimnospermas están rodeadas por un integumento, mientras que las de las angiospermas, generalmente, tienen dos integumentos. La estructura completa –megasporangio, megaspora, y su(s) integumento(s)– se denomina **óvulo (fig. 30-3a)**. Dentro de cada *óvulo* (del latín *ovulum*, pequeño huevo) se desarrolla un gametofito femenino a partir de una megaspora y produce uno o más gametos femeninos (ovocélulas u oosferas).

Polen y producción de gametos masculinos

Las microsporas se desarrollan formando granos de polen, que contienen los gametofitos masculinos de las plantas con semillas. Protegidos por una gruesa cubierta que contiene el polímero esporopolenina, los granos de polen pueden ser transportados lejos de la planta progenitora por el viento o sobre el cuerpo de un animal que visita a la planta para alimentarse. La transferencia de polen a la parte de la planta con semillas que contiene los *óvulos* se llama polinización. Si un grano de polen germina (empieza a crecer), da origen a un tubo polínico que descarga dos gametos masculinos dentro del gametofito femenino dentro del óvulo, como se muestra en la **figura 30-3b**.

Recuerde que en las briofitas y plantas vasculares sin semillas, como los helechos, los gametofitos, que viven libremente, liberan gametos masculinos flagelados (anterozoides) que deben nadar a través de una película de agua para alcanzar a los gametos femeninos (oosferas). La distancia de transporte de los anterozoides raramente excede unos pocos centímetros. Por el contrario, en las plantas con semillas, el gametofito femenino nunca abandona el óvulo del esporofito, y los gametofitos masculinos en los granos de polen son viajeros que pueden ser transportados a grandes distancias por el viento o por los polinizadores, dependiendo de las especies. Las gimnospermas vivas aportan evidencias claras de esta transición evolutiva. Los gametos masculinos de algunas especies de gimnospermas conservan la antigua condición flagelada, pero



- (a) Óvulo no fecundado. En este corte transversal del óvulo de un pino (una gimnosperma), un megasporangio pulposo está rodeado por una capa protectora de tejido denominado integumento. (las angiospermas tienen dos integumentos).
- (b) Óvulo fecundado. Una megaspora se desarrolla en un gametofito femenino multicelular. La micrópila, la única abertura a través del integumento, permite la entrada de un grano de polen. El grano de polen contiene un gametofito masculino, que desarrolla el tubo polínico que descarga los gametos masculinos.
- (c) Semilla de gimnosperma. La fecundación inicia la transformación del óvulo en una semilla que está constituida por un embrión de esporofito, el suplemento nutritivo, y una cubierta protectora de la semilla derivada del integumento.

▲ Fig. 30-3. Desde el óvulo a la semilla.

los flagelos se han perdido en los gametos masculinos de la mayoria de las gimnospermas y en todas las angiospermas. Los gametos masculinos de las plantas con semillas no necesitan agua ni motilidad porque el polen se transporta hasta el tubo polínico, que luego cede el espermatozoide al óvulo.

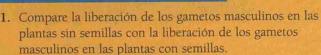
La ventaja evolutiva de las semillas

Hemos discutido las características de las plantas con semillas, pero ¿qué es exactamente una semilla? Si un gameto masculino fertiliza una ovocélula de una planta con semilla, el cigoto crece formando un embrión de esporofito. Como se muestra en la **figura.** 30-3c, el óvulo en su totalidad se desarrolla en una semilla, que contiene un embrión, junto con su suplemento nutritivo, empaquetado con una cubierta protectora derivada del(de los) integumento(s).

La evolución de las semillas permitió a las plantas que las poseian resistir mejor las inclemencias ambientales y dispersar su descendencia más ampliamente. Hasta el advenimiento de las semillas,
la espora era el único estado protegido en el ciclo vital de cualquier
planta. Por ejemplo, las esporas de los musgos pueden sobrevivir
aunque el ambiente local sea demasiado frío, demasiado caliente, o
demasiado seco para la vida de los mismos musgos. Su diminuto
tamaño permite a las esporas de los musgos dispersarse en estado latente hacia una nueva área, donde pueden germinar y dar
origen a nuevos gametofitos de musgos, siempre y cuando el medio
ambiente sea suficientemente favorable para que interrumpan la
latencia. Las esporas fueron la forma principal por la cual los
musgos y otras plantas sin semillas se diseminaron sobre la Tierra
durante los primeros 100 millones de años de la vida de las plantas
sobre la tierra.

A diferencia de la espora, que es una célula única, la semilla es una estructura multicelular que es mucho más resistente y compleja. Su capa protectora deriva del(de los) integumento(s) del óvulo. Después de ser liberada por la planta progenitora, una semilla puede permanecer en estado latente durante días, meses o incluso años. En condiciones favorables, puede germinar, y el embrión del esporofito surge como una plántula. Algunas semillas caen en las proximidades del esporofito de su planta progenitora; otras son transportadas a grandes distancias por el viento o los animales.

Evaluación de conceptos

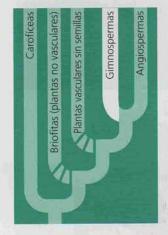


2. ¿Qué características adicionales de las plantas con semillas, que no poseen las plantas sin semillas, contribuyen a su enorme éxito sobre la tierra?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 30-2

Las gimnospermas tienen semillas "desnudas", dispuestas típicamente en conos



Recuerde, como se mencionó en el capítulo 29, que las gimnospermas son plantas que tienen semillas "desnudas", que no están encerradas en ovarios. Sus semillas están expuestas en hojas modificadas que, generalmente, forman conos (estróbilos). Por el contrario, las semillas de las angiospermas están encerradas en frutos, que son ovarios maduros. Entre las gimnospermas hay muchas variedades bien conocidas de coníferas, o árboles portadores de conos, como los pinos, abetos y secuoyas. De los 10 filos de plantas del esquema taxonómico adoptado

por este libro (véase cuadro 29-1), cuatro son gimnospermas: Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta y Coniferophyta. Las relaciones de estos cuatro filos entre si son inciertas. En la **figura 30-4** se presenta la diversidad de las gimnospermas existentes.

Exploración De la diversidad de las gimnospermas

FILO CYCADOPHYTA

Las cicadas son el segundo grupo mayor de gimnospermas, después de las coniferas. Tienen conos voluminosos y hojas parecidas a las de las palmeras (las especies de palmeras verdaderas son angiospermas). Solamente alrededor de 130 especies sobreviven actualmente; sin embargo, las cicadas prosperaron durante la era Mesozoica, conocida como la "Edad de las Cicadas" y también como la "Edad de los Dinosaurios".



Cycas revoluta

FILO GINKGOPHYTA

El *Ginkgo biloba* es la única especie existente de este filo. También conocido como el árbol del cabello de Venus, tiene hojas caducas en forma de abanico que se vuelven amarillas en otoño. Es un árbol ornamental, popular en las ciudades porque tolera bien la polución del aire. Los paisajistas, generalmente, solo plantan los árboles productores de polen porque sus semillas pulposas emiten un olor rancio cuando se descomponen.

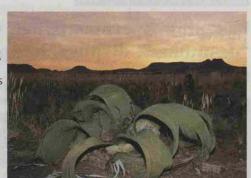




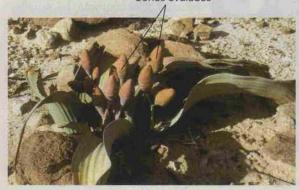
FILO GNETOPHYTA

Las plantas del filo Gnetophyta, denominadas gnetofitas, constituyen tres géneros: *Gnetum*, *Ephedra* y *Welwitschia*. Algunas especies son tropicales, mientras que otras viven en los desiertos. Aunque son muy diferentes en su apariencia, los géneros están agrupados juntos en función de los datos moleculares.

Welwitschia. Este género se compone de una sola especie, Welwitschia mirabilis, una planta que vive exclusivamente en los desiertos del sudoeste de África. Sus hojas, con forma de correa, se encuentran entre las más grandes que se conocen.



Conos ovulados





un aspecto similar a los frutos.

Gnetum. Este

género incluye

35 especies de

aproximadamente

árboles tropicales,

nativos de África y

parecen a las de las

plantas con flores, y

sus semillas tienen

Asia. Sus hojas se

arbustos y vides, principalmente,

Ephedra. Esta variedad incluye alrededor de 40 especies que habitan en regiones áridas de todo el mundo. Estos arbustos desérticos, llamados comúnmente "té mormón", producen el compuesto efedrina, que se utiliza en medicina como descongestivo.



FILO CONIFEROPHYTA

El filo Coniferophyta es, por lejos, el más grande de los filos de las gimnospermas y contiene aproximadamente 600 especies de coníferas (del · latín conus, cono, y de ferre, llevar). Muchas de ellas son árboles grandes, como los cipreses y las secuoyas. Unas pocas especies de coniferas dominan las amplias regiones boscosas del hemisferio norte, donde la estación de crecimiento es relativamente corta debido a la latitud o alti-



Abeto de Douglas. El abeto de Douglas o pino de Oregón (Pseudotsuga menziesii) produce más madera que cualquier otra especie arbórea norteamericana. Entre de sus usos se incluyen el desarrollo de marcos para casas, madera laminada, pasta de papel, traviesas de vía férrea, cofres y cajas.

La mayoria de las coniferas son de hojas perennes; las mantienen durante todo el año. Aun durante el invierno, se produce una cantidad limitada de fotosíntesis en los días soleados. Cuando llega la primavera, las coniferas ya han desarrollado completamente sus hojas, aprovechando así los días más soleados y calurosos. Algunas coníferas, como la secuoya del alba, el alerce americano y el alerce, son árboles de hojas caducas que se pierden en otoño.

Enebro común. Las "bayas" del enebro común (Juniperus communis) son en realidad conos productores de óvulos constituidos por pulposos cesporofilos.



Pino de Wollemi. Los supervivientes de un

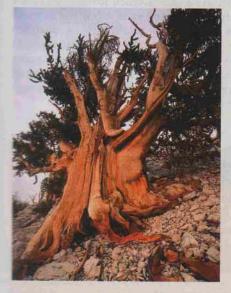
Tejo del Pacífico. La corteza del tejo del Pacífico (Taxa brevifolia) es una fuente de taxol, un compuesto utilizado para tratar a las mujeres con cáncer de ovario. Las hojas de una especie europea de tejo producen un compuesto similar que puede ser aprovechado sin destruir las plantas. Las compañías



farmacéuticas permanentemente desarrollan técnicas para sintetizar medicamentos con propiedades semejantes al taxol.

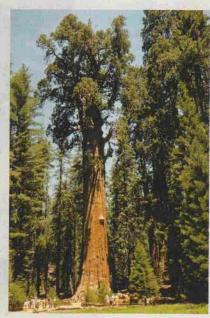


fósiles, los actuales pinos de Wollemi (Wollemia nobilis) fueron descubiertos en 1994 en un parque nacional situado a 150 kilómetros de Sydney, Australia. La especie consta de apenas 40 individuos en dos pequeños bosquecillos. La fotografía superpuesta permite comparar las hojas de este "fósil viviente" con los fósiles reales.



Pino erizo. Esta especie (Pinus longaeva), que se encuentra en las Montañas Blancas de California. incluye algunos de los organismos vivos más antiguos, con edades que superan los 4 600 años. Uno de esos árboles (no mostrado aquí) se denominó Matusalén porque podría tratarse del árbol vivo más viejo del mundo. Para proteger al árbol, los científicos guardan su localización en secreto

Secuoya. Esta secuoya gigante (Sequoiadendron giganteum) del Seguoia National Park de California pesa alrededor de 2 500 toneladas métricas, equivalentes, aproximadamente a 24 ballenas azules (los animales existentes de mayor tamaño), o a 40 000 personas. La secuoya gigante es uno de los organismos vivos más grandes y también se encuentra entre los más antiguos, con algunos individuos que se estima tienen entre 1 800 y 2 700 años. Sus parientes, las secuoyas costeras (Seguoia sempervirens), crecen hasta alturas mayores de 110 metros (más altas que la Estatua de la Libertad) y se encuentran solamente en una estrecha banda costera entre California del Norte y el sur de Oregón.



Evolución de las gimnospermas

La evidencia fósil revela que en el período Devónico tardío, algunas plantas comenzaron a adquirir algunas adaptaciones que caracterizan a las plantas con semilla. Por ejemplo, *Archaeopteris* era un árbol heterospórico que producía madera (fig. 30-5). Sin embargo, no poseía semillas. Estas especies transicionales de plantas vasculares sin semillas se denominan a veces progimnospermas.

Las primeras plantas que poseían semillas que aparecieron en el registro fósil fueron las gimnospermas, que tienen, aproximadamente, 360 millones de años de antigüedad, más de 200 millones de años antes que los primeros fósiles de las angiospermas. Estas gimnospermas primitivas se extinguieron, junto con varios linajes más tardíos de gimnospermas. Aunque las relaciones entre los linajes extinguidos y supervivientes de plantas con semillas permanecen inciertas, las evidencias morfológicas y moleculares ubican a los linajes supervivientes de plantas con semillas en dos clados: las gimnospermas y las angiospermas (véase fig. 29-7).

Las gimnospermas primitivas vivieron en ecosistemas del Carbonífero todavía dominados por licofitas, colas de caballo, helechos y otras plantas vasculares sin semillas. Durante el período Pérmico, después del Carbonífero, las condiciones mucho más calurosas y secas favorecieron la diseminación de las gimnospermas. La flora y fauna cambiaron drásticamente, ya que muchos grupos de organismos desaparecieron y otros aumentaron en número (véase capítulo 26). Aunque fueron más pronunciados en los mares, los cambios también afectaron a la vida terrestre. Por ejemplo, en el reino animal, los anfibios disminuyeron en su diversidad y fueron reemplazados por los reptiles, que estaban especialmente adaptados a las condiciones áridas. De manera similar, las licofitas, las colas de caballo y los helechos que dominaron los pantanos del Carbonífero fueron sustituidos por las gimnospermas, que estaban mejor equipadas para los climas más secos. Entre las adaptaciones a las condiciones áridas de dichas gimnospermas, como los pinos y los abetos, se encuentran las hojas con forma de agujas, que tienen cutículas gruesas y áreas de superficie relativamente pequeñas.

▶ Fig. 30-5. Una progimnosperma. Archaeopteris, que vivió hace 360 millones de años, producía madera y era heterospórica, pero no producía semillas. Crecía hasta los 20 metros de altura y tenía hojas con aspecto de helecho.



Los geólogos consideran el final del período Pérmico, aproximadamente, hace 251 millones de años, como la frontera entre las eras Paleozoica ("vida antigua") y Mesozoica ("nueva vida"). La vida cambió profundamente cuando las gimnospermas dominaron los ecosistemas terrestres durante la era Mesozoica, sirviendo de alimento para los dinosaurios herbívoros gigantes. La era Mesozoica finalizó con la extinción masiva de los dinosaurios y de otras especies con el enfriamiento gradual del planeta. Aunque actualmente las angiospermas dominan la mayoría de los ecosistemas terrestres, muchas gimnospermas continúan siendo una parte importante de la flora de la Tierra.

Ciclo de vida de un pino en detalle

Como se ha mencionado antes en este capítulo, la evolución de las plantas con semillas incluye tres adaptaciones reproductivas clave: el aumento de la dominancia de la generación esporofítica; la aparición de la semilla como un estado resistente, dispersable, del ciclo vital; y la evolución del polen como un agente transportado por el aire que permite que se junten los gametos. Para reforzar su comprensión de estas adaptaciones, estudie la **figura 30-6**, que muestra el ciclo vital de un pino, una de las gimnospermas más familiares.

El árbol del pino es el esporofito; sus esporangios están localizados en estructuras en forma de escamas empaquetadas densamente dentro de conos. Como todas las plantas con semillas, las coníferas son heterospóricas. En las coníferas, los dos tipos de esporas se producen por conos independientes: los pequeños conos de polen y los grandes conos ovulados. En la mayoría de las especies de pinos, cada árbol tiene ambos tipos de conos. En los conos de polen, los microsporocitos (células madre de las microsporas) se dividen por meiosis y producen microsporas haploides. Cada microspora se convierte en un grano de polen que contiene un gametofito masculino. En los pinos y otras coníferas, el polen amarillo se libera en grandes cantidades y se transporta por el viento, cubriendo de polvo todo lo que está en su camino. Mientras tanto, en los conos ovulados, los megasporocitos (células madre de las megasporas) se dividen por meiosis y producen megasporas haploides. Las megasporas supervivientes se desarrollan en gametofitos femeninos, que son retenidos dentro de los esporangios. Desde el momento en que el polen joven y los conos ovulados (o cono femenino) aparecen en el árbol, pasan aproximadamente tres años hasta que se producen y se unen los gametofitos masculino y femenino, y se forman las semillas maduras a partir de los óvulos fertilizados. Luego, se separan las escamas de cada cono ovulado y las semillas viajan en el viento. Una semilla que aterriza en un lugar habitable germina, y brota su embrión como una plántula de pino.

Evaluación de conceptos



- Basándose en la figura 30-4, explique por qué los distintos tipos de gimnospermas pueden describirse como similares pero diferenciables.
- Explique cómo el ciclo vital del pino (véase fig. 30-6) refleja las características básicas de las plantas con semillas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

FECUNDACIÓN

Núcleo del gameto

femenino (n)

3 La fecundación, generalmente, se produce poco más de un año después de la polinización. Todos los gametos femeninos pueden ser fertilizados, pero habitualmente solo un cigoto se desarrolla como embrión. El óvulo se transforma en una semilla, que consiste en un embrión, la reserva nutritiva y la cubierta de la semilla.

(esporofito nuevo)

CAPÍTULO 30 Diversidad vegetal II: Evolución de las plantas con semilla

masculino y femenino se unen.

7 En el momento en que los gametos

femeninos están maduros, dos gametos

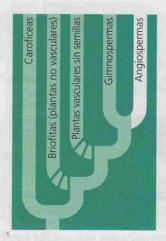
masculinos se han desarrollado en el tubo polínico, que se extiende hacia el gametofito femenino. La fecundación se

produce cuando los núcleos de los gametos

597

Concepto 30-3

Algunas adaptaciones reproductivas de las angiospermas son las flores y los frutos



Conocidas, generalmente, como plantas con flores, las angiospermas son plantas con semillas que producen las estructuras reproductivas denominadas flores y frutos. El nombre angiosperma (del griego angion, contenedor) se refiere a las semillas contenidas en los frutos, que son los ovarios maduros. Hoy en día, las angiospermas son las plantas más diversas y las más ampliamente extendidas, con más de 250 000 especies (aproximadamente, el 90% de todas las especies de plantas).

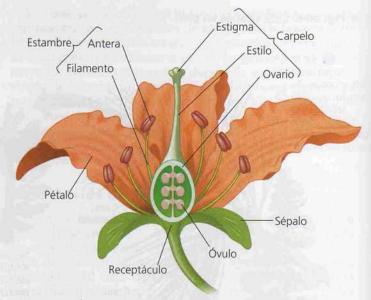
Características de las angiospermas

Todas las angiospermas están clasificadas en un único filo, Anthophyta (del griego *anthos*, flor). Antes de considerar la evolución de las angiospermas, examinaremos sus adaptaciones clave –flores y frutos– y los papeles que desempeñan en el ciclo vital de las angiospermas.

Flores

La flor es una estructura de las angiospermas especializada para la reproducción sexual. En muchas especies de angiospermas, los insectos u otros animales trasladan el polen desde una flor hasta los órganos sexuales de otra flor, lo que constituye una polinización más dirigida que la polinización dependiente del viento de la mayoría de las gimnospermas. Sin embargo, algunas angiospermas son polinizadas por el viento, particularmente, las especies que viven en densas poblaciones, como los pastos y las especies de árboles de los bosques templados.

Una flor es un brote especializado que puede tener hasta cuatro anillos de hojas modificadas que se denominan órganos florales: sépalos, pétalos, estambres y carpelos (fig. 30-7). Comenzando por la base de la flor se encuentran los sépalos, que, generalmente, son verdes y encierran a la flor antes de que se abra (piense en un capullo de rosa). Por encima de los sépalos se encuentran los pétalos, que en la mayoría de las flores tienen colores brillantes que contribuyen a atraer a los polinizadores. Sin embargo, las flores que son polinizadas por medio del viento, habitualmente carecen de partes brillantes y coloreadas. Los sépalos y pétalos son órganos florales estériles, lo que significa que no están directamente implicados en la reproducción. Dentro de verticilio de los pétalos se encuentran los esporofilos fértiles, órganos florales que producen las esporas. Los dos verticilios de esporofilos son los estambres y carpelos. Los estambres, los microsporofilos, producen microsporas que dan origen a granos de polen que contienen los gametofitos masculinos. Un estambre está constituido por un tallo denominado filamento y un saco terminal, la antera, donde se produce el polen. Los carpelos son los megasporofilos que pro-



▲ Fig. 30-7. La estructura de una flor idealizada.

ducen las megasporas y sus productos, los gametofitos femeninos. Muchas angiospermas tienen flores con múltiples carpelos. En el extremo del carpelo hay un **estigma** pegajoso que recibe el polen. El **estilo** conduce hasta el **ovario**, en la base del carpelo, que contiene uno o más óvulos. Cuando está fertilizado, el óvulo se desarrolla dando origen a una semilla. Los verticilios florales —sépalos, pétalos, estambres y carpelos— están adheridas a una parte del tallo que se denomina **receptáculo**.

Algunas angiospermas, como el guisante de huerta, tienen flores con un solo carpelo. Otras, como las magnolias, tienen varios carpelos independientes. Además, otras especies como los lirios, tienen dos o más carpelos fusionados, que, generalmente, forman un ovario con múltiples cámaras que contienen óvulos. Un carpelo único o un grupo de carpelos fusionados se denomina a veces pistilo.

Frutos

Un fruto se compone normalmente de un ovario maduro, aunque puede incluir también otras partes de la flor. Cuando las semillas se desarrollan a partir de los óvulos, después de la fertilización, la pared del ovario aumenta de espesor. La judía verde es un ejemplo de fruto con semillas (óvulos maduros) encerradas en el ovario madurado (la judía verde). Los frutos protegen las semillas en estado latente y contribuyen a su dispersión.

El fruto comienza a desarrollarse después de que la polinización desencadena cambios hormonales que hacen que el ovario crezca. La pared del ovario se transforma en el **pericarpio**, la pared engrosada del fruto. Cuando el ovario crece, en muchas plantas, las otras partes de la flor se marchitan. Si la flor no es polinizada, generalmente, el fruto no se desarrolla, y la flor entera se marchita y se elimina.

Los frutos maduros pueden ser carnosos o secos (fig. 30-8). Las naranjas, las fresas y las uvas son ejemplos de frutos carnosos, en los que una o más capas del pericarpio se ablandan durante la maduración. Los frutos secos incluyen a las alubias, las nueces y los cereales. Los frutos secos de las gramíneas, que se dispersan con el viento, se cosechan cuando aún están en la planta y son alimentos

(a) Tomate, un fruto carnoso con (b) Pomelo rosado, un fruto carnoso las capas externa e interna del con una capa externa dura de pericarpio y una capa interna pericarpio blandas (c) Nectarina, un fruto pulposo con una capa externa blanda de pericarpio y una capa interna dura (carozo) de pericarpio (d) Algodoncillo, un fruto seco que (e) Nuez, un fruto seco que se abre por la mitad en la madurez permanece cerrado en la (dehiscente) madurez (indehiscente)

▲ Fig. 30-8. Algunas variaciones en la estructura de un fruto.

básicos importantes para los seres humanos. Los granos de cereales, como el trigo, arroz, maíz y otras gramíneas facilmente se confunden con semillas, pero cada uno de ellos es en realidad un fruto con un pericarpio seco que se adhiere a la cubierta de la semilla dentro de la semilla. La maduración de un fruto seco implica el envejecimiento y la desecación de los tejidos del fruto.

Los frutos también pueden categorizarse según se desarrollen a partir de un solo ovario, de múltiples ovarios, o inclusive, de más de una flor. En el capítulo 38 examinaremos la transición de la flor al fruto con más detalle.

Varias adaptaciones de los frutos contribuyen a dispersar las semillas (fig. 30-9). Las semillas de algunas plantas con flores, como los dientes de león y los arces, están dentro de los frutos que funcionan como barriletes o propulsores, adaptaciones que facilitan la dispersión mediante el viento. Algunas, como los cocos, están adaptadas para la dispersión por medio del agua. Y muchas angiospermas dependen de los animales para la dispersión de sus semillas. Algunas de estas plantas tienen frutos modificados con ganchos que se adhieren a la piel del animal (o a las ropas de las personas). Otras angiospermas producen frutos comestibles que son generalmente nutritivos, de sabor dulce y color intenso, con lo que anuncian su madurez. Cuando un animal come dicho fruto, digiere la parte pulposa del fruto, pero las gruesas semillas habitualmente pasan sin dañarse por el tracto digestivo del animal. Los animales pueden depositar las semillas, unidas al fertilizante (heces), a varios kilómetros de distancia de donde comieron el fruto.

Ciclo vital de las angiospermas

En la **figura 30-10** se muestra un ciclo vital típico de una angiosperma. La flor del esporofito produce microsporas que for-

(a) Las alas posibilitan que los frutos del arce sean fácilmente transportados por el viento
(b) Las semillas que están dentro de bayas y otros frutos comestibles se dispersan frecuentemente a través de las heces de los animales
(c) Las espinas de los abrojos facilitan la dispersión de las semillas, adhiriendo los frutos al cuerpo de los animales y

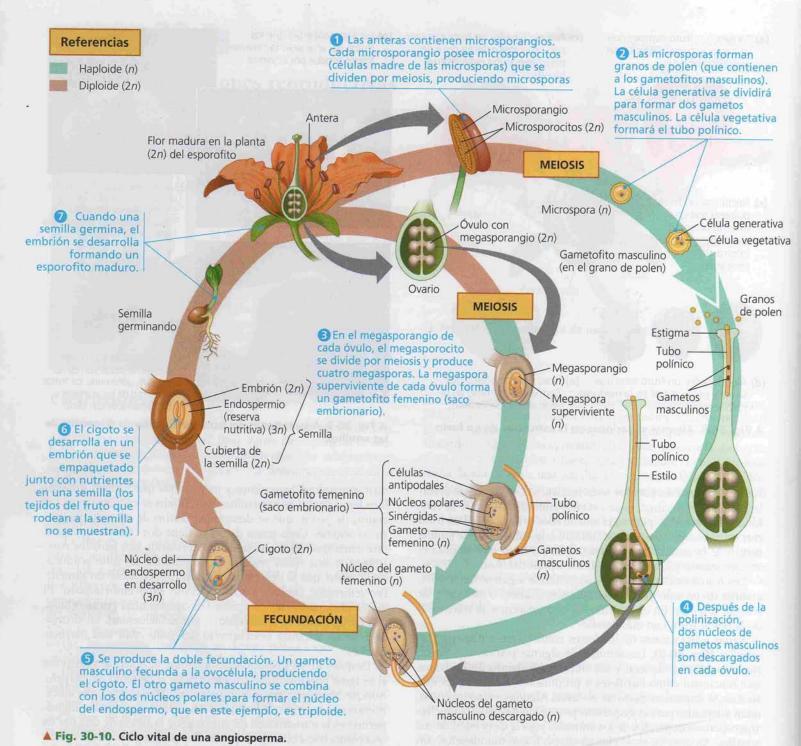
▲ Fig. 30-9. Adaptaciones del fruto que facilitan la dispersión de las semillas.

desplazándose con ellos

man gametofitos masculinos y megasporas que forman gametofitos femeninos. Los gametofitos masculinos se encuentran en los granos de polen, que se desarrollan dentro de microsporangios en las anteras. Cada grano de polen tiene dos células haploides: una célula generativa que se divide, formando dos gametos masculinos, y una célula vegetativa que produce un tubo polínico. Cada óvulo, que se desarrolla en un ovario, contiene un gametofito femenino, también conocido como saco embrionario. El saco embrionario está compuesto de apenas unas pocas células, una de las cuales es la ovocélula, o gameto femenino. En el capítulo 38 se discutirá el desarrollo del gametofito con mayores detalles.

Después de su liberación de la antera, el polen se transporta al estigma pegajoso que se encuentra en el extremo del carpelo. Aunque algunas flores se autopolinizan, la mayoría tiene mecanismos que aseguran la **polinización cruzada**, que en las angiospermas es la transferencia de polen desde la antera de una flor en una planta hacia el estigma de una flor en otra planta de la misma especie. La polinización cruzada favorece la variabilidad genética. En algunos casos, los estambres y carpelos de una sola flor pueden madurar en momentos diferentes, o pueden estar distribuidos de una manera que la autopolinización sea improbable.

El grano de polen germina después de adherirse al estigma del carpelo. Ahora un gametofito masculino maduro, extiende un tubo polínico que crece hacia abajo dentro del estilo del carpelo. Tras alcanzar el ovario, el tubo polínico penetra a través del micrópila, un poro en los integumentos del óvulo, y descarga dos gametos masculinos dentro del gametofito femenino (saco embrionario). Un gameto masculino fecunda a la ovocélula, formando un cigoto diploide. El otro gameto se fusiona con los dos núcleos de la gran célula central del gametofito femenino. Este tipo de fecundación doble es único en las angiospermas.



Después de la doble fecundación, el óvulo madura formando una semilla. El cigoto se desarrolla para convertirse en un embrión de esporofito con una raíz rudimentaria y una o dos hojas de la semilla que se denominan **cotiledones**. El núcleo de la célula central del gametofito femenino se divide repetidamente y se desarrolla formando el **endospermo**, un tejido rico en almidón y otras reservas alimentarias.

¿Cuál es la función de la doble fecundación de las angiospermas? Una hipótesis es que la doble fecundación sincroniza el desarrollo del almacenamiento de alimento en la semilla con el desarrollo del embrión. Si una flor no es polinizada, o las células de los gametos masculinos no son descargadas en el saco embrio-

nario, la fecundación no se produce y no se forma ni el endospermo ni el embrión. Quizás, por eso, la doble fecundación es una adaptación que impide a las plantas con flores malgastar nutrientes en óvulos no fértiles.

Otro tipo de doble fecundación se produce en algunas especies de gimnospermas que pertenecen al filo Gnetophyta. Sin embargo, en estas especies, la doble fecundación da origen a dos embriones en lugar de un embrión y un endospermo. Esta diferencia indica que la doble fecundación evolucionó en forma independiente en las angiospermas y en las gimnospermas.

Como se mencionó antes, la semilla consiste en el embrión, el endospermo, los restos del esporangio y la cubierta de la semilla

derivada de los integumentos. El ovario se transforma en fruto mientras que sus óvulos se convierten en semillas. Después de dispersarse, una semilla puede germinar si las condiciones ambientales son favorables. La cubierta se rompe y el embrión emerge como una plántula, utilizando el alimento almacenado en el endospermo y en los cotiledones.

Evolución de las angiospermas

La clarificación del origen y diversificación de las angiospermas –algo que Charles Darwin denominó un "misterio indescifrable"- constituye un desafío fascinante para los biólogos evolutivos. Las angiospermas se originaron, hace por lo menos 140 millones de años, y, durante la era Mesozoica tardía, las ramas principales del clado divergieron de su ancestro común. Pero no fue hasta el final de la era Mesozoica que las angiospermas comenzaron a dominar muchos ecosistemas terrestres. Los paisajes cambiaron drásticamente cuando las coníferas, las cícadas y otras amnospermas dejaron su lugar a las plantas con flores en muchas partes del mundo.

Con sus flores y frutos, las angiospermas son muy diferentes de las gimnos-

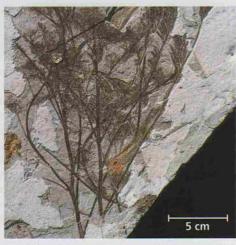
permas vivas o fósiles, lo que convierte sus orígenes en un enigma. Para comprender cómo emergió el plan corporal de las angiospermas, los científicos están estudiando fósiles recientemente descubiertos y los genes del desarrollo que se basan en las flores y en otras innovaciones de las angiospermas (véase capítulo 35).

Angiospermas fósiles

A fines de la década de 1990, unos científicos en China descubrieron fósiles intrigantes de angiospermas que tenían una antigüedad de 125 millones de años. Estos fósiles, ahora denominados Archaefructus liaoningensis y Archaefructus sinensis (fig. 30-11), presentan rasgos primitivos y derivados. A. sinensis, por ejemplo, tiene anteras y semillas dentro de carpelos cerrados, pero carece de pétalos y sépalos. En 2002, los científicos completaron una comparación filogenética de A. sinensis con 173 plantas vivientes (A. liaoningensis no fue incluido porque sus fósiles no están tan bien conservados). Los investigadores concluyeron que entre todas las plantas fósiles conocidas, Archaefructus era la más estrechamente emparentada con todas las angiospermas vivientes.

Si Archaefructus es en realidad una "proto-angiosperma", esto indica que los ancestros de las plantas con flores eran preferentemente herbáceos y no leñosas. Archaefructus fue descubierto junto con fósiles de peces y tiene estructuras bulbosas que pueden ser adaptaciones acuáticas, lo que implica que, quizás, las angiospermas se originaron como plantas acuáticas. Los descubridores de Archaefructus han sugerido que las plantas herbáceas de rápido crecimiento podrían haber vuelto al agua y prosperado en dicho ambiente, escapando de la competencia con otras plantas con semillas, para volver a desarrollarse sobre la tierra más tarde.

Sin embargo, recientemente algunos paleobotánicos han discutido esta interpretación. Muchos linajes derivados de las



(a) Archaefructus sinensis, un fósil de 125 millones de años de edad. Esta especie puede representar el grupo hermano de todas las demás angiospermas.

(b) Reconstrucción artística de Archaefructus sinensis

▲ Fig. 30-11. ¿Una planta con flores primitiva?

angiospermas también se volvieron acuáticos, y, de esta forma, sus flores se hicieron más sencillas, pareciéndose a las flores "primitivas" de *Archaefructus*. Estos debates, típicos siempre que se descubre un fósil aparentemente de transición, podrán resolverse cuando aparezcan más fósiles y otros tipos de evidencias.

Carpelo

Estambre

Una hipótesis "evo-devo" de los orígenes de las flores

En el capítulo 24 se discute cómo el estudio de los genes del desarrollo aclara las hipótesis de la evolución animal. Lo mismo sucede para las plantas con flores. El botánico Michael Frohlich, del Museo de Historia Natural de Londres, utilizó el enfoque "evo-devo" –la síntesis de la biología evolutiva y de la biología del desarrollo— para presentar una hipótesis acerca de cómo las estructuras productoras de polen y productoras de óvulos se combinaron en una flor única. Propuso que los ancestros de las angiospermas tenían estructuras productoras de polen y productoras de óvulos independientes. Entonces, como resultado de una mutación, los óvulos se desarrollaron en algunos microsporofilos, que evolucionaron en carpelos.

Como Frohlich sostiene que la flor evolucionó principalmente de la estructura reproductiva productora de polen ("masculina") de una planta gimnosperma ancestral, su punto de vista se conoce como la hipótesis "principalmente masculina". Las evidencias que la sostienen se basan en comparaciones de genes que dieron lugar a flores y conos. Los genes del desarrollo de las flores están generalmente relacionados con los genes de las gimnospermas productoras de polen. También, ciertas mutaciones hicieron que las plantas con flores desarrollen óvulos en los sépalos y pétalos, lo que demuestra que la posición de los óvulos puede cambiar con facilidad. Al comparar los genes de las angiospermas y de las gimnospermas, los botá-

nicos están poniendo a prueba la hipótesis de Frohlich y otros modelos evo-devo del origen de las flores.

Diversidad de las angiospermas

Desde sus humildes comienzos en la era Mesozoica, las angiospermas se diversificaron en más de 250 000 especies que actualmente dominan la mayoría de los ecosistemas terrestres. Hasta el final de la década de 1990, la mayoría de los taxonomistas dividían a las plantas con flores en dos grupos, basándose parcialmente en el número de cotiledones, u hojas de la semilla en el embrión. Las especies con un cotiledón se denominaron monocotiledóneas, y aquéllas con dos se llamaron dicotiledóneas. Otras características, como la estructura de la hoja y de la flor, también se utilizaron para definir los dos grupos. Por ejemplo, las monocotiledóneas, por lo general, tienen hojas con nervaduras paralelas (piense en la hoja de una gramínea), mientras que las nervaduras de la mayoría de las dicotiledóneas tienen un patrón reticular

(piense en la hoja de un roble). Algunos ejemplos de monocotiledóneas son las orquídeas, las palmeras y los cereales, como el maíz, el trigo y el arroz. Algunos ejemplos de dicotiledóneas son las rosas, los guisantes, los girasoles y los arces.

Sin embargo, estudios recientes del DNA indican que, probablemente, la distinción entre monocotiledóneas y dicotiledóneas no refleja completamente las relaciones evolutivas. La investigación actual sostiene el punto de vista de que las monocotiledóneas forman un clado, pero revela que las restantes especies de angiospermas no son monofiléticas. La gran mayoría de las especies tradicionalmente llamadas dicotiledóneas efectivamente forman un clado, actualmente conocido como eudicotiledóneas (dicotiledóneas "verdaderas"), pero las demás actualmente están divididas en varios pequeños linajes. Tres de estos linajes se denominan informalmente angiospermas basales, porque parecen incluir a las plantas con flores que pertenecen a los linajes más antiguos. Otro linaje, conocido como magnólidas, evolucionó más tarde. La figura 31-12 proporciona un panorama general de la diversidad de las angiospermas.

Figura 30-12

Exploración de la diversidad de las angiospermas

ANGIOSPERMAS BASALES

Actualmente se piensa que las angiospermas basales supervivientes abarcan tres pequeños linajes, que incluyen, aproximadamente, 100 especies. El linaje más antiguo parece estar representado por una sola especie, Amborella trichopoda. Otros dos linajes supervivientes divergieron más tarde: un clado que incluye los nenúfares y un clado formado por el anís estrellado y sus parientes.

Amborella trichopoda. Este pequeño arbusto, que se encuentra solamente en el Pacífico Sur, en la isla de Nueva Caledonia, puede ser el único superviviente de una de las ramas más antiguas en la base del árbol de las angiospermas. Amborella carece de vasos, que están presentes en la mayoría de las angiospermas derivadas. Formados por células de xilema distribuidas en tubos continuos, los vasos transportan el agua más eficientemente que las traqueidas. Su ausencia en Amborella indica que los vasos evolucionaron después del linaje que dio origen a la ramificación de Amborella.



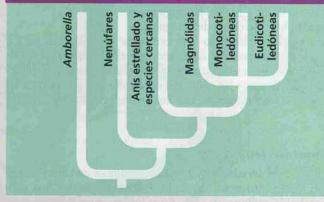


nenúfares son los miembros vivos de un clado que quizá solamente son precedidas por el linaje de Amborella.



Nenúfar (Nymphaea "Rene Gerard"). Los

ÁRBOL HIPOTÉTICO DE LAS PLANTAS CON FLORES



MAGNÓLIDAS

Las magnólidas se componen de 8 000 especies, entre ellas, las más notables son las magnolias, los laureles y las plantas de pimienta negra. Hay especies herbáceas y leñosas. Aunque comparten algunos rasgos primitivos con las angiospermas basales, como una disposición cídica de los órganos florales característica en lugar de una disposición helicoidal, las magnólidas están, en realidad, más estrechamente emparentadas con las monocotiledóneas y las dicotiledóneas.





Anís estrellado (Illicium floridanum). Esta especie representa el tercer linaje superviviente de las angiospermas basales

MONOCOTILEDÓNEAS

Más de una cuarta parte de las especies de las angiospermas son monocotiledóneas, aproximadamente, 70 000 especies. Estos ejemplos representan algunas de las familias más grandes.



Orquidea (Lemboglossum rossii)





Embrión

Nervaduras

de las hojas



de su diversidad floral.



Nervaduras

generalmente

reticuladas



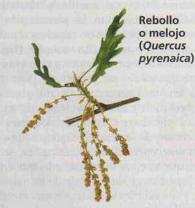
Amapola

EUDICOTILEDÓNEAS

Más de dos tercios de las especies de angiospermas son eudicotiledóne-

as, aproximadamente 170 000 especies. Debajo se presenta una muestra







Palmera datilera pigmea o enana (Phoenix roebelenii)



Lirio (Lilium, "Enchantment")



Nervaduras

generalmente

Tejido vascular disperso



Raices

Polen

Flores

Tejido vascular generalmente dispuesto en un anillo



Guisante (Lathyrus

Raíz primaria (raíz principal) generalmente presente



Escaramujo o rosa silvestre (Rosa canina), una rosa silvestre



Cebada (Hordeum vulgare), una gramínea





de una raíz principal)

Sistema de raíces

generalmente

fibroso (ausencia

Grano de polen con una abertura



Órganos florados generalmente en múltiplos de tres



Grano de polen con tres aberturas



Órganos florados generalmente en múltiplos de cuatro



Calabacín o zucchini (Cucurbita pepo), flores femenina (izquierda) y masculina

Vínculos evolutivos entre las angiospermas y los animales

Desde el momento que colonizaron la tierra, los animales siempre han influido en la evolución de las plantas terrestres y viceversa. Los animales que se arrastraban sobre el piso de los bosques crearon una presión selectiva que favoreció a las plantas que guardaban sus esporas y gametofitos lejos del suelo, fuera del alcance de la mayoría de los animales. Esta tendencia en las plantas puede a su vez haber favorecido la evolución del vuelo en los insectos.

Este tipo de influencia evolutiva mutua entre especies con frecuencia es beneficiosa para ambas especies. Por ejemplo, cuando las flores y los frutos evolucionaron en las angiospermas, algunos animales ayudaron a las plantas dispersando su polen y semillas. Al mismo tiempo, los animales obtuvieron un beneficio al alimentarse del néctar, semillas y frutos de las plantas.

Las relaciones entre las plantas y sus polinizadores, probablemente desempeñaron un papel en el aumento de la diversidad de las angiospermas y de los animales (fig. 30-13). La más extrema de estas relaciones es la que existe entre especies individuales de flores que solamente pueden ser polinizadas por una especie animal. En Madagascar, por ejemplo, una especie de orquídea tiene un nectario de 28 cm de largo, de manera que el néctar ¡solamente puede ser consumido por una polilla con una probóscide de 28 cm de largo! Estas adaptaciones vinculadas, incluyendo cambios genéticos en dos especies, se describen como coevolución, que se comentará más adelante en el capítulo 53.

Sin embargo, la mayoría de las relaciones son menos específicas. Por ejemplo, las flores de una especie particular pueden atraer preferentemente insectos en lugar de pájaros, aunque varias especies diferentes de insectos pueden servir como polinizadores. A la inversa, una sola especie animal —una especie de abeja, por

ejemplo—puede polinizar varias especies vegetales. Pero incluso en estas relaciones menos específicas, el color de la flor, la fragancia y la estructura, frecuentemente, reflejan su especialización en un *grupo* taxonómico particular de polinizadores, como diversas especies de abejas o colibríes. Otras influencias, como los animales que comen flores pero que no proporcionen polinización, pueden también contribuir a explicar la diversidad de las flores.

La evolución de las angiospermas ha contribuido particularmente a la gran variedad de especies de insectos. Pero la expansión de las praderas durante los últimos 65 millones de años también aumentó la diversidad de los mamíferos rumiantes, como los caballos. Los pastos que son fotosintetizadores C_4 , se diseminaron porque la reducción de los niveles atmosféricos de CO_2 le confirió una ventaja selectiva a la fotosíntesis de C_4 (véase capítulo 10). Y, como usted leerá en el capítulo 34, el desplazamiento de los bosques a las praderas en África hace entre 10 y 2 millones de años fue un factor decisivo en la evolución de nuestro propio linaje.

Evaluación de conceptos



- 1. Se ha dicho que un roble es la forma que tiene una bellota de fabricar más bellotas. Elabore una explicación que incluya los siguientes términos: esporofito, gametofito, óvulo, semilla, ovario y fruto.
- 2. Compare y contraste el cono de un pino y de una flor en cuanto a estructura y función.
- **3.** Explique el uso de los términos monocotiledóneas, dicotiledóneas y eudicotiledóneas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



(a) Una flor polinizada por abejas. Esta abeja está recolectando el polen y el néctar (una solución azucarada secretada por las glándulas de la flor) de una flor de retama escocesa (Cytisus scoparius). La flor tiene un mecanismo mediante el cual arquea los estambres parte la abeja y la empolva con polen, algo del cual se desprenderá dentro del estigma de la siguiente flor que la abeja visite.



(b) Una flor polinizada por los colibríes. El pico y lengua largo y delgado de este colibrí rufo (*Selasphorus rufus*), permiten al animal alcanzar el nectar que algunas flores secretan en la profundidad de sus tubos florales. Antes de que el colibrí se vaya, las anteras empolvan su pico y plumas de la cabeza con polen. Muchas flores que son polinizadas por pájaros son rojas o rosadas, colores a los cuales los ojos de las aves son especialmente sensibles.



(c) Una flor polinizada por animales nocturnos. Algunas angiospermas, como este cactus, dependen principalmente de los polinizadores nocturnos, incluidos los murciélagos. Algunas adaptaciones comunes de dichas plantas son flores grandes, de colores claros, intensamente fragantes, de manera que los polinizadores nocturnos puedan localizarlas.

▲ Fig. 30-13. Relaciones entre la flor y sus polinizadores.

Concepto 30-4

El bienestar humano depende en gran parte de las plantas con semillas

A lo largo de esta unidad hemos destacado las formas en que los seres humanos dependen de varios grupos de organismos. Ningún grupo es más importante para nuestra supervivencia que las plantas con semillas. En los bosques o en las granjas, las plantas con semillas son las fuentes clave de alimentos, combustible, madera y medicinas. Nuestra dependencia de ellas hace que sea crítica la conservación de la diversidad de las plantas.

Productos de las plantas con semillas

La mayor parte de nuestros alimentos provienen de las angiospermas. Apenas seis cereales –trigo, arroz, maíz, patatas, mandioca y batatas– proporcionan el 80% de todas las calorías que consumen los seres humanos. También dependemos de las angiospermas para alimentar al ganado del que se obtiene la carne: se necesitan 2,177 g de granos para producir 453,6 g de carne alimentada con granos.

Los cultivos modernos son los productos de una explosión relativamente reciente de cambio genético, resultado de la selección artificial después de que los seres humanos comenzaran a cultivar las plantas, hace aproximadamente 13 000 años. Para apreciar la escala de la transformación, compare los tamaños de las plantas cultivadas y sus parientes silvestres más pequeñas, como en el caso del maíz y el teocinte (véase fig. 38-14). A nivel genético, los científicos también pueden extraer información sobre la domesticación de plantas, comparando los genes de los cultivos con aquellos de sus parientes silvestres. Con el maíz, cambios dramáticos, como el aumento del tamaño de la mazorca y la eliminación de la cubierta dura alrededor de los núcleos de teocinte, pueden haber sido iniciados con solo cinco mutaciones de genes.

¿Cómo cambiaron las plantas tan drásticamente en un tiempo relativamente corto? Durante miles de años, los granjeros han seleccionado las semillas de las plantas con rasgos deseables (frutos más grandes, por ejemplo) para plantarlas en los cultivos de los años subsiguientes. Pero los hombres también pueden estar cultivando, sin saberlo, algunas otras plantas, como en el caso de las almendras silvestres. Las almendras contienen un compuesto amargo llamado amigdalina que repele a las aves y a otros animales. La amigdalina se degrada formando cianuro, por lo que comer un gran número de almendras silvestres puede ser mortal. Pero las mutaciones pueden reducir el nivel de amigdalina, haciendo a las almendras más dulces en lugar de amargas. Los pájaros salvajes comen almendras de los árboles con dichas mutaciones. De acuerdo con una hipótesis, los seres humanos pueden haber observado a los pájaros que comían las almendras, y luego las comieron ellos mismos, dispersando algunas semillas en sus heces. Las semillas germinaron alrededor de los asentamientos humanos y crecieron, formando plantas con almendras más dulces y menos peligrosas.

Además de los cereales básicos, las plantas con flores proporcionan alimentos que no son de primera necesidad. Dos de las bebidas más populares del mundo se obtienen de las hojas del té y de los granos del café, y también puede agradecerle al árbol de cacao el cacao y el chocolate. Las especias o condimentos se derivan de distintas partes de las plantas, como las flores (clavo de olor, azafrán), los frutos y semillas (vainilla, pimienta negra, mostaza, comino), las hojas (albahaca, menta, salvia) e inclusive la corteza (canela).

Muchas plantas con semillas, tanto gimnospermas como angiospermas, son fuentes de madera, que está ausente en todas las plantas vivientes sin semillas. La madera consiste en una acumulación de células de xilema de pared gruesa (véase capítulo 35). La madera es la fuente primaria de combustible para una gran parte del mundo y la pulpa de la madera, típicamente derivada de las coníferas como los abetos y los pinos, se utiliza para hacer papel. Además, en todo el mundo, la madera continúa siendo el material de construcción más utilizado.

Durante muchos siglos, los seres humanos también han dependido de las plantas con semillas para obtener medicinas. Muchas culturas tienen una larga tradición en el uso de hierbas como medicamentos, y la investigación científica ha identificado los compuestos secundarios relevantes en muchas de estas plantas, lo cual condujo a la síntesis de medicamentos. Las hojas y la corteza de sauce, por ejemplo, se utilizaron desde tiempos muy antiguos como remedios para aliviar el dolor y estaban incluidas en las recetas del médico griego Hipócrates. En la década de 1880, los científicos atribuyeron las propiedades medicinales del sauce al compuesto químico salicilina. Un derivado sintético, el ácido acetilsalicílico, es lo que denominamos aspirina. Aunque la química moderna facilita la síntesis en el laboratorio, las plantas continúan siendo una importante fuente directa de compuestos medicinales. En Estados Unidos, por ejemplo, alrededor del 25% de los medicamentos recetados contienen uno o más ingredientes activos extraídos o derivados de las plantas, por lo general, de plantas con semillas. Otros compuestos se han descubierto recientemente en las plantas con semillas y luego se sintetizaron artificialmente. En el cuadro 30-1 se mencionan algunos de los usos medicinales de los compuestos secundarios de las plantas con semillas.

Compuesto	Ejemplo de la fuente	Ejemplo de su uso
Atropina	Planta atropa de la belladonna (Atropa belladoma)	Dilatación de la pupila en exploraciones oculares
Digitalina	Dedalera (Digitalis purpurea)	Medicamento para el corazón
Mentol	Árbol de eucalipto	Ingrediente en jarabes para la tos
Morfina	Adormidera, o amapola del opio	Alivio del dolor
Quinina	Árbol de chinchona (véase abajo)	Prevención de la malaria
Taxol	Tejo del Pacífico (Taxus brevifolia)	Medicamento para el cáncer de ovario
Tubocurarina	Planta del curare	Relajante muscular durante la cirugía
Vinblastina	Vincapervinca hierba doncella (Vinca major)	Medicamento para la leucemia

Corteza del árbol de cinchona, fuente de la quinina

Amenazas a la diversidad vegetal

Aunque las plantas deben considerarse un recurso renovable, no lo es la diversidad vegetal. El incremento explosivo de la población humana y su demanda de espacio y recursos están extinguiendo las especies vegetales a una velocidad que no tiene precedentes. El problema es especialmente grave en los trópicos, donde viven más de la mitad de los seres humanos y donde el crecimiento demográfico es más rápido. Cada año se deforestan veinte millones de hectáreas de bosque lluvioso tropical, un área alrededor del tamaño del estado de Washington, una velocidad que eliminará completamente los bosques tropicales de la Tierra en 25 años. La causa más importante de esta destrucción es la deforestación mediante tala y quema de los bosques para uso agrícola (véase capítulo 55). Cuando el bosque desaparece, desaparecen miles de especies vegetales. Una vez que una especie se extingue, ya no puede volver nunca más.

La pérdida de especies vegetales va acompañada, frecuentemente, de la pérdida de insectos y de otros animales del bosque lluvioso. Los investigadores estiman que la destrucción del hábitat en los bosques lluviosos y en otros ecosistemas está perjudicando a cientos de especies cada año. Esta velocidad es más acelerada que en cualquier otro período, incluso más rápida que las extinciones masivas de los períodos Pérmico y Cretáceo. Aunque el efecto es mayor en los trópicos, la amenaza es global.

Muchas personas tienen preocupaciones éticas sobre contribuir a la extinción de formas vivientes. Pero también hay razones prácticas para estar preocupado con la pérdida de la diversidad vegetal. Hasta ahora, hemos explorado los usos potenciales de solamente una minúscula fracción de las más de 290 000 especies vegetales conocidas. Por ejemplo, casi toda nuestra alimentación se basa en el cultivo de solo dos docenas de especies de plantas con semillas. Y menos de 5 000 especies vegetales han sido estudiadas como fuentes potenciales de medicamentos. El bosque lluvioso tropical puede ser un botiquín repleto de plantas sanadoras que podrían extinguirse antes de que ni siquiera sepamos de su existencia. Si comenzamos a considerar al bosque lluvioso y a otros sistemas como tesoros vivientes que solo pueden regenerarse lentamente, podríamos aprender a aprovechar sus productos a una velocidad sostenible. ¿Qué más podemos hacer para conservar la diversidad vegetal? Pocas preguntas son tan importantes como ésta.

Evaluación de conceptos 30-4

1. Explique por qué es correcto considerar la diversidad vegetal como un recurso no renovable.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 30

DESLIMEN DE CONCEDTOS CLAVE

Concepto 30-1

Los gametofitos reducidos de las plantas con semillas están protegidos en los óvulos y en los granos de polen

- Ventajas de los gametofitos reducidos (pp. 591-592). Los gametofitos de las plantas con semillas se desarrollan dentro de las paredes de las esporas retenidas en los tejidos del esporofito progenitor, que les proporciona protección y nutrientes.
- ▶ Heterosporia: la regla entre las plantas con semillas (p. 592). Las plantas con semillas evolucionaron a partir de plantas que tenían megasporangios (que producen megasporas que, a su vez, dan origen a los gametofitos femeninos) y microsporangios (que producen microesporas que, a su vez, dan origen a los gametofitos masculinos).
- Ovulos y producción de gametos femeninos (p. 592). Un óvulo se compone de un megasporangio, megaespora y el (o los) integumentos protectores. El gametofito femenino se desarrolla de la megaspora y produce uno o más gametos femeninos u ovocélulas.
- Polen y producción de gametos masculinos (pp. 592-593). El polen, que puede ser dispersado por el aire o por animales, elimina la necesidad de agua para la fertilización.
- ▶ La ventaja evolutiva de las semillas (p. 593). Una semilla es un embrión de esporofito, junto con su suplemento de nutrientes, empaquetado en una cubierta protectora. Las semillas son más resistentes que las esporas y pueden distribuirse ampliamente por el viento o los animales.

Concepto 30-7

Las gimnospermas tienen semillas "desnudas", típicamente dispuestas en conos

- Las gimnospermas existentes incluyen a las cícadas, *Ginkgo biloba*, gnetofitas y coníferas (pp. 593-595).
- ► Evolución de las gimnospermas (p. 596). Las gimnospermas aparecen precozmente en el registro fósil vegetal y dominan los ecosistemas terrestres de la era Mesozoica. Las plantas con semillas vivas pueden dividirse en dos grupos: gimnospermas y angiospermas.
- ▶ Ciclo de vida de un pino con detalle (p. 596). La dominancia de la generación esporofítica, el desarrollo de semillas a partir de óvulos fertilizados, y el papel del polen en la transferencia de gametos masculinos a los óvulos son las características clave de un ciclo de vida típico de una gimnosperma.

Concepto 3013

Algunas adaptaciones reproductivas de las angiospermas son las flores y los frutos

Características de las angiospermas (pp. 598-601). Las flores, generalmente se componen de cuatro verticilios de hojas modificadas: sépalos, pétalos, estambres (que producen polen) y carpelos (que producen óvulos). Los ovarios maduran formando frutos, que son transportados frecuentemente por el viento, agua o animales a nuevas localizaciones. En el ciclo vital de las angiospermas se produce una doble fecundación cuando un tubo polínico descarga dos gametos masculinos en el gametofito femenino (saco embrionario) dentro de un óvulo. Un gameto masculino fecunda al gameto femenino, mientras que el otro se combina con dos núcleos en la célula central del gametofito femenino e inicia el desarrollo del tejido de

almacenamiento de nutrientes o endospermo. El endospermo nutre al embrión en desarrollo.

- Evolución de las angiospermas (pp. 601, 602). Al final de la era Mesozoica se produjo una dispersión adaptativa de las angiospermas. Los estudios de los fósiles y evo-devo ofrecen indicios del origen de las flores.
- ▶ Diversidad de las angiospermas (p. 602). Los dos grupos principales de angiospermas son las monocotiledóneas y las eudicotiledóneas. Las angiospermas basales son menos derivadas. Las magnólidas comparten los mismos rasgos con las angiospermas basales pero están más estrechamente emparentadas con las monocotiledóneas y eudicotiledóneas.
- Vinculos evolutivos entre las angiospermas y los animales (p. 604). La polinización de las flores y la dispersión de las semillas por los animales son dos relaciones de importancia en los ecosistemas terrestres.



El bienestar humano depende en gran parte de las plantas con semillas

- Productos de las plantas con semillas (p. 605). Los seres humanos dependen de las plantas con semillas para su alimentación, la obtención de madera y muchos medicamentos.
- Amenazas a la diversidad vegetal (p. 606). La destrucción del hábitat está provocando la extinción de muchas especies vegetales y de las especies animales que ellas sostienen.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿En qué parte de una angiosperma se encuentra el megasporangio?
 - a. En el estilo de la flor.
 - b. Produciendo una megaspora en el arquegonio del gametofito femenino.
 - c. Encerrado en el estigma de una flor.
 - d. En el óvulo contenido en el ovario de una flor.
 - e. Enpaquetado en sacos de polen en las anteras que se encuentra en el estambre.
- 2. Un fruto frecuentemente es:
 - a. Un ovario maduro.
 - b. Un estilo engrosado.
 - c. Un óvulo aumentado de tamaño.
 - d. Una raíz modificada.
 - e. Un gametofito femenino maduro.
- 3. Con respecto a las angiospermas, ¿cuál de las siguientes estructuras está incorrectamente apareada con su recuento cromosómico?
 - a. Gameto femenino n.
 - b. Megaspora 2n.
 - c. Microspora -n.
 - d. Cigoto 2n.
 - e. Gameto masculino n.
- 4. ¿Cuál de las siguientes *no* es una característica que distingue a las gimnospermas y a las angiospermas de las otras plantas?
 - a. Alternancia de generaciones.
 - b. Óvulos.
 - c. Integumentos.

- d. Polen.
- e. Gametofitos dependientes.
- 5. ¿Cuál de los siguientes rasgos no se comparte por la mayoría de las angiospermas?
 - a. Dos cotiledones.
 - b. Elementos vasculares.
 - c. Raiz principal.
 - d. Grano de polen con tres aberturas.
 - e. Hojas con nervaduras paralelas.
- **6.** Las gimnospermas y las angiospermas tienen en común todos los elementos, *excepto*:
 - a. semillas.
- d. ovarios.
- b. polen.
- e. óvulos.
- c. tejido vascular.
- 7–10. Haga coincidir las características derivadas detalladas a continuación con los puntos de ramificación correctos en el diagrama:
 - a. Flores.
- c. Semillas.
- b. Embriones.
- d. Tejido vascular.



Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La historia de la vida ha sido marcada por varias extinciones masivas. Por ejemplo, el impacto de un meteorito puede haber exterminado a los dinosaurios y a muchas formas de vida marina al final del período Cretáceo (véase capítulo 26). Los fósiles indican que las plantas soportaron mejor ésta y otras extinciones masivas. ¿Qué adaptaciones pueden haberles permitido a las plantas resistir estos desastres mejor que los animales?

Problemas científicos

Sugiera una manera de poner a prueba la hipótesis de que una especie particular de angiosperma es polinizada exclusivamente por escarabajos.

Ciencia, tecnología y sociedad

¿Por qué los bosques lluviosos tropicales están siendo destruidos a una velocidad tan alarmante? ¿Qué clase de factores sociales, tecnológicos y económicos son responsables de esto? La mayoría de los bosques en los países desarrollados del hemisferio norte ya han sido talados. ¿Tienen derecho las naciones desarrolladas a pedir a las naciones en desarrollo en el hemisferio sur que detengan o retrasen la destrucción de sus bosques? Defienda su respuesta. ¿Qué clase de beneficios, incentivos o programas podrían enlentecer la agresión de los bosques lluviosos?

31

Hongos



▲ Fig. 31-1. Dos especies de hongos que descomponen un tronco.

Conceptos clave

- **31-1** Los hongos son organismos heterótrofos que se alimentan por absorción
- **31-2** Los hongos producen esporas mediante ciclos vitales sexuales o asexuales
- 31-3 Los hongos descienden de un protista unicelular flagelado y acuático
- 31-4 Existen diversos linajes de hongos
- **31-5** Los hongos ejercen un fuerte impacto sobre los ecosistemas y sobre el bienestar humano

Panorama general

Hongos gigantescos

i caminamos a través del Bosque Nacional Malheur, en el este de Oregón, observaremos algunos grupos de hongos de miel (*Armillaria ostoyae*) esparcidos aquí y alla, debajo de los altos árboles. Los hongos parecen mucho más pequeños que los árboles pero, por extraño que parezca, en realidad esto no es así. Los hongos que vemos son solo una pequeña porción de un único y enorme hongo que se asoma por encima del suelo. Su red subterránea de filamentos se esparce a través de 890 hectáreas (8,9 km²) del bosque, una superficie mayor que 1600 estadios de fútbol. Basándose en su velocidad de crecimiento actual, los científicos estiman que este hongo, que pesa cientos de toneladas, existe desde hace 2 600 años.

Estos hongos de miel inocuos presentes en el suelo del bosque son un símbolo de la extensión del reino de los hongos, al que no prestamos atención. La mayoría de nosotros apenas somos conscientes de la existencia de estos eucariontes aparte de un encuentro ocasional con el pie de atleta o con un alimento en mal estado. Los hongos, sin embargo, son un componente enorme e importante de la biosfera. Su diversidad es asombrosa: se han descrito 100000 especies, pero se estima que en realidad existen 1 millón y medio de especies de hongos. Algunos hongos son

unicelulares, pero la mayoría forman organismos multicelulares complejos, que, en muchos casos, incluyen a las estructuras que vemos en el suelo que conocemos como champiñones o setas. Esta diversidad permitió a los hongos colonizar casi todos los hábitats terrestres; se han encontrado esporas aéreas a 160 km de altura.

Los hongos son muy diversos y están muy dispersos, y además son esenciales para el buen funcionamiento de la mayoría de los ecosistemas terrestres. Descomponen las sustancias orgánicas y reciclan nutrientes (fig. 31-1), lo que permite que otros organismos puedan asimilar los elementos químicos esenciales. Casi todas las plantas dependen de una relación simbiótica con los hongos, que ayuda a que sus raíces puedan absorber minerales del suelo. También los seres humanos obtenemos beneficios de la acción de los hongos en la agricultura y en la forestación, y éstos son esenciales para la fabricación de diversos productos, desde el pan hasta los antibióticos. Pero una pequeña parte de los hongos producen enfermedades en plantas y animales.

En este capítulo investigaremos la estructura de los hongos, estudiaremos los miembros del reino de los hongos y explicaremos su importancia ecológica y comercial.

Concepto 31-1

Los hongos son organismos heterótrofos que se alimentan por absorción

Pese a su gran diversidad, los hongos tienen algunas características clave en común, la más importante es el modo en que se alimentan.

Nutrición y formas de vida de los hongos

Al igual que los animales, los hongos son heterótrofos: no pueden sintetizar su propio alimento como las plantas y las algas.

Pero, a diferencia de los animales, los hongos no ingieren el alimento, sino que lo digieren del ambiente, gracias a la acción de poderosas enzimas hidrolíticas, denominadas exoenzimas, que secretan al medio que los rodea. Las exoenzimas degradan moléculas complejas en compuestos orgánicos más pequeños que los

hongos pueden absorber en su organismo y utilizar.

Este modo de nutrición por absorción se relaciona con las diversas formas de vida que presentan los hongos. Existen especies de hongos descomponedores (llamados también saprobios), parásitos y simbiontes mutualistas. Los hongos saprobios descomponen y absorben los nutrientes de materia orgánica no viviente, como troncos caídos, cadáveres de animales y restos de organismos vivos. Los hongos parásitos absorben los nutrientes de las células de huéspedes vivos. Algunos hongos parásitos son patógenos, como las especies que infectan los pulmones humanos y otras especies responsables de cerca del 80% de las enfermedades de las plantas. Los hongos mutualistas también absorben nutrientes de organismos huéspedes, pero cumplen funciones que benefician al huésped de alguna manera, como los hongos que ayudan a las plantas a captar minerales del suelo.

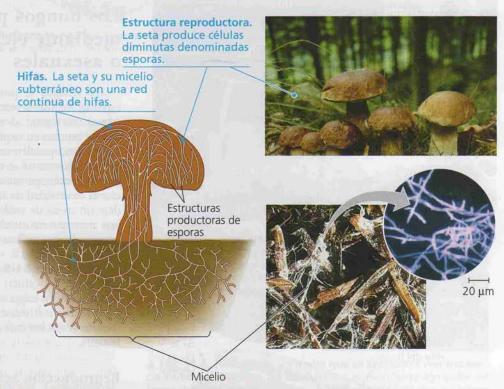
la superficie total de absorción, en vez de en incrementar la circunferencia de las mismas. Los micelios no son móviles; no pueden correr, nadar ni volar en busca de alimento o pareja. Pero compensan su falta de motilidad extendiendo velozmente los extremos de las hifas hacia nuevos territorios.

En la mayoría de los hongos, las hifas están divididas en células por paredes transversales o tabiques. Los tabiques, por lo general, poseen poros suficientemente grandes como para permitir el paso de ribosomas, mitocondrias e incluso de los núcleos de una célula a otra (fig. 31-3a). Algunos hongos no poseen tabiques. Éstos se conocen como hongos cenocíticos, y se componen de una masa citoplasmática continua que contiene cientos o miles de núcleos (fig. 31-3b). Esta condición cenocítica se forma por divisiones repetidas de los núcleos sin división del citoplasma. Esta descripción se asemeja a los mohos mucilaginosos plasmodiales estudiados en el capítulo 28, que también están formados por masas citoplasmáticas que contienen muchos núcleos. Debido a esta similitud, antes se clasificaba a los mohos mucilaginosos como hongos; las comparaciones moleculares

Estructura del cuerpo del hongo

Algunos hongos son unicelulares y se conocen como levaduras. Sin embara la mayoría de las especies fúngicas son multicelulares. La morfología de los hongos multicelulares aumenta su capacidad de absorber nutrientes del entorno (fig. 31-2). Los cuerpos de estos hongos forman una red de filamentos diminutos denominados hifas. Las hifas se componen de paredes celulares tubulares que rodean a la membrana plasmática y al citoplasma de las celulas. A diferencia de las paredes de celulosa de las plantas, las paredes de las celulas de los hongos contienen quitima, un polisacárido compuesto de nitrógeno, de estructura fuerte pero flexible, que se encuentra también en el esqueleto externo de los insectos y de otros artropodos.

Las hifas de los hongos forman una masa entretejida llamada micelio, que mdea e infiltra a las sustancias de las que se alimenta el hongo. La estructura del micelio maximiza la relación entre su superficie y su volumen, lo que permite que la alimentación sea más eficaz. En tan solo 1 cm3 de un suelo orgánico rico puede haber hasta 1 km de hifas con una superficie total de más de 300 cm² de interfase con el suelo. Un micelio crece con rapidez gracias al transporte de proteínas y otras sustancias sintetizadas por el hongo a través de la corriente citoplasmática hacia los extremos de las hifas. El hongo concenma su energía y sus recursos en aumentar la longitud de las hifas y, por tanto,



▲ Fig. 31-2. Estructura de un hongo multicelular. La fotografía superior muestra las estructuras sexuales, denominadas cuerpos fructíferos, del boleto comestible o hongo calabaza (*Boletus edulis*). La imagen inferior izquierda es una vista macroscópica de un micelio que crece sobre acículas de conferas caídas, y en la fotografía inferior derecha se observa una vista microscópica de un micelio (MO).

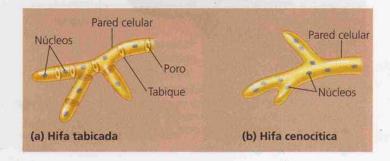


Fig. 31-3. Estructura de las hifas.

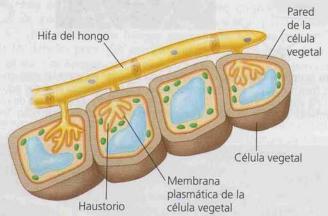
luego confirmaron que, en realidad, estos dos clados no se relacionan entre sí.

Algunos hongos tienen hifas especializadas que les permiten alimentarse de animales vivos (fig. 31-4a). Otras especies tienen hifas especializadas denominadas haustorios que les permiten penetrar en los tejidos de sus huéspedes (fig. 31-4b). Las relaciones beneficiosas mutuas entre estos hongos y las raíces de las plantas se denominan micorrizas (del latín, mycorrhizae, que significa "raíces del hongo"). Los hongos micorrizógenos (hongos que forman micorrizas) ayudan a la planta a captar iones fosfato y otros minerales que las plantas no son capaces de captar por sí solas. A su vez, las plantas proporcionan al hongo nutrientes orgánicos. Existen varios tipos diferentes de hongos micorrizógenos. Los hongos ectomicorrizógenos (del griego ehtos, fuera) forman láminas de hifas sobre la superficie de la raíz y crecen también en los espacios extracelulares de la corteza de la raíz (fig. 37-12a). Los hongos endomicorrizógenos (del griego entos,

Nematodo Hifas 25 μm

(a) Hifas adaptadas para atrapar y matar a una presa.

En Arthrobotrys, un hongo del suelo, algunas partes de las hifas están modificadas en forma de aro que pueden comprimir a un nematodo (gusano) en menos de un segundo. Luego, el hongo penetra en su presa con las hifas y digiere los tejidos internos (MEB).



(b) Haustorios. Los hongos mutualistas y los parásitos forman hifas especializadas llamadas haustorios que pueden penetrar en las parede: celulares de los vegetales. La membrana plasmática separa a los haustorios del citoplasma de la célula vegetal (color dorado oscuro).

▲ Fig. 31-4. Hifas especializadas.

dentro) extienden sus hifas a través de la pared celular de la raíz y dentro de tubos formados por invaginaciones (extensiones hacia adentro) de la membrana celular (fig. 37-12b). En otro apartado de este capítulo nos referiremos con mayor detalle a este tipo de hongos micorrizógenos.

Evaluación de conceptos

- 1. Compare y contraste el modo de nutrición de un hongo con la forma de alimentación del ser humano.
- Describa cómo se adapta la estructura de un hongo a su modo de nutrición.

Véanse las respuestas en el apéndice A.

Concepto 31-2

Los hongos producen esporas mediante ciclos vitales sexuales o asexuales

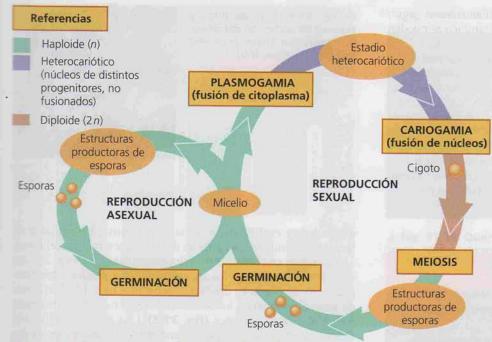
Los hongos se propagan produciendo un gran número de esporas, de forma sexual o asexual. Por ejemplo, los "bejines", estructuras reproductoras de ciertos hongos, pueden liberar billones de esporas en explosiones en forma de nubes (fig. 31-18 d). Las esporas pueden ser transportadas por el viento o el agua a grandes distancias y, si aterrizan en un sitio húmedo en donde haya alimento, germinan y producen nuevos micelios. Para apreciar la efectividad de las esporas en la dispersión de los hongos, deje un trozo de melón expuesto al aire. En aproximadamente una semana verá micelios vellosos que han crecido a partir de las esporas microscópicas que caen constantemente sobre el trozo de melón.

En la **figura 31-5** se generalizan los distintos ciclos de vida que pueden producir esporas de hongos. En esta sección examinaremos los aspectos generales de los ciclos de vida sexual y asexual de los hongos. En este capítulo también examinaremos más de cerca los ciclos de vida de algunos tipos específicos de hongos.

Reproducción sexual

Los núcleos de las hifas y las esporas de la mayoría de las especies son haploides, a excepción del estadio diploide transitorio que se produce durante el ciclo de vida sexual. Por lo general, la reproducción sexual del hongo comienza cuando las hifas de dos micelios diferentes liberan moléculas de señalización sexual denominadas **feromonas**. Si los micelios son de distintos tipos de apareamientos, las feromonas de cada uno se unen a los receptores de la superficie del otro, y las hifas se extienden hacia la fuente de donde provienen las feromonas. Al encontrarse, las hifas se fusionan. Esta "prueba de compatibilidad" contribuye a la variación genética, al evitar que se fusionen hifas del mismo micelio o de micelios genéticamente idénticos.

La unión del citoplasma de los dos micelios progenitores se conoce como **plasmogamia**. En muchos hongos, los núcleos haploides aportados por cada progenitor no se unen de forma directa.



▲ Fig. 31-5. Ciclo de vida generalizado de los hongos. Muchos hongos −aunque no todos− se reproducen de forma sexual y asexual. Algunos se reproducen solo sexualmente y otros solo asexualmente.

En cambio, hay partes del micelio que contienen núcleos genéticamente diferentes que coexisten. Este tipo de micelio se denomina heterocarion (que significa "núcleos diferentes"). En algunas especies, los micelios heterocariontes forman mosaicos en los que los distintos núcleos se ubican en distintas partes de la red. En otras especies, los distintos núcleos se mezclan e incluso pueden intercambiar cromosomas y genes en un proceso similar al entrecruzamiento (véase el capítulo 13).

En algunos hongos, los núcleos haploides se disponen en pares en cada célula, uno de cada progenitor. Este tipo de micelio es dicarionte (que significa dos núcleos). A medida que crece un micelio dicarionte, los dos núcleos de cada célula se dividen en tándem (en series) sin fusionarse.

Pueden transcurrir horas, días o incluso siglos entre la plasmogamia y el siguiente paso del ciclo sexual, la cariogamia. Durante la cariogamia, los núcleos haploides aportados por ambos progenitores se fusionan y producen células diploides. Los cigotos y otras estructuras transitorias se forman durante la cariogamia, que es el único estadio diploide en la mayoría de los hongos. La meiosis restaura la condición haploide, y entonces, el micelio produce estructuras reproductivas especializadas que producen y dispersan las esporas.

Los procesos sexuales de cariogamia y meiosis generan una variación genética extensa, que es un requisito importante para la adaptación evolutiva (puede ver una reseña sobre el modo en que el sexo puede aumentar la diversidad genética en una población en los capítulos 13 y 23). Los organismos heterocariontes también poseen algunas de las ventajas de la situación diploide, ya que un genoma haploide puede compensar las mutaciones nocivas que ocurren en el otro.

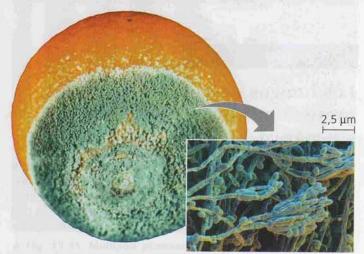
Reproducción asexual

Además de la reproducción sexual, muchos hongos se pueden reproducir de forma asexual. Se producen clones por reproduc-

ción mitótica de las esporas, que se pueden esparcir en el aire col agua. Algunas especies solo se reproducen de forma asexual. Al igual que en la reproducción sexual, los procesos de reproducción asexual varían ampliamente entre los distintos hongos.

Algunos hongos que se reproducen de forma asexual crecen formando moho. El moho se ve con frecuencia en la cocina, donde forma una cubierta pilosa sobre la fruta, el pan u otros alimentos (fig. 31-6). El moho se transforma rápidamente en micelios y produce esporas. Muchas especies que pueden crecer como mohos también se pueden reproducir de forma sexual si entran en contacto con otros tipos de apareamiento.

Otros hongos asexuados son las levaduras. Las levaduras viven en hábitats líquidos o húmedos, entre ellas, la savia vegetal y los tejidos animales. En lugar de producir esporas, las levaduras se reproducen de forma asexual por división celular simple o por desprendimiento de pequeños "brotes celulares" de una célula progenitora (fig. 31-7). Algunas especies de leva-



▲ Fig. 31-6. Penicillium, un moho que se encuentra con frecuencia como saprobio en los alimentos. Las estructuras agrupadas en forma de panes que se observan en MEB son conidios, que participan en la reproducción asexual.

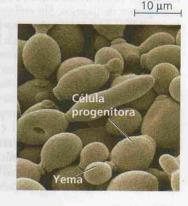
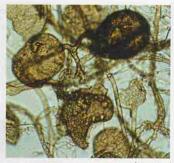


Fig. 31-7. La levadura Saccharomyces cerevisiae en varios estadios de gemación (MEB).

duras pueden crecer también como micelios filamentosos, según la disponibilidad de nutrientes. Las levaduras también se pueden reproducir en forma sexual.

Muchos mohos y levaduras no tiener un estadio sexual conocido. Los biólogos que estudian los hogos, los micólogos, llaman a estos hongos deuteromicetos (el sufijo miceto significa "hongo") u hongos imperfectos (en botánica se utiliza el término "perfecto" para referirse a los estadios sexuales del ciclo de vida). Cuando se descubre un estadio sexual en un denominado deuteromiceto, se clasifica a la especie en un filo determinado, según el tipo de estructuras sexuales que forma. Además de buscar estadios sexuales poco conocidos en estos hongos no asignados, los micólogos también pueden valerse de técnicas genéticas para identificar la taxonomía.

► Fig. 31-8. Fósil de hifas y esporas de un hongo del período Ordovícico (hace unos 460 millones de años; MO)



50 um

Evaluación de conceptos

- En términos de haploidía frente a diploidía, ¿en qué se diferencian los ciclos de vida del ser humano y de los hongos?
- 2. Usted toma una muestra de DNA de dos champiñones que crecen en su jardín en zonas opuestas y descubre que son idénticas. Indique dos hipótesis que puedan explicar esto de forma razonable.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 31-3

Los hongos descienden de un protista unicelular flagelado y acuático

Los datos obtenidos de la paleontología y de la sistemática molecular nos revelan la evolución precoz de los hongos. Los sistemáticos reconocen a los hongos y a los animales como reinos hermanos. En otras palabras, los hongos y los animales están más relacionados entre sí que con los vegetales y con otros organismos eucariontes.

El origen de los hongos

La sistemática filogenética sugiere que los hongos han evolucionado a partir de un ancestro flagelado. La mayoría de los hongos carecen de flagelos. Sin embargo, los quitridios, considerados los primeros hongos en divergir (a los que nos referiremos más adelante en este capítulo) poseen flagelos. Además, la mayoría de los protistas que comparten un antecesor común con animales y hongos también poseen flagelos. Estos tres grupos de eucariontes—los hongos, los animales y sus parientes protistas— se denominan **opistocontos**, miembros del clado Opisthokonta. Este nombre se refiere a la ubicación posterior (*opistho*) del flagelo en estos organismos.

Los datos filogenéticos sugieren también que el ancestro de los hongos era un organismo unicelular. Según otros indicios, los animales están más relacionados con un opistoconto unicelular que con los hongos, y esto sugiere que los animales y los hongos deben haber evolucionado hacia organismos pluricelulares de forma independiente, a partir de distintos ancestros unicelulares.

Basándose en el análisis del reloj molecular (véase cap. 25), los científicos estiman que los ancestros de los animales y los hongos se diferenciaron en dos linajes separados hace 1 500 millones de años. Sin embargo, los fósiles de hongos más antiguos tienen solo 460 millones de años (fig. 31-8). Una posible explicación de esta discrepancia es que los ancestros microscópicos de los hongos terrestres no se fosilizaron.

El desplazamiento a la tierra

Es probable que gran parte de la diversidad de los hongos que observamos en la actualidad haya tenido su origen filogenético a partir de una radiación adaptativa cuando los seres vivos comenzaron a colonizar el medio terrestre. Los fósiles de las primeras plantas vasculares conocidas del período Silúrico tardío contienen evidencias de micorrizas, una relación simbiótica entre plantas y hongos subterráneos que explicamos antes. Es probable que las plantas hayan existido en esta relación simbiótica desde los primeros períodos de colonización de la tierra.

Evaluación de conceptos 🍮 🕽

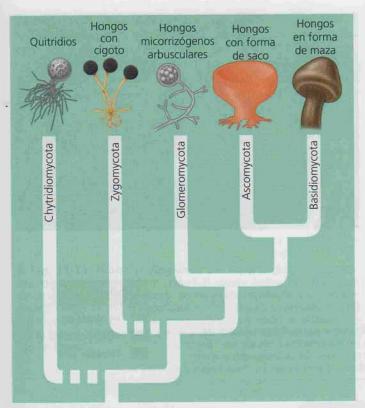
- ¿Por qué los hongos se clasifican como opistocontos aunque la mayoría de ellos carecen de flagelos?
- **2.** Explique el significado evolutivo de la presencia de micorrizas en las primeras plantas vasculares.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 31-4

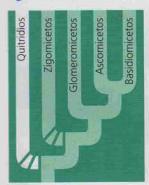
Existen diversos linajes de hongos

En la actualidad se está investigando la filogenia de los hongos. En la década pasada, el análisis molecular permitió aclarar las relaciones evolutivas entre los distintos grupos de hongos, aunque aún existen áreas de incertidumbre. En la **figura 31-3** se presenta una versión simplificada de una hipótesis actual de la filogenia de los hongos. En esta sección examinaremos cada uno de los principales grupos de hongos identificados en este árbol filogenético.



▲ Fig. 31-9. Filogenia de los hongos. La mayoría de los micólogos actualmente reconocen cinco filos de hongos. La sistemática molecular nos brinda información acerca de las relaciones entre estos filos; las ramas discontinuas indican los grupos considerados parafiléticos (fig. 31-11).

Quitridios

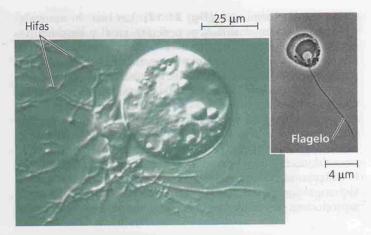


Los hongos clasificados en el filo Chytridiomycota, denominados **quitridios**, viven en lagos y en el suelo. Algunos son saprobios, otros parasitan a protistas, plantas o animales.

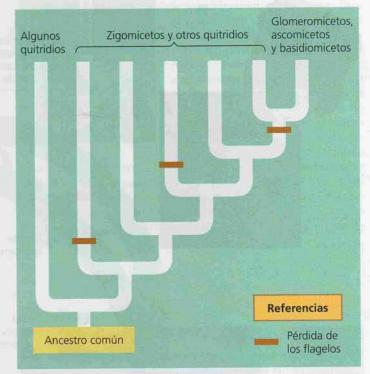
Las evidencias moleculares apoyan la hipótesis de que los quitridios se diferenciaron en etapas tempranas de la evolución de los hongos. Al igual que otros hongos, los quitridios tienen paredes celulares de quitina y también comparten ciertas enzimas fundamentales y vías metabólicas con otros

grupos de hongos. Algunos quitridios forman colonias con hifas, mientras que otros existen como células esféricas únicas. Pero los quitridios son los únicos hongos que tienen esporas flageladas, llamadas zoosporas (fig. 31-10).

Hasta hace poco tiempo, los sistemáticos pensaban que los hongos habían perdido sus flagelos una sola vez en su historia, tras la diferenciación de los quitridios de otros linajes. Sin embargo, los datos moleculares indican que algunos "quitridios" en realidad están más relacionados con otro grupo de hongos, los zigomicetos. Si esto fuera cierto, los hongos habrían perdido los flagelos en más de una ocasión durante la evolución (fig. 31-11). Por este motivo, muchos sistemáticos consideran que los filos Chytridiomycota y Zygomycota son parafiléticos (compare las figuras 31-9 y 31-11).

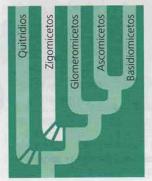


▲ Fig. 31-10. Quitridios. Del cuerpo fructífero globular del quitridio brotan hifas ramificadas (MO). Recuadro: Los quitridios poseen un estadio flagelado denominado zoospora (MET).



▲ Fig. 31-11. Múltiples pérdidas de flagelos en la evolución. Los estudios filogenéticos indican que el ancestro común de los hongos poseía flagelos, que se perdieron de forma independiente en distintos linajes.

Zigomicetos

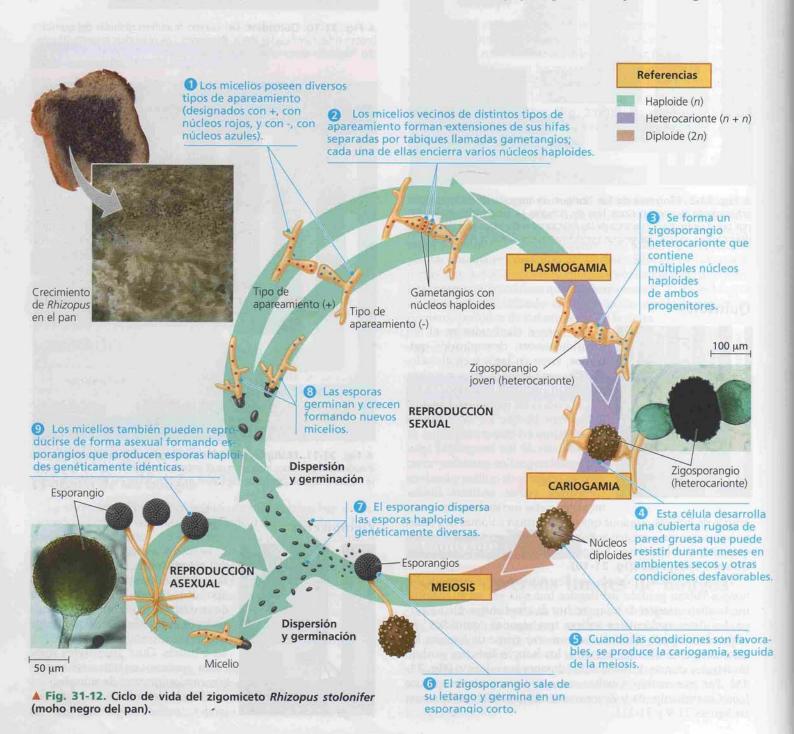


Se conocen cerca de 1 000 especies de **zigomicetos** (hongos del filo Zygomycota), que tienen muy diversos tipos de vida. Este filo incluye mohos de crecimiento rápido que son responsables de la putrefacción de productos almacenados como melocotones, fresas y batatas. Otros zigomicetos viven como parásitos o como simbiontes comensales (neutros) de animales.

El ciclo de vida de Rhizopus stolonifer (moho negro del pan) es típico de los zigomicetos (fig. 31-12). Las hifas horizontales se esparcen sobre el alimento, penetran en él y absorben los nutrientes. Las hifas son cenocíticas y poseen tabiques solo en el sitio en que se forman células reproductoras. En la fase asexual se desarrollan esporangios negros bulbosos en los extremos superiores de las hifas. En cada esporangio se desarrollan cientos de esporas haploides que se dispersan en el aire. Las esporas que llegan a un alimento húmedo germinan y forman nuevos micelios. Algunos zigomicetos, como *Pilobolus*, pueden incluso dirigir sus esporangios hacia zonas donde las condiciones de asocian con buenas fuentes de alimentos (fig. 31-13).

Si las condiciones ambientales se deterioran, por ejemplo, si el hongo consume todo su alimento, *Rhizopus* es capaz de reproducirse sexualmente. Los progenitores en una unión sexual son micelios de distintos tipos de apareamiento y poseen marcadores químicos diferentes, aunque pueden parecer idénticos. La plasmogamia produce una estructura firme denominada zigosporangio, en donde se produce la cariogamia y luego la meiosis. El zigosporangio representa el estadio del cigoto (2n) en el ciclo vital, pero no es un cigoto en el sentido usual que conocemos (es decir, una célula con un núcleo diploide). El zigosporangio es una estructura multinucleada. Al comienzo es heterocarionte, con muchos núcleos haploides de ambos progenitores; después de la cariogamia posee muchos núcleos diploides.

Los zigosporangios son resistentes al congelamiento y a la desecación y son metabólicamente inactivos. Cuando mejoran las condiciones, el zigosporangio se divide por meiosis, germina en





0,5 mm

▲ Fig. 31-13. Pilobolus dirigiendo sus esporangios. Este zigomiceto descompone el estiércol animal. El micelio inclina sus hifas llenas de esporas hacia la luz brillante, donde es más probable que crezca el césped. Luego, el hongo dispara sus esporangios como un cañón a una distancia de hasta 2 m. Los animales que pastan, como las vacas, ingieren el hongo al alimentarse con el pasto y luego esparcen las esporas con las heces.

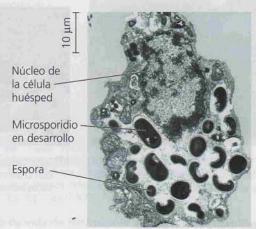
un esporangio, y libera esporas haploides genéticamente diversas que pueden colonizar un nuevo sustrato.

Microsporidios

Los microsporidios son parásitos unicelulares de animales y protistas (fig. 31-14). A menudo se utilizan en el control biológico de plagas de insectos. Los microsporidios no infectan a los seres humanos en condiciones normales, pero representan un riesgo para las personas infectadas por HIV y otras afecciones que afectan al sistema inmune.

Los microsporidios se diferencian de la mayoría de los eucariontes en muchos aspectos. Por ejemplo, no poseen mitocondrias convencionales. Como consecuencia de esto, los microsporidios fueron siempre un misterio taxonómico, y algunos investigadores los consideraban una estirpe ancestral de eucariontes. Sin embargo, en los últimos años se ha dilucidado que los micros-

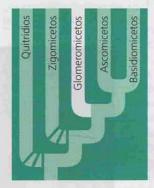
Fig. 31-14.
Célula eucarionte infectada con microsporidios.
Una gran vacuola dentro de esta célula huésped eucarionte contiene esporas y formas de desarrollo del parásito Encephalitozoon intestinalis (MET).



poridios no son eucariontes primitivos, sino parásitos muy especializados. En 2002, Bryony Williams y sus colaboradores descubrieron en el Museo Natural de Londres que los microsporidios en realidad tienen orgánulos diminutos derivados de las mitocondrias. Mientras tanto, las comparaciones moleculares revelaron que los microsporidios están más relacionados con los hongos que con cualquier otro organismo eucarionte. En un análisis realizado en 2003 se obtuvieron datos que sugieren que los microsporidios pueden clasificarse como zigomicetos.

Los microsporidios demuestran los cambios extraordinarios que pueden producirse en un organismo que se adapta a la forma de vida parasitaria. En este caso, estos organismos perdieron casi toda similitud con el resto de los hongos.

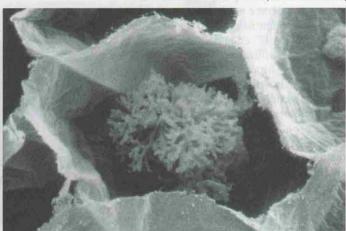
Glomeromicetos



Los glomeromicetos, hongos asignados al filo Glomeromycota, se consideraban zigomicetos. Pero el análisis de cientos de genomas de hongos indica que los glomeromicetos forman un clado independiente (grupo monofilético). Pese a su número pequeño –solo se han identificado 160 especies hasta la fecha– los glomeromicetos son un grupo importante desde el punto de vista ecológico. Todos los glomeromicetos forman un determinado

tipo de endomicorriza denominado micorriza arbuscular (fig. 31-15). Los extremos de las hifas, que se introducen en las células de las raíces de las plantas, se ramífican en estructuras diminutas llamadas arbúsculos. Cerca del 90% de las plantas tienen esta asociación simbiótica con los glomeromicetos.

2,5 μm



▲ Fig. 31-15. Micorrizas arbusculares. Los glomeromicetos forman endomicorrizas con las raíces de las plantas y les suministran minerales y otros nutrientes a las raíces. Esta imagen por MEB ilustra las hifas ramificadas —un arbúsculo— de *Glomus mosseae* que penetran en una célula de la raíz empujando la membrana (se sometió la raíz a un tratamiento para eliminar el citoplasma).

615

Ascomicetos



Los micólogos han descrito más de 32 000 especies de ascomicetos (hongos del filo Ascomycota) en una variedad de hábitats marinos, de agua dulce y terrestes. La característica que define a los ascomicetos es la producción de esporas sexuales en sacos o ascos; comúnmente se denominan hongos con saco. A diferencia de los zigomicetos, la mayoría de los ascomicetos desarrollan su estadio sexual en cuerpos fructíferos o ascocarpos, de tama-

ños variables, desde microscópicos hasta macroscópicos. En los ascocarpos se encuentran los ascos que forman esporas.

Los ascomicetos varían en tamaño y complejidad desde levaduras unicelulares hasta elaborados hongos en copa y colmenillas (fig. 31-16). Entre ellos se incluyen algunos de los patógenos más devastadores de las plantas, a los que nos referiremos más adelante en este capítulo. Sin embargo, muchos ascomicetos son saprobios importantes, en especial, de sustancias vegetales. Más del 40% de todas las especies de ascomicetos viven formando asociaciones simbióticas con algas verdes o cianobacterias, denominadas líquenes. Algunos ascomicetos forman micorrizas con plantas. Otros viven entre las células mesófilas en las hojas y liberan compuestos tóxicos que ayudan a proteger a la planta de la acción de los insectos.

Uno de los ascomicetos más estudiados es Neurospora crassa, un moho del pan (fig. 31-16d). Neurospora crece con facilidad en el pan, pero, en estado salvaje, se encuentra también en zonas de vegetación quemada. Como explicamos en el capítulo 17, en la década de 1930, los biólogos utilizaron Neurospora para formular la hipótesis de un gen-una enzima. En la actualidad, este ascomiceto sigue siendo un organismo modelo; en 2003 se publicó su genoma completo. El genoma de este hongo diminuto tiene 10 000 genes, ¡tres cuartos del tamaño del genoma de Drosophila y un tercio del genoma humano! Sin embargo, el genoma de Neurospora es relativamente compacto y posee pocos segmentos de DNA no codificante, que ocupan gran parte del espacio en el genoma humano y de muchos otros eucariontes. Los biólogos encontraron indicios de que Neurospora tiene un sistema de defensa del genoma que evita la acumulación de "DNA basura" en niveles dañinos.

Si bien los cíclos de vida de los diversos grupos de ascomicetos difieren en el detalle de sus estructuras y procesos reproductivos, existen ciertos elementos en común. Los ascomicetos se reproducen asexualmente, produciendo un número enorme de esporas asexuales llamadas conidios (fig. 31-17). Los conidios no se forman dentro de los esporangios, como las esporas asexuales de la mayoría de los zigomicetos. Se producen de forma externa en los extremos de hifas especializadas llamadas conidióforos, a menudo en grupos o en largas cadenas, y de allí se dispersan por acción del viento. Los conidios pueden participar también en la reproducción sexual, fusionándose con hifas de un micelio de otro tipo de apareamiento, como en el caso de *Neurospora* (fig. 31-17).

Después de la fusión de dos tipos de apareamiento diferentes se produce la plasmogamia. La bolsa que no tiene tabique, o ascogonio, ahora es heterocarionte. El ascogonio cenocítico



(a) Los ascocarpos (cuerpos fructíferos) en forma de copa de *Aleuria aurantia* le dan a esta especie el nombre de peziza cáscara de naranja.



(b) El ascocarpo comestible de Morchella esculenta, la suculenta morilla, a menudo se encuentra en las huertas debajo de los árboles.

10 µm



(c) Tuber melanosporum es una trufa, un ascocarpo que crece debajo de la tierra y emite un fuerte olor. Estos ascocarpos han sido desenterrados y el del centro está cortado en forma horizontal.



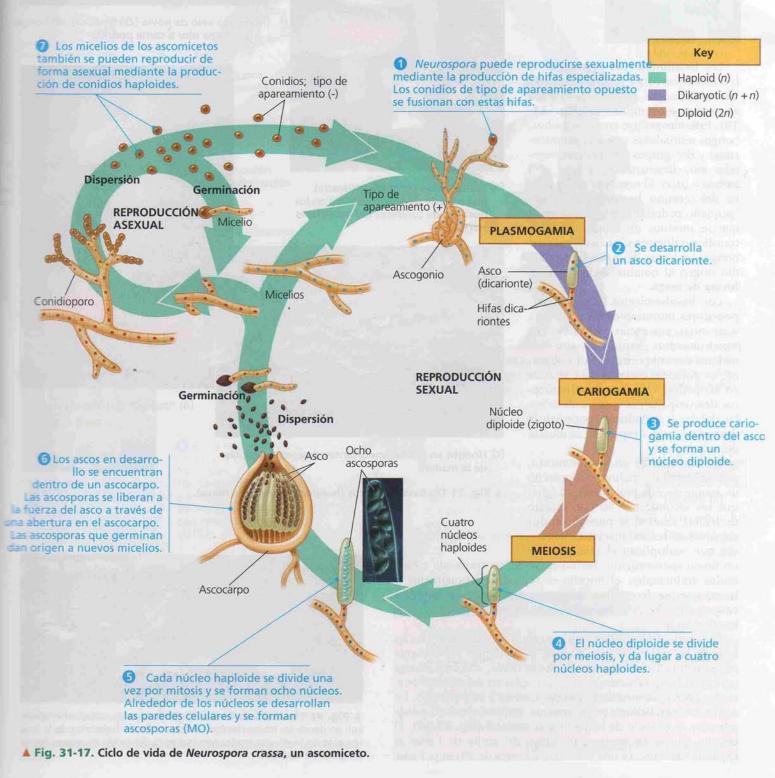


(d) Neurospora crassa se alimenta como un moho del pan y de otros alimentos (MEB).

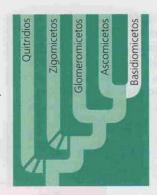
extiende hifas divididas por tabiques y se forman células dicariontes, cada una con dos núcleos haploides que representan ambos progenitores. Las células de los extremos de estas mifas dicariontes se convierten en ascos. Dentro de un asco, los dos genomas de los progenitores se combinan mediante cariogamia y por meiosis se forman cuatro núcleos con distinto contenido genético. Esto va seguido de una división mitótica en la que se forman ocho ascosporas. En muchos ascos, las ocho ascosporas se alinean en hilera en el orden en que se formaron a partir de un solo núcleo cigótico. Las ascos-

poras se desarrollan dentro del ascocarpo y, finalmente, son liberadas.

A diferencia del ciclo de vida de los zigomicetos, los ascomicetos (y también los basidiomicetos) tienen un estadio dicarionte prolongado que les proporciona una mayor oportunidad para la recombinación genética. Por ejemplo, en algunos ascomicetos, ciertas células dicariontes se fusionan repetidas veces, recombinando los genomas. De esta manera se obtiene una multitud de descendencia genéticamente diferente a partir de un solo apareamiento.



Basidiomicetos



Los basidiomicetos pertenecen al filo Basidiomycota e incluyen cerca de 300 000 hongos, entre ellos hongos en repisa y champiñones (fig. 31-18). Este filo incluye también mohos, hongos mutualistas que forman micorrizas y dos grupos de parásitos vegetales muy destructivos, la roya y el carbón o tizón. El nombre del filo deriva del término basidium (en latín "pequeño pedestal"), una célula en la que se produce un estadio diploide transitorio durante el ciclo de vida del hongo. La forma de maza del basidio dio origen al nombre de hongos en forma de maza.

Los basidiomicetos son descomponedores importantes de la madera y de otras sustancias vegetales. Los basidiomicetos saprobios son los mejores descomponedores de la lignina, un polímero complejo que abunda en la madera. Muchos basidiomicetos descomponen la madera de árboles débiles o dañados y continúan la descomposición después de la muerte del árbol.

El ciclo vital de un basidiomiceto, por lo general, incluye un micelio dicarionte de vida prolongada. Al igual que los ascomicetos, en este estadio dicarionte extenso se pueden producir muchas recombinaciones genéticas que multiplican el resultado de

un único apareamiento. Periódicamente, en respuesta a estímulos ambientales, el micelio se reproduce sexualmente y forma cuerpos fructíferos elaborados denominados **basidiocarpos** (fig. 31-20). Las setas son un ejemplo familiar de basidiocarpo.

El micelio del basidiomiceto concentra su crecimiento en las hifas de las setas y, de esta manera, puede erguir rápidamente su estructura fructífera en unas pocas horas; una feta emerge cuando el hongo absorbe agua y el citoplasma del micelio dicarionte penetra dentro de la misma. Gracias a este proceso, un anillo de setas, llamado popularmente "anillo de hadas", puede aparecer en el suelo de la noche a la mañana (fig. 31-19). El micelio que se encuentra por debajo del anillo de hadas se expande hacia fuera a una velocidad de cerca de 30 cm por año,



(a) Matamoscas (Amanita muscaria), una especie de seta frecuente en los bosques de coníferas del hemisferio norte



(b) Hongo velo de novia (*Dictyphora*), un hongo que tiene olor a carne podrida



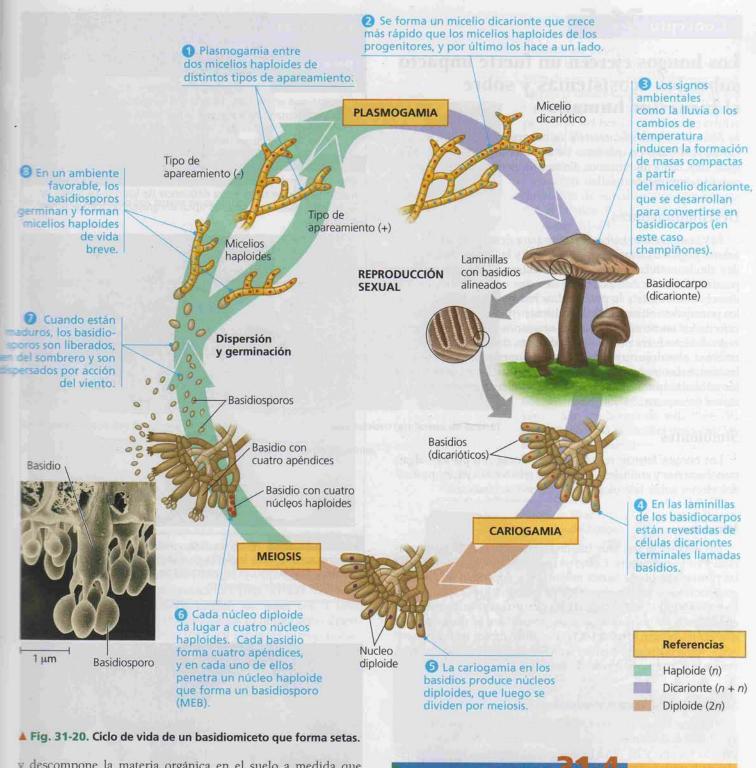
(d) "Bejines" que liberan esporas

(c) Hongos en repisa, importantes descomponedores de la madera

▲ Fig. 31-18. Basidiomicetos (hongos en forma de maza).



▲ Fig. 31-19. Anillo de hadas. Según la leyenda, estas setas aparecen en donde las hadas han bailado en un círculo bajo la luz de la luna (en el texto se da una explicación biológica del modo en que se forma un anillo de hadas).



y descompone la materia orgánica en el suelo a medida que crece. Algunos anillos de hadas gigantes pueden tener varios siglos de antigüedad.

Los numerosos basidios del basidiocarpo son fuentes de esporas sexuales llamadas basidiosporas (fig. 31-20). El sombrero del hongo sostiene y protege una gran área de basidios sobre laminillas. Un champiñón blanco común posee una superficie de laminillas de unos 200 cm² y puede liberar mil millones de basidiosporas, que se desprenden de la base del sombrero y son transportadas en el aire. La reproducción asexual en los basidiomicetos es mucho menos frecuente que en los ascomicetos.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Qué característica de los quitridios apoya la hipótesis de que representan el linaje de hongos más primitivo?
- 2. ¿Por qué los glomeromicetos son tan importantes en la ecología?
- 3. Dé distintos ejemplos del modo en que la forma se adapta a la función en los zigomicetos, los ascomicetos y los basidiomicetos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Los hongos ejercen un fuerte impacto sobre los ecosistemas y sobre el bienestar humano

Al estudiar la clasificación de los hongos nos referimos a algunas de las formas en que éstos influyen sobre otros organismos, entre ellos, los seres humanos. En esta sección estudiaremos estos impactos con mayor detalle.

Descomponedores

Los hongos están bien adaptados para descomponer las sustancias orgánicas, entre ellas, la celulosa y la lignina de las paredes de las células vegetales. Sin embargo, algunos hongos pueden consumir casi cualquier sustrato con carbono, incluidos el combustible y la pintura. Los hongos y las bacterias son los principales responsables de mantener en el ecosistema abastecido de los nutrientes inorgánicos necesarios para el crecimiento vegetal. Si no fuera por la acción de estos descomponedores, el carbono, el nitrógeno y otros elementos quedarían atrapados en las sustancias orgánicas y no volverían al suelo, y las plantas y los animales que se alimentan de estos elementos no podrían existir (véase cap. 54).

Simbiontes

Los hongos forman relaciones simbióticas con plantas, algas, cianobacterias y animales. Todas estas relaciones ejercen profundos efectos sobre la ecología.

Micorrizas

Las micorrizas son muy importantes en los ecosistemas naturales y en la agricultura. Como ya hemos mencionado, casi todas las plantas vasculares tienen micorrizas y dependen de los hongos asociados con ellas para adquirir los nutrientes esenciales. Es fácil demostrar el significado de las micorrizas si comparamos el crecimiento de las plantas que las poseen con el de las plantas que no las poseen (fig. 31-21). Los silvicultores inoculan hongos ectomicorrizógenos en las semillas de los pinos para promover un crecimiento vigoroso de los árboles.

Simbiosis entre hongos y animales

Algunos hongos prestan servicios digestivos a los animales, ayudando a descomponer sustancias vegetales del intestino del ganado vacuno y de otros mamíferos hervívoros. Muchas especies de hormigas y termitas "crían" hongos y se benefician con el poder digestivo de éstos. Estos insectos recorren los bosques tropicales en busca de hojas que llevan a sus nidos para alimentar a los hongos (fig. 31-22). Los hongos descomponen las hojas en una sustancia que los insectos pueden digerir. En algunas selvas tropicales, los hongos ayudaron a estos insectos a convertirse en los principales consumidores de hojas.

Durante más de 50 millones de años, la evolución de estos insectos granjeros y la de sus "cultivos" de hongos han estado estrechamente relacionadas. Los hongos se han vuelto tan dependientes que, en muchos casos, no pueden subsistir sin estos insectos.

Figura 31-21

Ina restigación ¿Tener micorrizas es beneficioso para una planta?

Experimento En el grupo experimental, los investigadores plantaron soja en un suelo tratado con fungicida (veneno que mata a los hongos) para prevenir la formación de micorrizas. Se plantó un grupo control de plantas de soja expuestas a la acción de hongos que formaron micorrizas en sus raíces.

RESULTADOS La planta de soja de la izquierda es típica del grupo experimental. Es probable que la detención del crecimiento que se observa se deba a una deficiencia de fósforo. La planta de la derecha, más alta y sana, es típica del grupo control que posee micorrizas.



CONCLUSIÓN Estos resultados indican que la presencia de micorrizas beneficia a la planta de soja y apoya la hipótesis de que las micorrizas aumentan la capacidad de la planta de captar fosfato y otros minerales necesarios.



▲ Fig. 31-22. Insectos criadores de hongos. Estas hormigas cortadoras de hojas dependen de los hongos para transformar las sustancias de las plantas en una sustancia que puedan digerir. A su vez, los hongos, dependen de los nutrientes de las hojas que las hormigas les traen.



(a) Liquen fruticuloso (en forma de matorral)



(b) Liquen folioso (en forma de hoja)



(c) Liquen costroso (en forma de costra)

Fig. 31-23. Diversidad en las formas de crecimiento de líquenes.

sa. Algunos compuestos de los hongos son tóxicos y evitan que los animales ingieran los líquenes.

Los hongos de muchos líquenes se reproducen sexualmente y forman ascocarpos o basidiocarpos. Las algas de los líquenes se reproducen de forma independiente del hongo por división celular asexual. Por ser "organismos duales" es frecuente también la reproducción asexual como unidad simbiótica, por fragmentación del liquen progenitor o por formación de soredios, que son pequeños acúmulos de hifas con algas incrustadas (fig. 31-24).

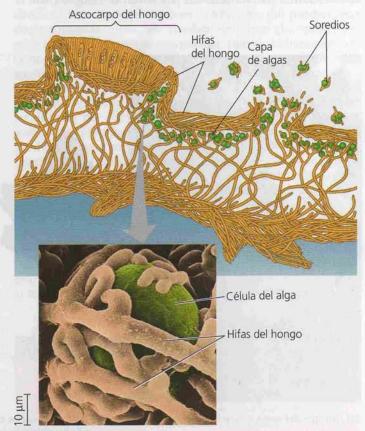
Los estudios filogenéticos del DNA de los líquenes han ayudado a comprender la evolución de esta simbiosis. Los estudios moleculares publicados en 2001 confirman la hipótesis de que el origen de todos los líquenes puede remitirse a tres asociaciones originales de un hongo y un organismo fotosintético simbionte. Los mismos estudios han indicado también que numerosos hongos de vida libre descienden de ancestros formadores de líquenes. Por ejemplo, se cree que el hongo *Penicillium*, un hongo de vida libre del

que se obtiene la penicilina desciende de un hongo de liquen.

Liquenes

Los líquenes son una asociación simbiótica de millones de microorganismos fotosintéticos contenidos en una masa de hifas de hongos. Forman una alfombra que cubre la superficie de rocas, troncos en putrefacción, árboles y tejados, en diversas formas, de matorrales, de hojas o de incrustaciones (fig. 31-23). Los organismos fotosintéticos asociados pueden ser algas unicelulares, algas verdes filamentosas o cianobacterias. El hongo generalmente es un ascomiceto, aunque se conocen varios líquenes con basidiomicetos. El hongo a menudo le confiere al liquen su forma y estructura, y la mayor parte de la masa de éste la constituyen las hifas. Las algas o las cianobacterias, normalmente ocupan la parte interna por debajo de la superficie del liquen (fig. 31-24). La unión del hongo y el alga o la cianobacteria es tan completa que se les da a los líquenes nombres científicos como si se tratara de un solo organismo. Se han descrito más de 13 500 especies, que constituyen una quinta parte de todos los hongos conocidos.

En la mayoría de los líquenes estudiados, cada organismo proporciona lo que el otro no puede obtener por sí mismo. Las algas proporcionan compuestos de carbono; las cianobacterias fijan también el nitrógeno (véase cap. 27) y proporcionan nitrógeno orgánico. Los hongos proporcionan a los organismos fotosintéticos asociados con ellos un ambiente adecuado para su crecimiento. La disposición física de las hifas permite el intercambio de gases, protege a los organismos fotosintéticos y retiene agua y minerales, la mayoría de los cuales se absorben del polvo del aire o de la lluvía. Los hongos secretan también ácidos, que ayudan a la captación de minerales. Los pigmentos de los hongos ayudan a proteger a las algas o a las cianobacterias de la luz solar inten-



▲ Fig. 31-24. Anatomía de un liquen de ascomiceto (MEB coloreadas).

Los líquenes colonizan las superficies de rocas y suelos recientemente despejadas, como en el caso de incendios forestales o erupciones volcánicas. Descomponen la superficie por penetración física y por acción química y atrapan la tierra arrastrada por el viento. Los líquenes fijadores de nitrógeno agregan también nitrógeno orgánico a algunos ecosistemas. Estos procesos permiten el crecimiento de una sucesión de plantas.

Pese a ser tan fuertes, algunos líquenes no soportan la contaminación ambiental. Debido a que captan los minerales de forma pasiva de la lluvia y del aire húmedo, son especialmente sensibles al dióxido de azufre y otros contaminantes del aire. La muerte de líquenes sensibles y el aumento del número de especies resistentes en una zona puede ser una primera señal de alerta del deterioro de la calidad del aire.

Patógenos

De las 100 000 especies de hongos conocidas, cerca del 30% viven como parásitos, la mayoría de ellas sobre o dentro de las plantas (fig. 31-25). Por ejemplo, Ophiostoma ulmi, el ascomiceto que produce la enfermedad del olmo holandés, ha modificado de forma drástica el paisaje del noreste de los Estados Unidos. Este hongo fue introducido de forma accidental en los Estados Unidos en troncos enviados desde Europa para ayudar a pagar las deudas de la Primera Guerra Mundial, y se transmite de un árbol a otro por medio del escarabajo de la corteza. Cryphonectria parasitica, otro ascomiceto, ha destruido cuatro mil millones de árboles de castaño originarios de América en el este de los Estados Unidos. Los hongos son también plagas graves para la agricultura. Cada año se pierde entre el 10 y el 50% de la cosecha de frutas del mundo debido al ataque de los hongos. Los cultivos de cereales sufren grandes pérdidas por acción de hongos como el

basidiomiceto Puccinia graminis, que causa la roya negra del trigo

Algunos hongos que atacan los cultivos de alimentos son tóxicos para el ser humano. Por ejemplo, ciertas especies de Aspergillus, un moho ascomiceto, contaminan los cereales y cacahuetes mal conservados secretando compuestos carcinogénicos denominados aflatoxinas. Otro ejemplo es el ascomiceto Claviceps purpurea (cornezuelo del centeno) que forma una estructura de color violeta sobre el centeno. Si se muele accidentalmente centeno contaminado y se consume la harina, las toxinas del cornezuelo pueden causar ergotismo, una enfermedad caracterizada por gangrena, espasmos nerviosos, sensación de quemadura, alucinaciones y demencia temporal. Alrededor del año 944 después de Cristo murieron más de 40 000 personas en Francia a causa de una epidemia de ergotismo. Uno de los compuestos aislados del cornezuelo es el ácido lisérgico, la matéria prima de la que se compone el alucinógeno LSD.

Los animales son mucho menos susceptibles a los hongos parásitos que las plantas. Se conocen solo unas 50 especies de hongos que parasitan al ser humano y a otros animales, pero este número relativamente pequeño de especies causa un importante daño. Las infecciones causadas por hongos se denominan micosis.

Entre las micosis cutáneas se encuentra la tiña, que se presenta como zonas rojas circulares sobre la piel. El ascomiceto causante de la tiña puede infectar casi cualquier superficie cutánea. El sitio afectado con mayor frecuencia son los pies, en donde produce un prurito intenso y ampollas conocidas como pie de atleta. Ésta y otras infecciones fúngicas son muy contagiosas y se pueden tratar con lociones y polvos fungicidas.

Las micosis sistémicas, en cambio, se diseminan por todo el cuerpo y suelen causar una enfermedad grave. Generalmente son



(a) Hongo del maíz sobre la mazorca

(b) Hongo causante de la mancha de asfalto sobre hojas de arce

(c) Cornezuelo del centeno

Fig. 31-25. Ejemplos de enfermedades fúngicas en las plantas.

producidas por esporas que penetran en el cuerpo por inhalación. La coccidioidomicosis es una micosis sistémica que produce síntomas similares a la tuberculosis en los pulmones. Es tan agresiva que se la considera actualmente un arma biológica potencial.

Algunas micosis son oportunistas y solo se producen debido a un cambio microbiológico, químico o inmunológico que permite el crecimiento descontrolado del hongo. Candida albicans, por ejemplo, es un habitante normal del epitelio húmedo, como el de la vagina. En ciertas circunstancias, este hongo puede crecer rápidamente y volverse patógeno, para producir una infección micótica". En las últimas décadas ha aumentado la frecuencia de muchas otras infecciones oportunistas en el ser humano, en parte, debido al SIDA que compromete el sistema nomunitario.

En los últimos años, los supuestos peligros del moho negro (un ascomiceto denominado *Stachybotrys chartarum*) ha sido tema de articulos sensacionalistas. El moho negro crece en construcciones húmedas y, según algunos estudios, se considera causante de una gran variedad de enfermedades. A causa de esto, "edificios enfermos" enteros han sido abandonados. Sin embargo, no existen evidencias claras que vinculen la presencia de *S. chartarum* con estas enfermedades. Muchos de los síntomas que se atribuyen al moho negro pueden ser causados por otros factores, como bacterias, sustancias químicas artificiales y otros hongos.

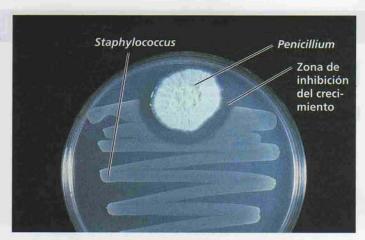
Usos prácticos de los hongos

Pese a los peligros que representan los hongos, no debemos perder de vista los inmensos beneficios que obtenemos de estos extraordinarios organismos eucariontes. Dependemos de sus servicios ecológicos como descomponedores y recicladores de sustancias orgánicas. Sin las micorrizas, nuestra agricultura sería mucho menos productiva.

Las setas son un alimento popular, pero no son los únicos hongos que ingerimos. Los sabores distintivos de ciertos tipos de quesos, entre ellos, el queso Roquefort y el queso azul, provienen de los hongos que se utilizan para su maduración. La industria de bebidas sin alcohol utiliza una especie de *Aspergillus* para la fabricación de ácido cítrico para las bebidas de cola. Las colmenillas y trufas, que son los cuerpos fructíferos comestibles de diversos ascomicetos, son altamente apreciadas por sus complejos sabores (figs. 31-16 b y c). Medio kilo de estos hongos puede venderse por varios cientos de dólares. Las trufas liberan un olor fuerte que atrae a mamíferos e insectos, que se alimentan de ellos y dispersan sus esporas. En algunos casos, el olor simula a los olores de atracción sexual de algunos mamíferos.

Desde hace miles de años, los seres humanos utilizan las levaduras para producir bebidas alcohólicas y para que leude el pan. En condiciones anaeróbicas, las levaduras fermentan los azúcares para producir alcohol y CO₂, que leuda la masa. Hace relativamente poco tiempo, las levaduras se han separado en cultivos puros para ser utilizadas de forma más controlada. La levadura Saccharomyces cerevisiae es el más importante de los hongos cultivados (fig. 31-7). Existen distintas cepas de esta levadura que se utilizan en panadería o para fabricar cerveza.

Muchos hongos también tienen importancia en medicina. Por ejemplo, un compuesto obtenido del cornezuelo del centeno se utiliza para disminuir la presión arterial alta y detener la hemorragia materna después del parto. Algunos hongos producen antibióticos que son esenciales para el tratamiento de infecciones bacterianas. De hecho, el primer antibiótico descubierto fue la penicilina, obtenida a partir del moho ascomiceto *Penicillium* (fig. 31-26).



▲ Fig. 31-26. Producción fúngica de un antibiótico. El moho Penicillium produce un antibiótico que inhibe el crecimiento de la bacteria Staphylococcus, y se forma una zona libre entre el moho y la bacteria.

Los hongos son importantes también en las investigaciones de biología molecular y biotecnología. Los investigadores utilizan Saccharomyces para estudiar la genética molecular de los eucariontes, pues sus células son fáciles de cultivar y manipular (véase cap. 19). Los científicos están obteniendo información acerca de los genes que participan en enfermedades humanas, como la enfermedad de Parkinson y la enfermedad de Huntington mediante el estudio de las interacciones de genes homólogos en Saccharomyces.

Los hongos genéticamente modificados son muy prometedores. Si bien las bacterias como Escherichia coli pueden producir proteínas útiles, no pueden sintetizar glucoproteínas, pues carecen de enzimas que puedan unir los hidratos de carbono a las proteínas. Los hongos, en cambio, poseen estas enzimas. En 2003, los científicos lograron producir por ingeniería genética una cepa de S. cerevisiae que produce glucoproteínas humanas, como la insulina. Estas glucoproteínas producidas por los hongos podrían utilizarse para el tratamiento de enfermedades en las que la persona no es capaz de producir estos compuestos. Mientras tanto, otros investigadores están trabajando en la obtención de la secuencia del genoma de Phanerochaete chrysosporium, un basidiomiceto que digiere la madera, conocido también como el hongo de la putrefacción blanca. Con esto esperan poder descifrar las vías metabólicas por las cuales el hongo de la putrefacción blanca descompone la madera, con el objetivo de utilizar estas vías para producir pulpa de papel.

Hemos terminado nuestra descripción del reino de los hongos, y en los próximos capítulos de esta unidad nos dedicaremos al reino animal, al que pertenecemos los seres humanos.

Evaluación de conceptos

- ¿Cuáles son algunos de los beneficios que pueden obtener las algas de su relación con los hongos en los líquenes?
- 2. ¿Cuáles son las características de los hongos patógenos que les permiten transmitirse de forma eficaz?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

× 4

Revisión del capítulo 31

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 31-1

Los hongos son organismos heterótrofos que se alimentan por absorción

- Nutrición y formas de vida de los hongos (pp. 608, 609). Todos los hongos son heterótrofos (incluso los descomponedores y los simbiontes) y adquieren su alimento por absorción. Secretan enzimas que degradan moléculas complejas de los alimentos en moléculas más pequeñas que pueden ser absorbidas.
- Estructura del cuerpo del hongo (pp. 609, 610). Los hongos están formados por un micelio, es decir, redes de hifas ramificadas adaptadas para la absorción. La mayoría de los hongos tienen paredes celulares de quitina. En algunos hongos, las hifas están divididas en células por tabiques con poros que permiten el paso de sustancias de una a otra célula. Los hongos cenocíticos carecen de tabiques. Los hongos micorrizógenos tienen una relación simbiótica con los vegetales.



Los hongos producen esporas mediante ciclos vitales sexuales o asexuales

- Reproducción sexual (pp. 610, 611). El ciclo sexual implica la fusión citoplasmática (plasmogamia) y la fusión nuclear (cariogamia), con un estadio hetocarionte intermedio en el que las células tienen núcleos haploides de ambos progenitores. Después de la cariogamia se forma una fase diploide breve, seguida de una división meiótica en la que se producen esporas haploides.
- ▶ Reproducción asexual (pp. 611, 612). Los mohos son hongos de crecimiento rápido que se reproducen de forma asexual. Las levaduras son hongos unicelulares adaptados a la vida en medios líquidos, como la savia vegetal. Los hongos que no poseen ningún estadio sexual conocido se denominan deuteromicetos, aunque los micólogos están utilizando técnicas genéticas para asignar muchos de estos hongos a distintos filos.

Concepto 31-3

Los hongos descienden de un protista unicelular flagelado y acuático

- El origen de los hongos (p. 612). Los datos de estudios moleculares apoyan la hipótesis de que los hongos y los animales divergieron a partir de un antecesor común unicelular flagelado.
- El desplazamiento a la tierra (p. 612). Los hongos fueron unos de los primeros organismos que colonizaron la tierra, probablemente como simbiontes con plantas terrestres primitivas.

Concepto 314

Existen diversos linajes de hongos

- En el cuadro 31-1, ubicado en la columna siguiente, se resumen los filos de los hongos y algunas de sus características distintivas.
- Quitridios (p. 613). Los quitridios son hongos saprobios o parásitos que se encuentran en el agua dulce y en hábitats terrestres. Son los únicos hongos que producen esporas flageladas.
- Zigomicetos (pp. 613-615). Los zigomicetos, como el moho negro del pan, se denominan así por la presencia de zigosporangios

Cuadro 31-1. Revisión de los filos de hongos			
Filo	Característica distintiva		
Chytridiomycota (quitridios)	Esporas móviles que poseen flagelos		
Zygomycota	Estadio sexual con zigosporangio resistente	10/	
Glomeromycota	Micorrizas arbusculares	R	
Ascomycota (hongos con bolsa)	Esporas sexuales internas en bolsas llamadas ascos		
Basidiomycota (hongos en forma de maza)	Cuerpos fructíferos elaborados llamados basidiocarpos	9	

sexuales, que son estructuras heterocariontes capaces de subsistir en condiciones desfavorables. En la actualidad se cree que los parásitos unicelulares denominados microsporidios son zigomicetos.

- Glomeromicetos (p. 615). La gran mayoría de las plantas tienen relaciones simbióticas con los glomeromicetos en forma de micorrizas arbusculares.
- Ascomicetos (pp. 616, 617). Los ascomicetos (hongos con sacos) se reproducen de forma asexual y producen un gran número de esporas asexuales denominadas conidios. La reproducción sexual implica la formación de esporas en sacos o ascos en los extremos de las hifas dicarióticas, que, por lo general, se encuentran en cuerpos fructíferos denominados ascocarpos.
- ▶ Basidiomicetos (pp. 618, 619). Los micelios de los basidiomicetos (hongos en forma de maza) son importantes descomponedores de la madera que pueden crecer durante años en el estadio heterocarionte. Durante la reproducción sexual se forman cuerpos fructíferos llamados basidiocarpos, que producen esporas en los basidios en forma de maza ubicados en los extremos de las hifas dicariontes.

Concepto 31-5

Los hongos ejercen un fuerte impacto sobre los ecosistemas y sobre el bienestar humano

- Descomponedores (p. 620). Los hongos son responsables del reciclado esencial de sustancias químicas entre los seres vivos y el mundo inanimado.
- Simbiontes (pp. 620, 622). Las micorrizas aumentan la productividad de las plantas. Los hongos permiten a los animales, como el ganado vacuno, las hormigas y las termitas, digerir los tejidos vegetales. Los líquenes son asociaciones simbióticas muy integradas de hongos y algas o cianobacterias.

- Patógenos (pp. 622, 623). Cerca del 30% de todas las especies de hongos son parásitos, principalmente de las plantas. Algunos hongos también causan enfermedades en el ser humano.
- Usos prácticos de los hongos (p. 623). Los seres humanos utilizan muchos hongos como alimento y otros para la preparación de quesos, bebidas alcohólicas y pan. Los antibióticos producidos por los hongos se utilizan para el tratamiento de infecciones bacterianas. La investigación genética sobre los hongos tiene aplicaciones en biotecnología.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes características es común a todos los hongos?
 - a. Simbióticos.
- d. Patógenos.
- b. Heterótrofos.
- C. L.
- . Flerel J.
- e. Saprobios.
- c. Flagelados.
- 2. Qué característica de los quitridios sustenta la hipótesis de que son los hongos más primitivos?
 - a. Ausencia de quitina en la pared celular.
 - b. Hifas cenocíticas.
 - c. Esporas flageladas.
 - d. Formación de zigosporangios resistentes.
 - e. Forma de vida parasitaria.
- 3. ¿Cuál de las siguientes células o estructuras se asocian con la reproducción asexual en los hongos?
 - a. Ascosporas.
- d. Zigosporangios.
- b. Basidiosporas.
- e. Ascocarpos.
- c. Conidiosporas.
- 4. ¿Cuál de los siguientes es un ejemplo de un patógeño oportunista que produce una micosis?
 - a. Claviceps purpurea, que produce cornezuelo del centeno y puede producir síntomas graves en el ser humano si se muele con la harina.
 - b. Ophiostoma ulmi, que produce la enfermedad del olmo holandés.
 - c. Los ascomicetos que producen tiña.
 - d. Candida albicans, que produce infecciones micóticas vaginales.
 - e. Penicillium, que se cultiva para producir antibióticos.
- 5. La ventaja adaptativa asociada con la naturaleza filamentosa del micelio de los hongos se relaciona sobre todo con
 - a. La capacidad de formar haustorios y parasitar a otros organismos.
 - b. Evitar la reproducción sexual hasta que el ambiente cambia.
 - c. La posibilidad de habitar casi cualquier hábitat terrestre.
 - d. Una mayor probabilidad de contacto entre distintos tipos de apareamiento.
 - e. Una superficie extensa apropiada para la nutrición por absorción.
- Los esporangios ubicados en los extremos de las hifas que producen esporas asexuales son característicos de los
 - a. Ascomicetos.
- d. Zigomicetos.
- b. Basidiomicetos.
- e. Liquenes.
- c. Hongos en forma de maza.
- 7. Los basidiomicetos se diferencian de otros hongos en que
 - a. No se les conoce un estadio sexual.
 - b. Tienen micelios dicariontes de vida prolongada.
 - c. Producen esporangios resistentes que son heterocariontes al comienzo, antes de que se produzca la cariogamia y la meiosis.

- d. tienen miembros que son simbiontes con las algas en los líquenes.
- e. forman ocho esporas que se alinean en un saco según el orden en que se forman en la meiosis.
- 8. ¿Cuál de las siguientes es la mejor descripción de un moho?
 - a. Un deuteromiceto sin estadio sexual conocido.
 - b. Un micelio cenocítico de crecimiento rápido.
 - c. Una micorriza que envuelve las raíces de las plantas y se reproduce sin formar esporas.
 - d. Un hongo unicelular que crece con rapidez en hábitats húmedos.
 - e. Los micelios de crecimiento rápido de cualquier hongo con reproducción asexual.
- 9. El simbionte fotosintético de un líquen por lo general es un(a)
 - a. Musgo.
- d. Ascomiceto.
- b. Alga verde.
- e. Planta vascular pequeña.
- c. Alga marrón.
- Es probable que los organismos más emparentados con los hongos sean
 - a. Animales.
- d. Algas marrones.
- b. Plantas vasculares.
- e. Mohos mucilaginosos.
- c. Musgos.

Véanse las respuestas en el apéndice A.

Interrelación evolutiva

Se cree que la simbiosis entre un hongo y un alga que forma el liquen ha evolucionado varias veces de forma independiente en distintos grupos de hongos. Sin embargo, los líquenes se clasifican en tres formas de crecimiento bien definido (fig. 31-23). ¿Qué investigación podría usted llevar a cabo para probar las siguientes hipótesis? Hipótesis 1: los líquenes costrosos, foliosos y fruticulosos representan cada uno un grupo monofilético. Hipótesis 2: cada forma de crecimiento del liquen representa una evolución convergente de hongos de distinta taxonomía.

Problemas científicos

Los líquenes comienzan a colonizar las superficies de las lápidas, como se ve en esta fotografía, en cuanto son colocadas, y continúan creciendo durante décadas o siglos. Explique cómo podría calcular la velocidad de crecimiento de una especie de liquen en particular basándose en los datos recogidos en un cementerio antiguo.



Ciencia, tecnología y sociedad

Los castaños americanos ocupaban más del 25% de los bosques de madera dura del este de los Estados Unidos. Estos árboles fueron destruidos por un hongo que se introdujo en forma accidental con castaños importados de Asia que no son afectados. Recientemente, un hongo destruyó gran número de árboles de cornejo; según algunos expertos, el parásito se introdujo de forma accidental desde otro lugar. ¿Por qué las plantas son especialmente vulnerables a los hongos importados desde otras regiones? ¿Qué tipo de actividades humanas podrían contribuir a la diseminación de enfermedades en las plantas? ¿Cree usted que en el futuro es más o menos probable que se introduzcan patógenos de vegetales como la plaga del castaño? ¿Por qué?

Introducción a la diversidad animal



▲ Figura 32-1. Vista submarina de la diversidad animal en un arrecife de coral y su alrededor.

Conceptos clave

- 32-1 Los animales son eucariontes heterótrofos, multicelulares con tejidos que se desarrollan a partir de capas embrionarias
- 32-2 La historia de los animales puede abarcar más de mil millones de años
- 32-3 Los animales pueden caracterizarse en función de los "planes corporales"
- 32-4 Las hipótesis avanzadas coinciden en las principales características del árbol filogenético animal

Panorama general

Bienvenido a su reino

on la lectura de los últimos capítulos, usted puede haberse sentido un poco extraño entre algunos organismos desconocidos, como los hongos mucilaginosos, helechos en cepillo y ascomicetos. Probablemente, se sienta más a gusto con el tema de este capítulo, el reino animal, que por supuesto lo incluye a usted. Pero, como sugiere la **figura 32-1**, la diversidad animal se extiende más allá de los seres humanos e incluso de perros, gatos, aves y otros animales que normalmente encontramos. Los biólogos han identificado 1 300 000 especies vivas de animales, pero los cálculos de la cantidad total de especies animales son muy superiores, desde 10-20 millones hasta 100-200 millones. Esta amplia diversidad comprende un espectro espectacular de variación morfológica, desde los corales hasta las cucarachas y los cocodrilos.

En este capítulo nos embarcamos en un recorrido por el reino animal, que continuará en los dos capítulos siguientes. Consideraremos las características que comparten todos los animales, así como aquellas que distinguen a varios grupos taxonómicos. Esta información es esencial para comprender por qué la filogenia animal es, en la actualidad, uno de los campos más excitantes y activos en cuanto a investigación biológica y debate, como leerá más adelante en el capítulo.

Concepto 32-1

Los animales son eucariontes heterótrofos, multicelulares con tejidos que se desarrollan a partir de capas embrionarias

La elaboración de una buena definición de un animal no es fácil, ya que hay excepciones para casi todos los criterios de la diferenciación de los animales de otras formas de vida. Sin embargo, varias características de los animales, en conjunto, definen el grupo suficientemente para nuestro análisis.

Modalidad nutricional

Los animales se diferencian de las plantas y de los hongos por su forma de alimentación. Recuerde que las plantas son eucariontes autótrofos capaces de generar moléculas orgánicas a través de la fotosíntesis; los hongos son heterótrofos que crecen sobre su alimento o cerca de él, y liberan exoenzimas que digieren el alimento fuera de sus organismos. A diferencia de las plantas, los animales no pueden elaborar todas sus moléculas orgánicas y, por lo tanto, en la mayoría de los casos los ingieren mediante el consumo de otros organismos vivos o mediante la incorporación de materia orgánica no viva. Pero, a diferencia de los hongos, la mayoría de los animales utiliza enzimas para la digestión de su alimento solo después de haberlo ingerido.

Estructura y especialización celular

Los animales son eucariontes y, al igual que las plantas y los hongos (pero a diferencia de la mayoría de los protistas), son multicelulares. Sin embargo, a diferencia de las plantas y los hongos, los animales carecen del soporte estructural de las paredes celulares. En su lugar, los cuerpos de los animales se mantienen unidos mediante proteínas estructurales, siendo el colágeno la más abundante (véase fig. 6-29). Además del colágeno, que se

encuentra, principalmente, en las matrices extracelulares, los animales poseen tres tipos únicos de uniones intercelulares -uniones estrechas, desmosomas y uniones comunicantes- que constan de

otras proteínas estructurales (véase fig. 6-31).

Entre las células animales hay dos formas especializadas que · no se encuentran en otros organismos multicelulares: células musculares y nerviosas. En la mayoría de los animales, estas células especializadas están organizadas en el tejido muscular y nervio-50, respectivamente, y son responsables del movimiento y de la conducción de impulsos.

Reproducción y desarrollo

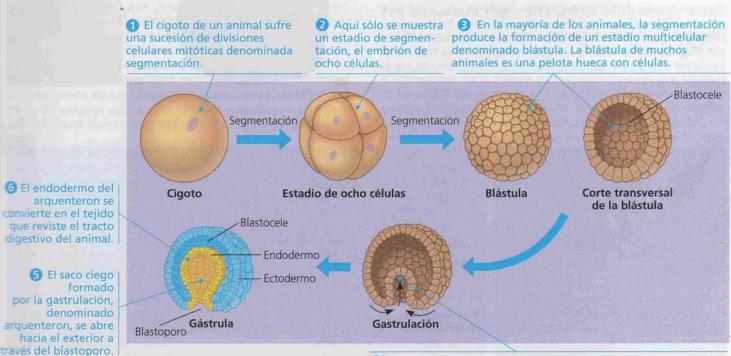
La mayoría de los animales se reproduce sexualmente, y, generalmente, el estadio diploide domina el ciclo vital. En la mayoría de las especies, el espermatozoide flagelado y pequeño fertiliza al óvulo, inmóvil y de mayor tamaño, formando un cigoto diploide El cigoto, posteriormente, sufre la segmentación, una sucesión de divisiones celulares mitóticas sin crecimiento celular entre los ciclos de división. Durante el desarrollo de la mayoría de los animales, la segmentación conduce a la formación del estadio multicelular denominado blástula que, en muchos animales, adquiere la forma de una pelota hueca (fig. 32-2). Al estadio de blastula le sigue el proceso de gastrulación, en el que se producen las capas de tejidos embrionarios que se convertirán en partes del organismo adulto. El estadio de desarrollo resultante se denomina gástrula.

Algunos animales se desarrollan directamente mediante estadios transitorios de maduración en adultos, pero los ciclos vitales de muchos animales también incluyen al menos un estadio larvario. La larva es una forma sexualmente inmadura de un animal que es morfológicamente distinto del estadio adulto, gene-

ralmente come distintos alimentos e incluso, puede tener un hábitat diferente al del adulto, como en el caso del renacuajo acuático que es la larva de la rana terrestre. Las larvas del animal finalmente experimentan la metamorfosis, una activación del desarrollo que transforma al animal en adulto.

A pesar de la extraordinaria diversidad de morfología exhibida por los animales adultos, la red genética subyacente que controla el desarrollo del animal está relativamente conservada. Todos los eucariontes tienen genes que regulan la expresión de otros genes, y muchos de estos genes reguladores contienen "módulos" comunes de secuencias de DNA denominadas cajas homeóticas (véase cap. 21). Los animales comparten una familia de genes que contienen una caja homeótica única; denominados genes Hox, lo que indica que esta familia de genes evolucionó en la estirpe eucarionte que originó a los animales. Los genes Hox desempeñan papeles importantes en el desarrollo de los embriones animales, controlando la expresión de docenas o incluso de cientos de otros genes. Los genes Hox pueden, por lo tanto, controlar la división y diferenciación celular, produciendo diferentes características morfológicas de

Las esponjas, que constituyen la estirpe de animales existentes (vivos) más sencilla, poseen genes Hox que regulan la formación de canales de agua en la pared del organismo, la principal característica de la morfología de la esponja (véase cap. 33). En animales más complejos, la familia de genes Hox experimentó otras duplicaciones, produciendo un "conjunto de herramientas" más versátil para la regulación del desarrollo. En los bilaterios (una agrupación que incluye vertebrados, insectos y otros animales), los genes Hox regulan el patrón del eje anteroposterior, como también otros aspectos del desarrollo. La misma red genética conservada gobierna el desarrollo de la mosca y del ser



los animales.

▲ Figura 32-2. Desarrollo embrionario precoz de los animales.

 La mayoría de los animales también experimentan la gastrulación, una reorganización del embrión en la que un extremo del embrión se invagina, se expande y finalmente llena el blastocele, produciendo capas de tejidos embrionarios: el ectodermo (capa

humano, a pesar de sus diferencias obvias y cientos de millones de años de evolución divergente.

22

- Tanto las plantas como los animales son eucariontes multicelulares. Identifique cuatro características diferentes entre plantas y animales.
- 2. Diversos animales que comprenden desde el saltamontes a las almejas y el ser humano comparten los mismos patrones complejos de desarrollo temprano, como la formación de una blástula y una gástrula. ¿Qué implica esta observación sobre el momento en que se originaron estos procesos en la evolución animal?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 32-2

Evaluación de conceptos

La historia de los animales puede abarcar más de mil millones de años

El reino animal incluye no solo la gran diversidad de especies vivas, sino también la mayor diversidad de las extinguidas (algunos paleontólogos estiman que el 99% de las especies animales está extinguido). Varios estudios indican que la diversificación animal comenzó hace más de mil millones de años. Por ejemplo, algunos cálculos basados en los relojes moleculares estiman que los ancestros de los animales divergieron de los ancestros de los hongos hace 1 500 millones de años. Estudios similares sobre el ancestro común de los animales vivos sugieren que vivió hace entre 1 200 millones y 800 millones de años. Este ancestro común podría haber sido parecido a los coanoflagelados modernos (fig. 32-3), protistas que son los parientes vivos más cercanos a los animales y, probablemente, fue un protista flagelado colonial (fig. 32-4).

En esta sección examinaremos la evidencia fósil de la evolución animal a lo largo de cuatro eras geológicas.

Era neoproterozoica (hace 1 000 millones a 542 millones de años)

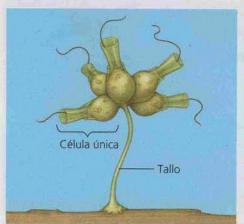
A pesar de la información molecular que indica un origen más anterior de los animales, los primeros fósiles aceptados de animales tienen solo 575 millones de años. Estos fósiles son conocidos en conjunto como la **fauna de Ediacara**, denominada así por las colinas de Ediacara en Australia, donde fueron descubiertos **(fig. 32-5)**. Desde entonces, se han descubierto fósiles similares en otros continentes. Algunos estarían relacionados con cnidarios vivos, como los corales (véase cap. 33). Otros fósiles pueden representar moluscos de cuerpo suave y números túneles y rastros fosilizados indican la presencia de varios tipos de gusanos.

Además de estos fósiles macroscópicos, las rocas neoproterozoicas también revelaron indicios microscópicos de los primeros animales. Como usted estudió en el capítulo 26, los embriones

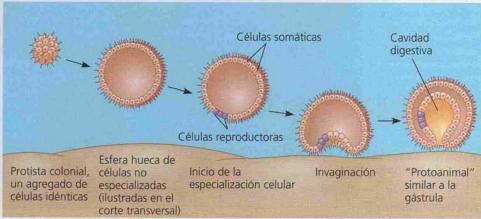
▼ Figura 32-5. Fósiles de Ediacaran. Los fósiles, que datan de hace 575 millones de años, comprenden animales, (a) con formas radiales, simples y (b) con varios segmentos corporales y patas.







▲ Figura 32-3. Colonia de coanoflagelados. La colonia tiene una altura de aproximadamente 0,02 mm.



▲ Figura 32-4. Una hipótesis sobre el origen de los animales a partir de un protista flagelado (las flechas simbolizan el momento evolutivo).

de 570 millones de años descubiertos en China exhiben claramente la organización estructural básica de los embriones animales actuales, si bien los paleontólogos todavía no están seguros respecto a qué clado animal representan. Aunque, probablemente, se descubrirán fósiles más antiguos en el futuro, el registro de fósiles como se conoce actualmente sugiere firmemente que el final de la era neoproterozoica fue un período de aumento de la diversidad animal.

Era paleozoica (hace 542 a 251 millones de años)

La diversificación animal parece haberse acelerado notablemente a principios del período cámbrico de la era paleozoica, entre 542 y 525 millones de años atrás, un fenómeno a menudo denominado como explosión cámbrica. En los estratos formados antes de la explosión cámbrica, solo puede reconocerse un pequeño grupo de filos animales. Pero en los estratos de hace 542 a 525 millones de años, los paleontólogos encontraron los fósiles más antiguos de, aproximadamente, la mitad de los filos existentes. Muchos de estos fósiles característicos—que comprenden a los primeros animales con esqueletos mineralizados duros— son bastante diferentes de la mayoría de los animales vivos (fig. 32-6). Pero, en su mayoría, los paleontólogos establecieron que estos diversos fósiles cámbricos son miembros de filos animales extintos o, al menos, parientes cercanos.

Existen varias hipótesis actuales sobre la causa de la explosión cámbrica. Algunas evidencias sugieren que las nuevas relaciones entre depredador y presa que surgieron en el período cámbrico generaron diversidad por selección natural. Los depredadores adquirieron adaptaciones, como nuevas formas de locomoción, que facilitaron la caza de las presas mientras que las presas adquirieron nuevas defensas, como caparazones protectores. Otras hipótesis se centran en la elevación del oxígeno atmosférico que precedió a la explosión cámbrica. Con más oxígeno disponible surgió una oportunidad para animales con mayores tasas metabólicas y mayor tamaño corporal. Una tercera hipótesis sostiene que la evolución del complejo del gen Hox proporcionó flexibilidad en el desarrollo que condujo a variaciones en la morfología. Sin embargo, estas hipótesis no son mutuamente excluyentes; las relaciones entre depredador y presa, los cambios atmosféricos y la flexibilidad en el desarrollo pueden haber desempeñado algún papel.

Al período cámbrico le siguieron los períodos ordovícico, silúrico y devónico, en que la diversidad animal continuó aumentando, aunque con episodios de extinciones importantes. Los vertebrados (peces) surgieron como los principales depredadores de la red alimentaria marina. Hace casi 460 millones de años, las "innovaciones" que surgieron durante el período cámbrico produjeron un impacto en la tierra. Los artrópodos comenzaron a adaptarse a los hábitats terrestres, según indica la aparición de los milpiés y ciempiés. Las agallas de los helechos –cavidades alargadas formadas por los helechos estimulados por los insectos, que a su vez, obtienen protección– datan de hace, al menos, 302 millones de años, lo que indica que ya en aquella época los insectos y las plantas influteron en su evolución mutua.

Los vertebrados hicieron la transición a la tierra hace 360 millones de años y se diversificaron en numerosas estirpes terrestres. Dos de ellas sobreviven actualmente: los anfibios (como las ranas y las salamandras) y los amniotas (como rep-



▲ Figura 32-6. Paisaje marino cámbrico. Esta reconstrucción artística retrata una serie de organismos representados en fósiles del Burgess Shale en Columbia Británica, Canadá. Los animales son *Pikaia* (cordado similar a una anguila nadadora), *Hallucigenia* (animal con púas similares a escarbadientes en el suelo marino), *Anomalocaris* (animal de gran tamaño con garras curvas) y *Marella* (artrópodo nadador, a la izquierda).

tiles y mamíferos). En el capítulo 34 exploraremos con mayor detalle estos grupos conocidos en conjunto como tetrápodos.

Era mesozoica (hace 251 a 65,5 millones de años)

Durante la era mesozoica surgieron pocos planes corporales fundamentalmente nuevos entre los animales. Pero los filos animales que evolucionaron durante la era paleozoica comenzaron a diseminarse hacia nuevos nichos ecológicos. En los océanos se formaron los primeros arrecifes de coral, proporcionando nuevos hábitats marinos a otros animales. Algunos reptiles volvieron al agua y tuvieron éxito como grandes depredadores acuáticos. En tierra, la modificación del plan corporal tetrápodo incluyó alas y otros elementos de vuelo en pterosaurios y aves. Surgieron dinosaurios grandes, tanto depredadores como herbívoros. Al mismo tiempo, los primeros mamíferos—diminutos consumidores de insectos nocturnos— aparecieron en escena.

Era cenozoica (desde hace 65,5 millones de años atrás hasta el presente)

Como usted estudió en el capítulo 30, los insectos y las plantas con flores sufrieron una diversificación considerable durante la era cenozoica. Al comienzo de esta era se produjeron extinciones de animales terrestres y marinos. Los grupos de especies que desaparecieron fueron los grandes dinosaurios no voladores y los reptiles marinos. El registro de fósiles del principio de la era cenozoica documenta el surgimiento de mamíferos herbívoros y carnívoros grandes, a medida que éstos comenzaron a explorar los nichos ecológicos desocupados. El clima global gradualmen-

te se enfrió a lo largo de la era, desencadenando cambios importantes en muchas estirpes animales. Entre los primates, por ejemplo, algunas especies en África se adaptaron a las selvas y sabanas abiertas, que sustituyeron a los bosques densos. Los ancestros de nuestra propia especie estuvieron entre aquellos simios de las praderas.

Evaluación de conceptos 32-2

- Coloque los siguientes hitos de la evolución animal en orden cronológico desde el menos reciente al más reciente: a) origen de los mamíferos, b) primera evidencia de artrópodos terrestres, c) fauna de Ediacaran: d) extinción de grandes dinosaurios no voladores.
- Explique cómo la dispersión cámbrica relativamente rápida de los filos animales pudo haber sido producto de causas externas e internas de los organismos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 32-3

Los animales pueden caracterizarse en función de los "planes corporales"

Una forma en que los zoólogos tipifican la diversidad de los animales es en función de las características generales de morfología y desarrollo. Un grupo de especies animales que comparten el mismo nivel de complejidad organizativa se conoce como grado. Los grados, es importante recordarlo, no son necesariamente equivalentes a clados. Considere el caso de las babosas: una clase de animales denominados gastrópodos comprende muchas especies que carecen de concha y se llaman babosas, junto con muchas especies con caparazón como los caracoles. Usted puede haberse encontrado con babosas terrestres en un jardín; muchas otras especies de estos animales viven en hábitats acuáticos. Pero no todas estas especies descienden de un ancestro común y, por lo tanto, no forman un clado monofilético (véase fig. 25-10). Más bien, los estudios filogenéticos revelan que varias especies de gastrópodos perdieron su caparazón independientemente y se convirtieron en "babosas". El grado babosa, en otras palabras, es polifilético.

El grupo de rasgos morfológicos y de desarrollo que definen un grado, generalmente está integrado en un todo funcional denominado **plan corporal**. Exploremos algunas de las características principales de los planes corporales animales.

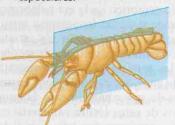
Simetría

Los animales pueden clasificarse de acuerdo a la simetría de sus cuerpos (o la ausencia de ésta). La mayoría de las esponjas, por ejemplo, carece de simetría. Entre los animales que tienen cuerpos simétricos, la simetría puede adquirir diferentes formas. Algunos animales presentan simetría radial, que es la forma que se encuentra en una maceta (fig. 32-7a). Las anémonas marinas,





(a) Simetría radial. Las partes de un animal radial, como la anémona de mar (filo Cnidaria), se irradiar desde el centro. Cualquier corte imaginario a través del eje central divide al animal en imágenes especulares.





(b) Simetría corporal. El animal bilateral, como la langosta (filo Arthropoda), tiene un lado izquierdo y otro derecho. Solo un corte imaginario divide al animal en mitades especulares.

▲ Figura 32-7. Simetría corporal. La maceta y la pala se incluyen para ayudarle a recordar la diferencia entre radial y bilateral.

por ejemplo, tienen un extremo superior (oral, o boca) y un extremo inferior (aboral), pero carecen de cabeza o parte posterior, y de lado izquierdo y derecho.

La simetría de dos lados que se observa en la pala es un ejemplo de simetría bilateral (fig. 32-7b). El animal bilateral tiene un lado dorsal (superficie superior) y uno ventral (superficie inferior), así como un lado derecho y uno izquierdo, y un extremo anterior (cabeza) con una boca y un extremo posterior (cola). Muchos animales con un plan corporal bilateralmente simétrico (como los artrópodos y mamíferos) cuentan con un elemento sensorial concentrado en el extremo anterior, junto con un sistema nervioso central ("cerebro") en la cabeza, una tendencia evolutiva conocida como cefalización (del griego kephale, cabeza).

La simetría de un animal, generalmente, se ajusta a su estilo de vida. Muchos animales radiales son sésiles (viven unidos a un sustrato) o planctónicos (que flotan o nadan lentamente, como las medusas). Su simetría los equipa para enfrentarse al ambiente igualmente bien desde todos los lados. En contraste, los animales bilaterales generalmente se mueven de forma más activa de un sitio a otro. Su sistema nervioso central les permite coordinar movimientos complejos que participan en acciones de arrastre, excavación, vuelo o nado. Estos dos tipos distintos de simetría, fundamentalmente diferentes, probablemente surgieron en una fase temprana de la historia de la vida del animal (véase fig. 32-5).

Tejidos

Los planes corporales animales también varían en función de la organización de los tejidos animales. Los tejidos verda-

deros son conjuntos de células especializadas aisladas de otros tejidos por capas membranosas. Las esponjas carecen de tejidos verdaderos. En los demás animales, el embrión adquiere las capas mediante el proceso de gastrulación, como ya leyó en este capítulo (véase fig. 32-2). A medida que el desarrollo progresa, las capas concéntricas, denominadas capas germinales, forman los diversos tejidos y órganos del cuerpo. El ectodermo, la capa germinal que recubre la superficie del embrión, da origen a la cubierta externa del animal y, en algunos filos, al sistema nervioso central. El endodermo, la capa germinal más profunda, recubre al tubo digestivo en desarrollo, o arquenteron, y da origen al revestimiento del tracto digestivo y órganos derivados como el hígado, y los pulmones de los vertebrados.

Los animales que solo tienen estas dos capas germinales se denominan diblásticos. Los diblásticos comprenden a los animales denominados cnidarios (por ejemplo, medusas y corales, a los ctenóforos (véase cap. 33). Otros animales poseen una tercera capa germinal, denominada mesodermo, entre el ectodermo y el endodermo. Estos animales son triblásticos (tienen tres capas germinales). En los triblásticos, el mesodermo forma los músculos y otros órganos entre el tubo digestivo y la cubierta externa del animal. Los triblásticos comprenden a todos los animales bilateralmente simétricos, que varían desde los platelmintos a artrópodos a los vertebrados (si bien algunos diploblastos realmente tienen una tercera capa germinal, no está tan bien desarrollada como el mesodermo de los animales considerados triblásticos).

Cavidades corporales

Algunos animales triblásticos poseen una cavidad corporal, un espacio con líquido que separa al aparato digestivo de la pared corporal externa. Esta cavidad corporal también es conocida como celoma (del griego koilos, hueco). El denominado celoma "verdadero" se forma a partir del tejido derivado del mesodermo. Las capas interna y externa del tejido que rodea la cavidad se conectan dorsalmente y ventralmente y forman estructuras denominadas mesenterios, que suspenden los organos internos. A los animales que poseen un celoma verdadero se los conoce como celomados (fig. 32-8a).

Algunos animales triblásticos tienen una cavidad formada a partir del blastocele, en lugar del mesodermo (fig. 32-8b). Esta cavidad se denomina "seudoceloma" (del griego pseudo, talso) y los animales que la poseen son seudocelomados. A pesar de su nombre, el seudoceloma no es falso; es una cavidad completamente funcional.

Por último, algunos animales carecen de celoma **(fig. 32-8c)**. Se conocen en conjunto como **acelomados** (del griego *a*, sin).

La cavidad corporal tiene varias funciones. Su líquido amortigua a los órganos suspendidos, ayudando a evitar lesiones internas. En los celomados de cuerpo blando, como las lombrices, el celoma contiene líquido no comprimible que actúa como un esqueleto contra el cual los músculos pueden trabajar. La cavidad también permite el crecimiento y la movilidad de los órganos internos independientemente de la pared corporal externa. Por ejemplo, si no fuera por el celoma, cada latido del corazón u onda intestinal podrían deformar la superficie del cuerpo.

Las investigaciones filogenéticas actuales sugieren que los celomas verdaderos y los seudocelomas se han adquirido y



(a) Celomado. Los celomados, como los anélidos, tienen un celoma verdadero, una cavidad corporal completamente revestida por tejido derivado del mesodermo



(b) Seudocelomado. Los seudocelomados, como los nematodos, tienen una cavidad corporal que solo está revestida parcialmente por tejido derivado del mesodermo.



(c) Acelomado. Los acelomados, como los platelmintos, carecen de cavidad corporal entre el aparato digestivo y la pared corporal externa.

▲ Figura 32-8. Planes corporales de animales triblásticos. Los diversos sistemas de órganos de un animal se desarrollan a partir de las tres capas germinales que se forman en el embrión. El color azul representa el tejido proveniente del ectodermo, el rojo del mesodermo y el amarillo del endodermo.

perdido varias veces a lo largo de la evolución animal. Por lo tanto, los términos *celomados* y *seudocelomados* se refieren a grados, no a clados.

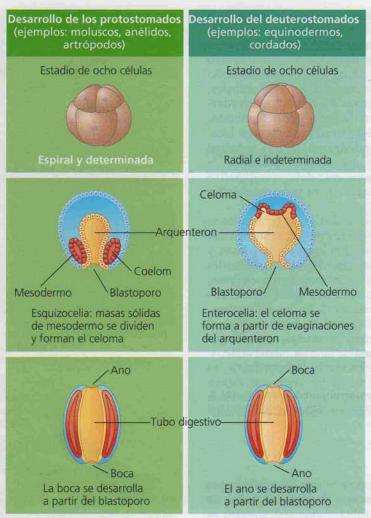
Desarrollo: protostomados y deuterostomados

Basándose en ciertas características del desarrollo temprano, muchos animales pueden ser clasificados, según experimenten uno o dos formas de desarrollo, en: **protostomados** o **deuterostomados**. Hay tres características que distinguen estas formas.

Segmentación

La segmentación espiral constituye un patrón en muchos animales protostomados, en la que los planos de la división

▶ Figura 32-9. Comparación entre el desarrollo de los animales protostomados y deuterostomados. Éstas son algunas diferencias generales útiles, aunque existen muchas variaciones y excepciones a estos patrones (azul = ectodermo; rojo = mesodermo; amarillo = endodermo).



- (a) Segmentación. En general, el desarrollo de los protostomados comienza con la segmentación espiral determinada. El desarrollo de los deuterostoma dos se caracteriza por la segmentación radial indeterminada.
- (b) Formación del celoma. La formación del celoma comienza en el estadio de gástrula. En los protostomados, el celoma se forma a partir de divisiones en el mesodermo (desarrollo por esquizocelia). En los deuterostomados, el celoma se forma a partir protrusiones mesodérmicas del arquenteron (desarrollo por enterocelia).
- (c) Destino del blastoporo. En el desarrollo de los protostomados, la boca se forma a partir del blastoporo. En los deuterostomados, la boca se forma a partir de una apertura secundaria.

celular son diagonales al eje vertical del embrión. Como se observa en el estadio de ocho células, resultado de la segmentación espiral, hay células más pequeñas que yacen en los surcos entre células subyacentes más grandes (fig. 32-9a). Además, la denominada segmentación determinada de algunos animales con este patrón de desarrollo moldea rígidamente (determina) el destino de cada célula embrionaria precozmente. Por ejemplo, la célula aislada en el estadio de cuatro células de un caracol forma un embrión inviable que carece de muchas partes.

En contraste con el patrón de segmentación espiral, el desarrollo de los deuterostomados se caracteriza predominantemente por la segmentación radial. Los planos de segmentación son paralelos o perpendiculares al eje vertical del cigoto; como se observa en el estadio de ocho células, las hileras de células están alineadas, una directamente encima de la otra. La mayoría de los animales deuterostomados se caracterizan, además, por la segmentación indeterminada, lo que significa que cada célula producida por las primeras divisiones de la segmentación tiene la capacidad de desarrollarse en un embrión completo. Por ejemplo, si las células del embrión de la estrella de mar se aislan en el estadio de cuatro células, formarán una larva. La segmentación indeterminada del cigoto del ser humano es la que hace posible la formación de gemelos. Esta característica también explica la versatilidad del desarrollo de las "células madres"

embrionarias que pueden proporcionar nuevas formas de superar una variedad de enfermedades, como la diabetes juvenil, la enfermedad de Parkinson y la enfermedad de Alzheimer (véase cap. 21).

Formación del celoma

Otra diferencia entre el desarrollo de los protostomados y de los deuterostomados se evidencia más adelante en el proceso. En la gastrulación, el tubo digestivo en desarrollo de un embrión inicialmente se forma como un saco ciego, el arquenteron (fig. 32-9b). A medida que se forma el arquenteron en los protostomados, masas inicialmente sólidas de mesodermo se dividen y forman la cavidad celómica; este patrón se denomina desarrollo por esquizocelia (del griego schizein, dividirse). En contraste, la formación de la cavidad corporal en el desarrollo de los deuterostomados se describe como enterocelia: el mesodermo sobresale de la pared del arquenteron y su cavidad se convierte en el celoma (véase fig. 32-9b).

Destino del blastoporo

El destino del **blastoporo** es la característica fundamental que distingue las dos formas de desarrollo, la depresión que durante la gastrulación conduce a la formación del arquenteron **(fig. 32-9c)**.

Después del desarrollo de arquenteron, se forma una segunda abertura en el extremo opuesto de la gástrula. Finalmente, el blastoporo y esta segunda apertura se convierten en los dos orificios del tubo digestivo (la boca y el ano). En el desarrollo de los protostomados, la boca generalmente se desarrolla a partir de la primera abertura, el blastoporo, y de esta característica proviene el término protostoma (del griego protos, primero, y stoma, boca). En el desarrollo de los deuterostomados (del griego deuteros, segundo), la boca deriva de la apertura secundaria, y el blastoporo generalmente forma el ano.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Por qué es importante la distinción entre las características a nivel de grado de las características que unen a los clados?
- Compare tres características del desarrollo temprano del caracol (un molusco) y del ser humano (un cordado).

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 32-4

Las hipótesis avanzadas coinciden en las principales características del árbol filogenético animal

Los zoólogos actualmente reconocen cerca de 35 filos animales. Pero las relaciones entre éstos continúan debatiéndose. Aunque muchos estudiantes de biología deben considerar frustrante que los árboles filogenéticos descritos en los libros no puedan ser memorizados como verdades absolutas, la incertidumbre inherente a estos diagramas es un recordatorio eficaz de que la ciencia es un proceso de investigación y, como tal, es dinámico.

Los investigadores han comprobado sus hipótesis sobre la filogenia animal mediante estudios morfológicos. A mediados de la década de 1990, los zoólogos también comenzaron a estudiar la sistemática molecular de los animales. Los nuevos estudios de filos menos conocidos proporcionaron más indicios de la filogenia animal, junto con el análisis de fósiles que pueden ayudar a aclarar qué rasgos son primitivos en diversos grupos animales y cuáles son derivados. Recuerde que la ciencia se distingue en cierto modo de otras formas de conocimiento porque sus ideas *pueden* ser refutadas mediante la comprobación con experimentos, observaciones y nuevos métodos analiticos.

La sistemática filogenética moderna se basa en la identificación de clados, que son grupos monofiléticos de taxones definidos por caracteres derivados compartidos únicos de aquellos taxones y de su ancestro común (véase cap. 25 para revisar el análisis cladístico y la sistemática filogenética.) Basándose en métodos cladísticos, un árbol filogenético se forma como una jerarquía de clados que forman parte de clados más grandes, las ramas más delgadas y más anchas del árbol, respectivamente. La definición de los caracteres derivados compartidos es fundamental para una hipótesis en particular. Un clado puede definir-

se mediante similitudes anatómicas y embrionarias clave que los investigadores consideran homólogas. Recientemente, las comparaciones de las secuencias de monómeros en proteínas o ácidos nucleicos entre especies proporcionaron otra fuente de información para deducir la ascendencia común y la definición de clados. Pero aunque los datos sean caracteres morfológicos "tradicionales" o secuencias moleculares "nuevas" o una combinación de ambos, las suposiciones y eonclusiones inherentes a los árboles resultantes son las mismas.

Para tener una idea del debate actual sobre la sistemática animal, examinemos dos hipótesis filogenéticas actuales. Estas hipótesis se presentan a continuación como árboles filogenéticos. El árbol de la **figura 32-10** se basa en análisis sistemáticos de caracteres morfológicos. La **figura 32-11** es una recopilación simplificada de los resultados de estudios moleculares recientes.

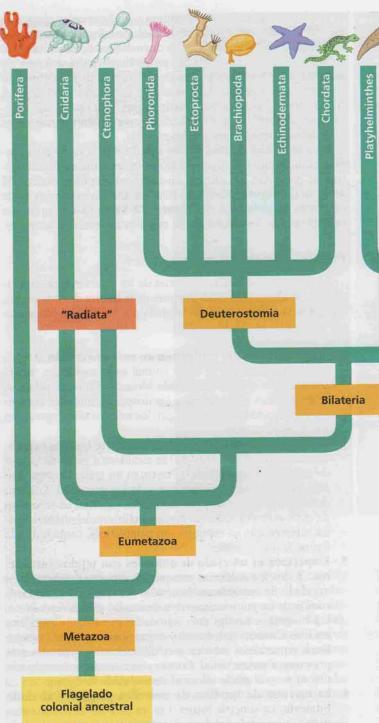
Puntos de coincidencia

Las hipótesis coinciden en varias de las características principales de la filogenia animal. Después de la lectura de cada punto, vea cómo la afirmación se ve reflejada por los árboles filogenéticos en las figuras. 32-10 y 32-11.

- Todos los animales comparten un ancestro común. Ambos árboles indican que el reino animal es monofilético, representando un clado denominado Metazoa. En otras palabras, si pudiéramos rastrear todos los linajes de animales existentes y extinguidos hasta su origen, los mismos convergerían en un ancestro común.
- 2. Las esponjas son animales basales. Entre los filos existentes, las esponjas (filo Porifera) se ramifican a partir de la base de ambos árboles animales. Presentan un grado de organización parazoo (que significa cerca de los animales). Los tejidos evolucionaron después de que las esponjas se separaran de otros animales. Observe que los análisis moleculares recientes sugieren que las esponjas son parafiléticos, como indica la figura 32-11.
- 3. Eumetazoa es un clado de animales con tejidos verdaderos. Todos los animales, excepto las esponjas, pertenecen a un clado de eumetazoos (animales verdaderos). El ancestro común de los eumetazoos vivos desarrolló tejidos verdaderos. Los miembros basales del clado de los eumetazoos engloban los filos Cnidaria (medusas) y Ctenophora (medusas peine). Estos eumetazoos basales son diblásticos y, generalmente, presentan simetría radial. Como consecuencia, a menudo son ubicados en el grado informal denominado Radiata.
- 4. La mayoría de los filos de animales pertenece al clado Bilateria. La simetría bilateral es un carácter derivado compartido que ayuda a definir al clado (y grado) que contiene la mayoría de los filos animales, denominados bilaterios. La explosión cámbrica, fue principalmente una diversificación rápida de los bilaterios.
- 5. Los vertebrados y algunos otros filos pertenecen al clado Deuterostomia. El nombre deuterostoma hace referencia no solo al grado de desarrollo animal, sino también al clado que incluye vertebrados (obsérvese, sin embargo, que las dos hipótesis expuestas divergen en cuanto a qué otros filos también son deuterostomados).

Desacuerdo respecto a los bilaterios

Si bien estas dos hipótesis filogenéticas coinciden respecto a la estructura global del árbol animal, también divergen en algu-



▲ Figura 32-10. Una hipótesis sobre la filogenia animal basada principalmente en comparaciones morfológicas y del desarrollo. Los bilaterios se dividen en protostomados y deuterostomados.

nos puntos importantes. La más trascendente de éstas comprende las relaciones entre los bilaterios. El árbol basado en la morfología en la figura 32-10 divide a los bilaterios en dos clados: deuterostomados y protostomados. En otras palabras, esta hipótesis acepta que las dos formas de desarrollo reflejan un patrón filogenético. Esta división fue reconocida por los zoólogos hace tiempo. Dentro de los protostomados, la figura 32-10 indica que los artrópodos (que comprende a insectos y crustáceos como las langostas) están agrupados con los anélidos (que incluye a las lombrices). Ambos grupos poseen cuerpos segmentados (piense en una lombriz, que es un anélido, y la parte inferior de la cola de una langosta, que es un artrópodo).

Arthropod

Protostomia

Por el contrario, varios estudios moleculares recientes, como indica la figura 32-11, generalmente, asignan dos taxones hermanos a los protostomados en lugar de uno: los ecdisozoos y los lofotrocozoos. El nombre Ecdysozoa hace referencia a la característica compartida por nematodos, artrópodos y algunos de los filos ecdisozoos (que no forman parte de nuestro análisis). Estos animales secretan esqueletos externos (exoesqueletos); la cubierta dura de un grillo constituye un ejemplo. Con el crecimiento del animal se produce la muda, escapándose de su antiguo esqueleto y secretando uno nuevo de mayor tamaño. El desprendimiento del esqueleto antiguo se conoce como ecdisis, que es el proceso que determina la denominación de los ecdisozoos (fig. 32-12). Si bien el nombre proviene de esta característica, el clado realmente se define por la evidencia molecular que sustenta el ancestro común de sus miembros. Asimismo, algunos taxones excluidos de este clado por su información molecular, de hecho, experimentan muda, como ciertas sanguijuelas.

El nombre Lophotrochozoa hace referencia a dos estructuras diferentes observadas en animales que pertenecen a este clado.

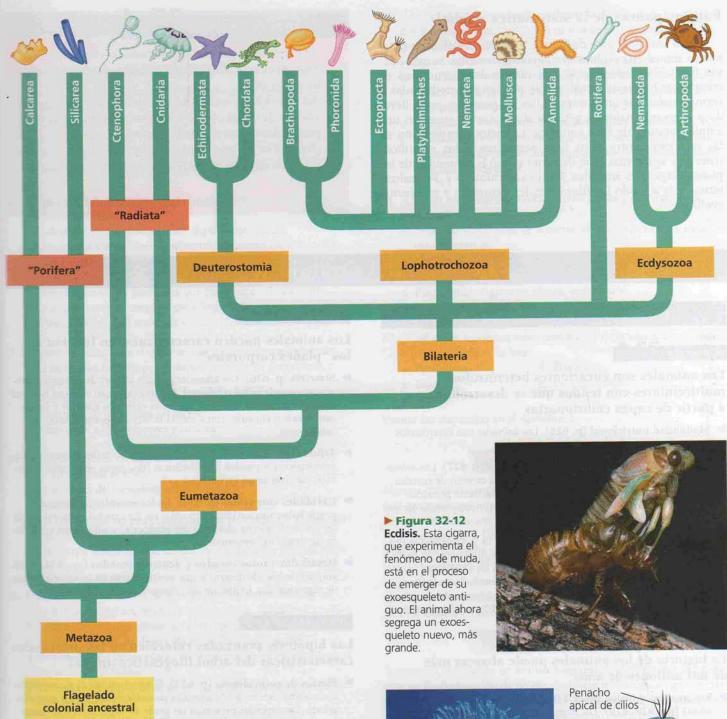


Figura 32-11. Una hipótesis de la filogenia animal basada principalmente en información molecular. Los bilaterios se dividen en deuterostomados, lofotrocozoos y ecdisozoos, más los rotíferos.

Algunos animales, como los ectoproctos, desarrollan una estructura denominada lofóforo (del griego lophos, penacho, y pherin, llevar), una corona de tentáculos ciliados que actúan en la alimentación (fig. 32-13a). Otros filos, como los anélidos y moluscos, experimentan un estadio de larva característico denominado larva trocófora (fig. 32-13.b), por tanto, su nombre es lofotrocozoo.

Penacho apical de cilios

Boca

Ano

(a) Un ectoprocto, un lofoforado

(b) Estructura de una larva trocófera

▲ Figura 32-13 Características de los lofotrocozoos.

Futuras pautas de la sistemática animal

Como cualquier área de la investigación científica, la sistemática animal está evolucionando constantemente. Surgen nuevas fuentes de información que ofrecen la oportunidad de comprobar hipótesis actuales, que pueden ser modificadas o reemplazadas por otras nuevas. Los sistematistas están llevado a cabo un análisis a gran escala de varios genes en una amplia muestra de filos animales. La mejor comprensión de las relaciones entre estos filos permitirán a los científicos tener una visión más clara de cómo surgió la diversidad de los planes corporales animales. En los capítulos 33 y 34 analizaremos más a fondo los filos animales existentes y su historia evolutiva.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué evidencia indica que los cnidarios comparten un ancestro común más reciente con otros animales que con las esponjas?
- 2. ¿En qué difieren las hipótesis filogenéticas de las figuras 32-10 y 32-11 en cuanto a la estructuración de las ramas principales dentro del clado Bilateria?
- 3. ¿Por qué es tan importante obtener varios tipos de datos para la evaluación de las relaciones evolutivas entre filos animales?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 📑

Concepto

Los animales son eucariontes heterótrofos, multicelulares con tejidos que se desarrollan a partir de capas embrionarias

- Modalidad nutricional (p. 626). Los animales son heterótrofos que ingieren sus alimentos.
- Estructura y especialización celular (pp. 626, 627). Los animales son eucariontes multicelulares. Sus células carecen de paredes celulares; sus cuerpos se mantienen unidos mediante proteínas estructurales como el colágeno. Los tejidos nervioso y muscular son exclusivos de los animales.
- Reproducción y desarrollo (pp. 627, 628). La gastrulación se produce después de la formación de la blástula, lo que resulta en la formación de capas tisulares embrionarias. Todos los animales, y solamente, poseen genes Hox que regulan el desarrollo de la forma corporal. Si bien la familia de genes Hox se ha conservado considerablemente, puede producir una gran diversidad de morfología animal.

Concepto

La historia de los animales puede abarcar más de mil millones de años

- Era neoproterozoica (hace 1 000 millones a 542 millones años) (pp. 628, 629). Los primeros miembros del registro fósil animal incluyen a la fauna de Ediacara.
- Era paleozoica (hace 542 a 251 millones de años) (p. 629). La explosión cámbrica marca la primera aparición de fósiles de muchos grupos principales de animales vivos.
- Era mesozoica (hace 251 a 65,5 millones de años) (p. 629). Durante la era mesozoica, los dinosaurios eran vertebrados terrestres dominantes. Surgieron los arrecifes de coral, convirtiéndose en nichos ecológicos marinos importantes para otros organismos.
- Era cenozoica (desde hace 65,5 millones de años atrás hasta el presente) (pp. 629, 630). Los órdenes de mamíferos actuales se diversificaron durante esta era. También se diversificaron los insectos.

Concepto

Los animales pueden caracterizarse en función de los "planes corporales"

- Simetría (p. 630). Los animales pueden carecer de simetría o presentar simetría radial o bilateral. Los animales con simetría bilateral tienen lados dorsal y ventral, así como extremos anterior y posterior. Muchos animales con simetría bilateral experimentaron la
- Tejidos (pp. 630, 631). Los embriones de animales forman capas germinales que pueden ser diblásticas (dos capas germinales) o triblásticas (tres capas germinales).
- Cavidades corporales (p. 631). En los animales triblásticos puede haber una cavidad corporal o no. La cavidad corporal puede ser un seudoceloma (derivada del blastocele) o un celoma verdadero (derivado del mesodermo).
- Desarrollo: protostomados y deuterostomados (pp. 631, 633). Hay dos formas de desarrollo que se diferencian en las características de segmentación, formación del celoma y destino del blastoporo.

Concepto

Las hipótesis avanzadas coinciden en las principales características del árbol filogenético animal

- Puntos de coincidencia (p. 633). El reino animal es monofilético. El ancestro común de los animales probablemente sea un coanoflagelado. Las esponjas presentan un grado de organización de parazoo. Los "animales verdaderos" poseen tejidos verdaderos y comprenden todos los animales con excepción de las esponjas. Cnidaria y Ctenophora a veces se incluyen en el grado Radiata. La simetría bilateral es un rasgo compartido por el clado que contiene los otros filos de animales.
- Desacuerdo respecto a los bilaterios (pp. 633, 635). Diferentes análisis de la sistemática de los animales sustentan distintos clados de bilaterios.
- Futuras pautas de la sistemática animal (p. 636). Los estudios filogenéticos basados en bases de datos extensos probablemente ofrezcan más información sobre la historia evolutiva de los

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. La siguiente es una característica exclusiva de los animales:
- · a. Gastrulación.
 - b. Multicelularidad.
 - c. Reproducción sexual.
 - d. Espermatozoide con flagelo.
 - e. Alimentación heterotrófica.
- 2. ¿Cuál de los siguientes fue el factor causal *menos* probable de la explosión cámbrica?
 - a. El desarrollo de relaciones entre depredador y presa.
 - b. La acumulación de diversas adaptaciones, como caparazones y diferentes formas de locomoción.
 - c. El movimiento de los animales hacia la tierra.
 - d. La evolución de los genes Hox que controlaban el desarrollo.
 - La acumulación de oxígeno atmosférico suficiente para sustentar el metabolismo más activo de los animales móviles.
- 3. La simetría bilateral en el reino animal se correlaciona mejor con
 - a. La capacidad de percepción similar en todas las direcciones.
 - b. La presencia de un esqueleto.
 - c. Motilidad, y depredación y escape activos.
 - d. Desarrollo de un celoma verdadero.
 - e. Adaptación a los ambientes terrestres.
- 4. Los acelomados se caracterizan por:
 - a. La ausencia de cerebro.
 - b. La ausencia del mesodermo.
 - c. Desarrollo del deuterostoma.
 - d. Un celoma que no está completamente revestido por el mesodermo.
 - e. Un cuerpo sólido sin una cavidad que rodee a los órganos internos.
- 5. Una consecuencia directa de la segmentación indeterminada es:
 - a. La formación del arquenteron.
 - b. La capacidad de las células aisladas a partir del embrión en los estadios iniciales, de desarrollarse en individuos viables.
 - c. la organización de los planes de segmentación perpendiculares al eje vertical del huevo.
 - d. La formación imprevisible de una cavidad corporal por esquizocelia o enterocelia.
 - e. La boca que se forma en asociación con el blastoporo.
- 6. La diferencia entre las esponjas y otros filos animales se basa principalmente en la ausencia o la presencia de:
 - a. Una cavidad corporal.
- d. Un aparato circulatorio.
- b. Un aparato digestivo completo.
- e. Mesodermo.
- c. Tejidos verdaderos.
- ¿Cuáles de las siguientes constituye un punto de conflicto entre los análisis filogenéticos expuestos en las figuras 32-10 y 32-11?
 - a. La monofilia del reino animal.
 - b. La existencia de clados bilaterios Lophotrochozoa y Ecdysozoa.
 - c. Que las esponjas son animales basales.
 - d. Que los cordados son deuterostomados.
 - e. La monofilia de los bilaterios.

- 8. ¿Cuál es el fundamento principal para la ubicación de los artrópodos y nematodos en Ecdysozoa en una de las hipótesis de la filogenia animal?
 - a. Los animales en ambos grupos están segmentados.
 - b. Los animales en ambos grupos experimentan ecdisis.
 - c. Ambos experimentan segmentación determinada, radial y su desarrollo embrionario es similar.
 - d. El registro de fósiles reveló un ancestro común para estos dos filos.
 - e. El análisis de los genes revela que sus secuencias son bastante similares, y estas secuencias difieren de las de los lofotrocozoos y los deuterostomados.
- ¿Cuál de las siguientes combinaciones de filo y descripción es incorrecta?
 - a. Echinodermata: rama de Bilateria, el celoma se forma a partir del arquenterio.
 - b. Nematoda: lombrices, seudocelomados.
 - c. Cnidaria: simetría radial diploblásticos.
 - d. Platihelmintos: gusanos planos, acelomados.
 - e. Porifera: celomados, la boca se forma a partir del blastoporo.
- 10. ¿Cuál de las siguientes subdivisiones del reino animal comprende a todas las otras de la lista?
 - a. Protostomia.
- d. Eumetazoa.
- b. Bilateria.
- e. Deuterostomia.
- c. Radiata.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Algunos científicos sugieren que la frase "efervescencia cámbrica" sería más apropiada que "explosión cámbrica" para describir la diversificación de los animales durante ese período geológico. Con una postura similar, Lynn Margulis, de la University of Massachusetts, comparó la observación de una explosión de la diversidad animal en el estrato cámbrico con la visualización de la Tierra desde un satélite, en la que se observa el surgimiento de ciudades solo cuando son suficientemente grandes como para ser visibles desde esa distancia. ¿Qué implican estas afirmaciones sobre la historia evolutiva de los animales durante ese tiempo?

Problemas científicos

Si estuviera elaborando un análisis filogenético del reino animal basándose en la comparación de las características morfológicas, ¿por qué la presencia de flagelos sería una elección inapropiada de una característica para utilizar como base de agrupación de filos en clados?

Ciencia, tecnologia y sociedad

Algunas personas consideran al estudio de la filogenia animal como "ciencia por amor a la ciencia" y algunas organizaciones que proporcionan fondos para las investigaciones científicas tienden a favorecer los proyectos aplicados a resolver las necesidades del ser humano. Por otra parte, el interés general por la historia de la vida parece mantenerse elevado, con la frecuente publicación en revistas populares de artículos sobre descubrimientos recientes. Suponga que tiene la oportunidad de unirse a un equipo de investigación que estudie la filogenia animal. Escriba una carta breve dirigida a alguien que no sea biólogo en la que le explica por qué vale la pena proporcionar fondos para esta investigación.

B)B)

Invertebrados



▲ Fig. 33-1. Gusano árbol de navidad, un invertebrado marino.

Conceptos clave

- 33-1 Las esponjas son sésiles, su cuerpo es poroso y poseen coanocitos
- 33-2 Los cnidarios tienen simetría radial, cavidad gastrovascular y cnidocitos
- 33-3 La mayoría de los animales tienen simetría bilateral
- 33-4 Los moluscos tienen un pie muscular, una masa visceral y un manto
- 33-5 Los anélidos son gusanos segmentados
- 33-6 Los nematodos son seudocelomados no segmentados cubiertos por una cutícula rígida
- 33-7 Los artrópodos son celomados segmentados que poseen un exoesqueleto y apéndices articulados
- 33-8 Los equinodermos y los cordados son deuterostomas

Panorama general

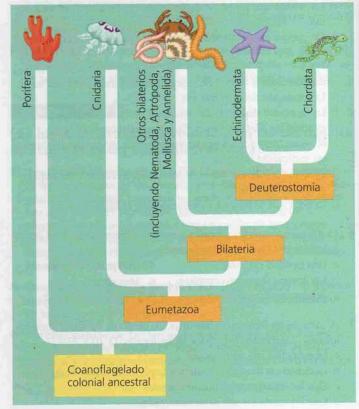
La vida sin esqueleto

simple vista, el organismo de la **figura 33-1** se puede confundir con algún tipo de alga. Pero este colorido habitante de los arrecifes de coral, en realidad, no es un alga sino un animal. Específicamente, es un tipo de gusano segmentado llamado gusano árbol de navidad (*Spirobranchus giganteus*). Las dos estructuras en espiral que se observan son tentáculos, que el gusano utiliza para el intercambio de gases y para filtrar pequeños organismos del agua. Los tentáculos emergen de un tubo de carbonato de calcio secretado por el gusano que protege y sostiene su cuerpo blando. Los tentáculos poseen estructuras sensibles a la luz que pueden detectar la sombra de un depredador y desencadenan contracciones musculares que rápidamente introducen los tentáculos dentro del tubo.

El gusano árbol de navidad es un invertebrado, un animal que carece de esqueleto. Los invertebrados representan el 95% de las

especies animales conocidas. Se han descrito cerca de 35 filos animales, de los cuales todos son invertebrados, excepto uno. Los invertebrados ocupan casi todos los hábitats de la tierra, desde las aguas hirviendo de las fuentes hidrotermales de los mares profundos hasta el suelo rocoso congelado del Antártico.

En este capítulo daremos una visión general del mundo de los invertebrados, usando como guía el árbol filogenético de la **figura 33-2**. En la **figura 33-3** se exploran dos docenas de filos de

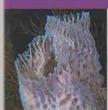


▲ Fig. 33-2. Revisión de la filogenia animal.

Exploración de la diversidad de los invertebrados

El reino animal se divide en unos 35 filos que abarcan 1,3 millones de especies conocidas, pero se estima que hay entre 10 y 200 millones de especies en total. En esta figura exploramos 24 filos animales, todos ellos invertebrados. Los filos que se ilustran con fotografías pequeñas se explican con mayor detalle en este capítulo.

PORIFERA (5500 especies)

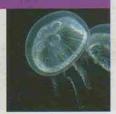


Las esponjas son animales sésiles sencillos que carecen de tejidos verdaderos. Viven como suspensívoros atrapando partículas del agua que atraviesa los canales internos de su cuerpo (véase concepto 33-1).

Esponja

CNIDARIA (10 000 especies)

Entre los cnidarios están los corales, las medusas y las hidras. El esquema corporal de estos animales es similar; poseen una cavidad gastrovascular con una única abertura que funciona como boca y ano (véase concepto 33-2).



Medusa o agua viva

PLACOZOA (1 especie)

A primera vista, Trichoplax adhaerens, la única especie conocida de este filo, no parece un animal. Está formado por unos miles de células dispuestas en dos capas que forman una placa de 2 mm de ancho. Se alimentan de restos orgánicos y se pueden reproducir por división, formando dos individuos, o por gemación, dando lugar a muchos individuos multicelulares.



Placozoo (MO)

KINORHYNCHA (150 especies)



Quinorrinco (MO)

Casi todos los quinorrincos miden menos de 1 mm de longitud. Viven en la arena y en el lodo de todos los océanos del mundo, desde la zona intermareal hasta profundidades de 8 000 m. El cuerpo del quinorrinco está formado por 13 segmentos cubiertos por placas. La boca posee un anillo de espinas y se puede retraer hacia dentro del cuerpo.



Los platelmintos (tenias, planarias y Trematodos) tienen simetría bilateral y un sistema nervioso central que procesa información proveniente de los ojos y de otras estructuras sensitivas. No poseen cavidad corporal ni órganos circulatorios (véase concepto 33-3).

Platelminto marino

ROTIFERA (1800 especies)



A pesar de su tamaño microscópico, los rotíferos tienen sistemas de órganos especializados, entre ellos, un canal alimentario (tubo digestivo). Se alimentan de microorganismos suspendidos en el agua (véase concepto 33-3).

Rotífero (MO)

ECTOPROCTA (4 500 especies)

Los ectoproctos (conocidos también como briozoos) viven en colonias sésiles y están cubiertos por un exoesqueleto rígido (véase concepto 33-3).



Ectoproctos

PHORONIDA (20 especies)



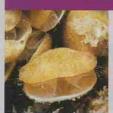
Los forónidos son gusanos marinos. Viven en túneles en el fondo del mar y extienden sus tentáculos a través de la abertura del túnel para atrapar partículas de alimento (véase concepto 33-3).

Forónidos

continua en la página siguiente

Exploración de la diversidad de los invertebrados

BRACHIOPODA (335 especies)



Los braquiópodos, o conchas lámpara, pueden confundirse con almejas u otros moluscos. Sin embargo, la mayoría de los braquiópodos poseen un tallo o pie único que les permite anclarse al sustrato (véase concepto 33-3).

Braquiópodo

NEMERTOEA (900 especies)

Los nemertinos o gusanos cinta, nadan libremente en el agua o se esconden en la arena y extienden su única probóscide para capturar a su presa. Al igual que los gusanos planos, carecen de celoma verdadero, pero poseen un canal alimentario (véase concepto 33-3).



Gusano cinta

ACANTHOCEPHALA (1 100 especies)

Los acantocéfalos (del griego acanthias, espinoso, y cephalo, cabeza) se conocen como gusanos de cabeza espinosa debido a la presencia de ganchos curvados en la probóscide de la parte anterior de su cuerpo. Todas las especies son parásitas. Las larvas crecen dentro de los artrópodos, y los adultos viven en los vertebrados. Algunos acantocéfalos manipulan a sus huéspedes intermedios para aumentar la probabilidad de llegar a sus huéspedes



Acantocéfalo

finales. Por ejemplo, los acantocéfalos que infectan a los cangrejos del lodo en Nueva Zelanda obligan a su huésped a moverse hacia una ubicación más visible en la playa, donde tienen más probabilidades de ser ingeridos por los pájaros, que son los huéspedes finales del gusano.

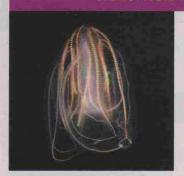
MOLLUSCA (93 000 especies)

Los moluscos (caracoles, almejas, calamares y pulpos) tienen un cuerpo blando que en muchas especies está protegido por una concha rígida (véase concepto 33-4).



Pulpo

CTENOPHORA (100 especies)



Ctenóforo, medusa peine

Los ctenóforos (medusas peine) son diblásticos como los cnidarios, lo que sugiere que ambos filos se diferenciaron de otros animales en etapas muy tempranas de la evolución. Aunque de modo superficial se asemejan a algunos cnidarios, las medusas peine poseen algunas características que las distinguen, como la presencia de ocho "peines" de cilios que ayudan a su propulsión en el agua. Poseen también un sistema único para capturar a sus

presas: cuando un animal pequeño entra en contacto con uno de sus tentáculos, se abren violentamente unas células especializadas que cubren a la presa con filamentos adhesivos. Las medusas peine son una parte importante de la biomasa del plancton de los océanos.

ANNELIDA (16 500 especies)

Los anélidos, o gusanos segmentados, se distinguen de otros gusanos por poseer el cuerpo segmentado. La lombriz de tierra es el más conocido de los anélidos, pero el filo también incluye especies marinas y de agua dulce (véase concepto 33-5)



Anélido marino

LORICIFERA (10 especies)

Los loricíferos (del latín *lorica*, corsé, y *ferre*, portadores) son animales que miden solo 0,1 a 0,4 mm de longitud y habitan en el fondo de mares profundos. Un loricífero puede extender su cabeza, cuello y tórax dentro y fuera de su lórica, una especie de bolsillo formado por seis placas ubicadas alrededor del abdomen. La historia natural de los loricíferos es un misterio, pero se sabe que al menos algunas especies se alimentan de bacterias.



Loricífero (MO)

PRIAPULA (16 especies)



Priapúlido

Los priapúlidos son gusanos que poseen una gran probóscide redonda en su extremo anterior (se llaman así por Priapos, el dios griego de la fertilidad, que se simbolizaba con un pene gigante). Su longitud varía entre 0,5 mm y 20 cm, y la mayoría de las especies viven enterradas en los sedimentos del fondo del mar. Los fósiles encontrados sugieren que los priapúlidos fueron unos de los principales depredadores en el período Cámbrico.

NEMATODA (25 000 especies)

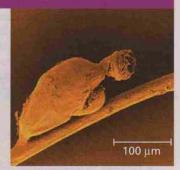


Nematodos

Los nematodos o gusanos redondos son muy abundantes y diversos en el suelo y en hábitat acuáticos; muchas especies parasitan plantas y animales. La característica más distintiva de los nematodos es la presencia de una cutícula rígida que cubre todo su cuerpo (véase concepto 33-6).

CYCLIOPHORA (1 especie)

La única especie conocida de ciclióforos, Symbion pandora, fue descubierta en 1995 en la boca de una langosta. Esta diminuta criatura con forma de jarrón posee un esquema corporal único y un ciclo de vida particularmente extraño. El macho impregna a la hembra mientras ésta se encuentra aún en desarrollo dentro del cuerpo materno. Luego, las hembras fecundadas e liberan, se establecen en otra parte de la langosta y liberan su descendencia. La descendencia abandona



Ciclióforo (MEB coloreada)

a la langosta original y va en busca de otro al cual se adhieren.

ARTHROPODA (1 000 000 + especies)

La gran mayoría de las especies animales conocidas, entre ellas. los insectos, crustáceos y arácnidos, son artrópodos. Todos los artrópodos poseen un exoesqueleto segmentado y apéndices articulados (véase concepto 33-7).



Escorpión (un arácnido)

TARDIGRADA (800 especies)



Tardígrados (MEB coloreada)

Los tardígrados (del latín tardus, lento, y gradus, paso) se denominan también osos de agua por su forma redonda, sus apéndices truncados y su paso torpe que se asemeja al de un oso. La mayoría de los tardígrados miden menos de 0,5 mm de longitud. Algunos viven en océanos o en agua dulce y otros viven sobre plantas o animales. En un metro cuadrado de musgo se pueden encontrar hasta 2 millones de tardígrados. En condiciones adversas, los tardígrados

pueden entrar en estado de letargo; en esa situación pueden sobrevivir a temperaturas tan bajas como –272 °C, ¡cercanas al cero absoluto!

ONYCHOPHORA (110 especies)

Los onicóforos, llamados también gusanos de terciopelo, se originanon durante la explosión Cámbrica (vease capítulo 32). Originalmente, vivian en el océano, pero en un momento dado lograron conquistar el medio terrestre. En la actualidad viven solo en selvas húmedas. Los micóforos poseen antenas carnosas y varias docenas de pares de patas en forma de sacos.



Onicóforo

HEMICHORDATA (85 especies)



Gusano bellota

Al igual que los equinodermos y los cordados, los hemicordados son deuterostomados (véase capítulo 32). Los hemicordados comparten también otras características con los cordados, como hendiduras branquiales y cordón nervioso dorsal. La mayoría de los hemicordados se conocen como enteropneustos o gusanos bellota. Los gusanos bellota son marinos y por lo general viven enterrados en el lodo o escondidos debajo de las rocas; pueden alcanzar una longitud de más de 2 m.

ECHINODERMATA (7 000 especies)



Erizo de mar

Los equinodermos, como los dólares de arena, las estrellas de mar y los erizos de mar, son animales acuáticos que presentan simetría radial en el adulto. Se trasladan y se alimentan mediante una red de canales internos que bombean agua hacia distintas partes de su cuerpo (véase concepto 33-8).

CHORDATA (52 000 especies)

Más del 90% de las especies de cordados son animales que poseen esqueleto (vertebrados). Sin embargo, el filo Chordata también incluye tres grupos de invertebrados: los tunicados, los anfioxos y los mixínidos (familia Myxinidae). En el capítulo 34 se hace una descripción completa de este filo.



Tunicado

invertebrados. En este capítulo examinaremos 14 de estos filos con mayor detalle.

Concepto 33-1

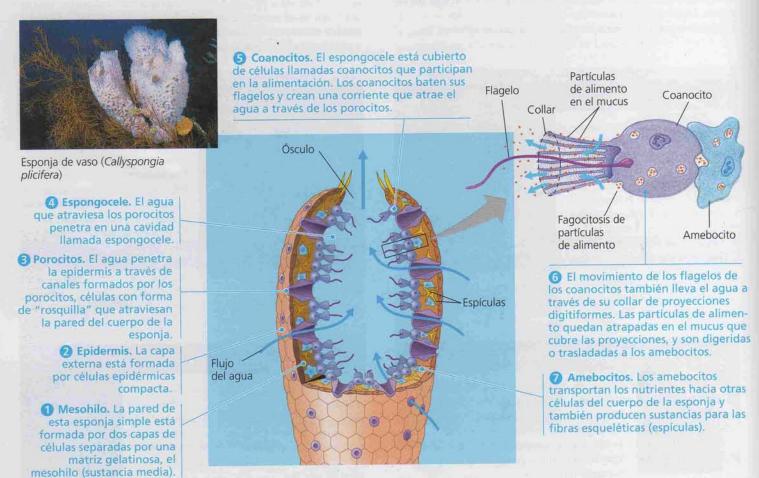
Las esponjas son sésiles, su cuerpo es poroso y poseen coanocitos

Las esponjas (filo Porifera) son tan sedentarias que los antiguos griegos las confundían con plantas. Viven en agua dulce y también en agua salada, y son **suspensívoros**: capturan partículas de alimento suspendidas en el agua que atraviesa su cuerpo, que se asemeja a una bolsa perforada con poros (el nombre *Porifera* significa "que posee poros"). El agua penetra a través de los poros hasta alcanzar una cavidad central, el **espongocele**, y luego sale hacia el exterior por medio de una abertura de gran tamaño llamada **ósculo (fig. 33-4)**. Las esponjas más complejas poseen paredes plegadas y pueden contener canales de agua ramificados y varios ósculos. En ciertas condiciones, las células que rodean a los poros y al ósculo se contraen y cierran la abertura. Existen esponjas de diversos tamaños, desde unos pocos milímetros hasta varios metros.

A diferencia de los eumetazoos, las esponjas carecen de tejidos verdaderos, agrupaciones de células similares que actúan como unidad funcional y están separadas de otros tejidos por capas membranosas. Sin embargo, el cuerpo de la esponja tiene varios tipos de células diferentes. El interior del espongocele o las cámaras de agua internas están revestidas de **coanocitos** flagelados o células collar (llamadas así por la presencia de un collar membranoso alrededor de la base del flagelo). Los flagelos generan una corriente de agua y así, los collares atrapan partículas de alimento que luego los coanocitos ingieren por fagocitosis. La similitud entre los coanocitos y las células de los coanoflagelados sugiere que los animales evolucionaron a partir de un antecesor coanoflagelado, como lo muestran los estudios moleculares (véase capítulo 32).

El cuerpo de la esponja se compone de dos capas de células separadas por una zona gelatinosa, el mesohilo. A través del mesohilo se desplazan células denominadas amebocitos, llamadas así porque disponen de seudópodos. Los amebocitos tienen muchas funciones. Toman su alimento del agua y de los coanocitos, lo digieren, y transportan los nutrientes hacia otras células. También fabrican fibras esqueléticas rígidas en el mesohilo. En algunos grupos de esponjas, estas fibras son espículas puntiagudas de carbonato de calcio o sílice; otras esponjas producen fibras más flexibles compuestas por una proteína de colágeno llamada espongina (estos esqueletos flexibles se utilizan como esponjas de baño).

La mayoría de las esponjas son hermafroditas (nombre que deriva del griego, por el dios Hermes y la diosa Afrodita). Esto significa que cada individuo actúa como macho y hembra en la reproducción sexual, pues produce espermatozoides y óvulos. La mayoría de las esponjas poseen hermafroditismo secuencial, es decir, funcionan de manera alterna como uno u otro sexo.



▲ Fig. 33-4. Anatomía de una esponja.

Los gametos se originan en los coanocitos o amebocitos. Los óvulos se encuentran en el mesohilo, pero los espermatozoides se transportan fuera de la esponja por la corriente de agua. Al ser atraídos los espermatozoides hacia individuos vecinos, se produce la fertilización cruzada. La fertilización se lleva a cabo en el mesohilo, donde se desarrollan los cigotos que forman larvas flageladas capaces de nadar que se dispersan desde la esponja madre. Una vez establecida en un sustrato adecuado, la larva se desarrolla y forma un adulto sésil.

Las esponjas producen diversos antibióticos y otros compuestos de defensa. Los investigadores están aislando estos compuestos, que podrían ser favorables en la lucha contra enfermedades humanas. Por ejemplo, Robert Pettit y sus colegas de la Arizona State University descubrieron un compuesto denominado cribrostatina en las esponjas marinas que puede destruir algunas cepas de la bacteria *Streptococcus* resistentes a la penicilina. Este grupo está estudiando otros compuestos derivados de las esponjas como posibles agentes contra el cáncer.

plos de pólipos son las hidras y las anémonas de mar. La medusa es una versión aplanada, boca abajo del pólipo. Se mueve de manera libre en el agua mediante una combinación de movimientos pasivos (arrastrado por la corriente) y por contracciones de su cuerpo acampanado. Entre las medusas se incluyen las aguas vivas libres. Sus tentáculos se balancean desde la superficie oral, que está en la parte inferior . Algunos cnidarios solo existen en solo forma de pólipo o de medusa; otros tienen un estadio de medusa y un estadio de pólipo en su ciclo vital.

Los cnidarios son carnívoros que utilizan tentáculos dispuestos en forma de anillo alrededor de la boca para capturar a su presa e introducir el alimento en la cavidad gastrovascular, donde comienza la digestión. Los restos no digeridos son eliminados por la boca/ano. Los tentáculos están armados con baterías de cnidocitos, células únicas que actúan como defensa y en la captura de la presa (fig. 33-6). Los cnidocitos con-

Evaluación de conceptos

- 1. Describa cómo se alimentan las esponjas.
- Explique cómo pueden influir los cambios en las corrientes de agua en la reproducción de las esponjas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

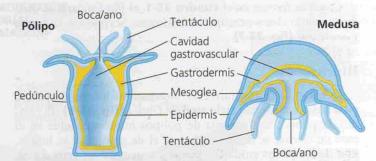
Concepto 33-2

Los cnidarios tienen simetría radial, cavidad gastrovascular y cnidocitos

Todos los animales, excepto las esponjas, pertenecen al clado Eumetazoos, animales con tejidos verdaderos (véase capítulo

32). Uno de los grupos de animales más antíguos de este clado es el filo Cnidaria. Los cnidarios se han diversificado en un intervalo amplio de formas sésiles y flotantes, entre ellas, las medusas (generalmente, llamadas aguas vivas), los corales y las hidras. El plan corporal de los cnidarios es radial, diblástico, y relativamente simple, y existen desde hace unos 570 millones de años.

El esquema corporal básico de los cnidarios es una bolsa con un compartimento digestivo central, la cavidad gastrovascular. Esta cavidad tiene una única abertura que funciona como boca y ano. Existen dos variantes en este esquema corporal: el pólipo sésil y la medusa flotante (fig. 33-5). Los pólipos son formas cilíndricas que se adhieren al sustrato por el extremo aboral del cuerpo (el extremo opuesto a la boca) y extienden sus tentáculos para atrapar a su presa. Algunos ejem-



▲ Fig. 33-5. Formas de pólipo y medusa de los cnidarios. La pared del cuerpo de los cnidarios posee dos capas de células: una capa externa de epidermis (derivada del ectodermo) y una capa interna de gastrodermis (derivada del endodermo). La digestión comienza en la cavidad gastrovascular y se completa dentro de vacuolas alimenticias en las células gastrodérmicas. Los flagelos de las células gastrodérmicas agitan el contenido de la cavidad gastrovascular y ayudan a distribuir los nutrientes. Entre la epidermis y la gastrodermis hay una capa gelatinosa, la mesoglea.



▶ Fig. 33-6. Cnidocito de una hidra. Este tipo de cnidocito contiene una cápsula urticante, el nematocisto, que contiene un filamento enrollado. Cuando el "gatillo" es estimulado por el tacto o por ciertas sustancias químicas, el filamento se descarga e inyecta el veneno en su presa.

tienen cnidos (del griego cnide, ortiga), orgánulos en forma de cápsula que pueden desenrollarse y confieren su nombre al filo Cnidaria. Los cnidos llamados nematocistos son cápsulas urticantes, que tienen la capacidad de picar a la presa. Otros cnidos poseen filamentos muy largos que pican o enredan pequeñas

presas que chocan contra los tentáculos.

En los cnidarios, los tejidos contráctiles y los nervios tienen formas simples. Las células de la epidermis (capa externa) y de la gastrodermis (capa interna) tienen haces de microfilamentos organizados en fibras contráctico (véase capítulo 6). La cavidad gastrovascular actúa como esqueleto hidrostático contra el cual se contraen las células contráctiles. Cuando el cnidario cierra su boca, el volumen de la cavidad se mantiene fijo y el animal cambia de forma por la contracción de ciertas células seleccionadas. Los movimientos son coordinados por una red nerviosa. Los cnidarios no tienen cerebro y la red nerviosa no centralizada se asocia con estructuras sensoriales simples distribuidas en forma radial alrededor del cuerpo. Así, el animal puede detectar y responder del mismo modo a estímulos provenientes de todas las direcciones.

Como se resume en el cuadro 33-1, el filo Cnidaria se divide en cuatro clases principales: Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa y Anthozoa (fig. 33-7).

Hidrozoos

La mayoría de los hidrozoos alternan las formas de pólipo y medusa, como en el ciclo vital de Obelia (fig. 33-8). El estadio de pólipo, una colonia de pólipos interconectados en el caso de Obelia, se destaca más que el de medusa. Las hidras, uno de los pocos cnidarios que se encuentran en agua dulce, son hidrozoos excepcionales, pues solo existen en forma de pólipo. Cuando las condiciones ambientales son favorables, la hidra se reproduce de forma asexual por gemación, la formación de yemas que se desprenden del progenitor y forman un nuevo individuo con vida independiente (véase figura 13-2).

Cuando las condiciones ambientales se deterioran, las hidras se pueden reproducir sexualmente, formando cigotos resistentes que quedan en estado latente hasta encontrar condiciones favorables.

Escifozoos

En el ciclo de vida de los escifozoos predomina la forma medusa. Las medusas de la mayoría de las especies viven en el plancton. La mayoría de los escifozoos de la costa pasan por un breve estadio de pólipo durante su ciclo vital, mientras que los que viven en el océano, por lo general, carecen por completo el estadio de pólipo.

Cuadro 33-1. Clases del filo Cnidaria

Clase y ejemplos

Hydrozoa (Fragata de guerra portuguesa, hidras, Obelia, algunos corales; véase figuras 33-7a y 33-8)

Scyphozoa (medusas, ortigas de mar; véase figura 33-7b)

Cubozoa (cubomedusas, avispas de mar; véase figura 33-7c)

Anthozoa (anémonas de mar, la mayoría de los corales, abanicos de mar; véase figura 33-7d)

Características principales

En su mayoría marinos, algunos de agua dulce; formas de pólipo y de medusa en la mayoría de las especies; el estadio de pólipo, a menudo es colonial

Todos marinos; estadio de pólipo reducido; nadan libremente; medusas de hasta 2 m de diámetro

Todos marinos; medusa en forma de cubo; ojos complejos

Todos marinos; estadio de medusa ausente; en su mayoría, sésiles; muchos coloniales



(a) Estos pólipos coloniales son miembros de la clase Hydrozoa.

(b) Muchas especies de medusas (clase Scyphozoa), como la de esta imagen, son bioluminiscentes. Los esquifozoos más grandes tienen un cuerpo en forma de campana de hasta 2 m de diámetro con tentáculos de más de 100 m de longitud.

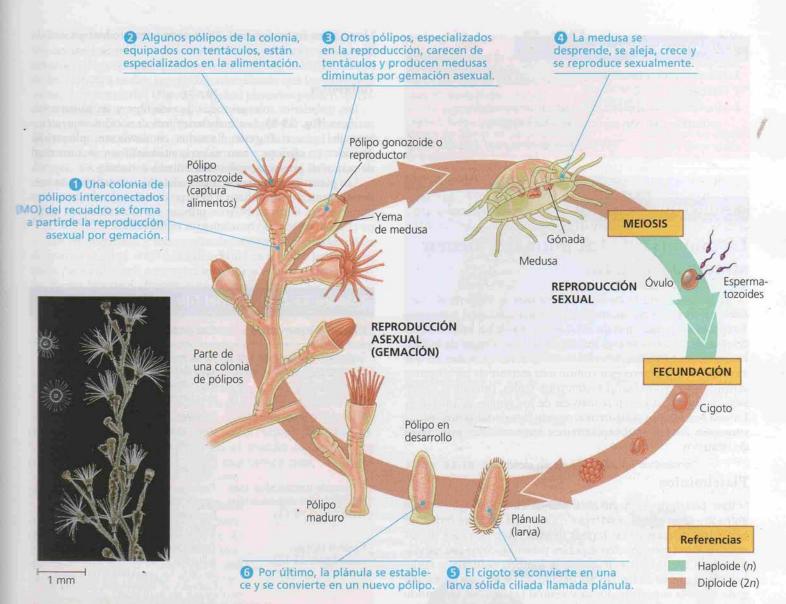


(c) La avispa de mar (Chironex fleckeri) es miembro de la clase Cubozoa. Su veneno, con el que puede afectar a peces y otras presas grandes, es más potente que el veneno de la cobra.



(d) Las anémonas de mar y otros miembros de la clase Anthozoa existen solo en forma de pólipo.

▲ Fig. 33-7. Cnidarios.



▲ Fig. 33-8. Ciclo de vida del hidrozoio Obelia. El estadio de pólipo es asexual y el estadio de medusa es sexual; estos dos estadios se alternan y uno da lugar al otro. Esto no debe confundirse con la alternancia de generaciones de las plantas y de algunas algas. Tanto el pólipo como la medusa son organismos diploides (como en todos los animales, solo los gametos de Obelia son haploides). Por el contrario, las plantas tienen una generación haploide y una diploide.

Cubozoos

Como indica su nombre (que significa "animales en forma de cubo"), los cubozoos tienen un estadio de medusa en forma de caja. Se pueden distinguir de los escifozoos por otras características, como la presencia de ojos complejos embebidos en el margen de su medusa. Los cubozoos, que, por lo general, viven en océanos tropicales, a menudo están equipados con cnidocitos muy tóxicos. La avispa de mar (Chironex fleckeri), un cubo-200 que vive lejos de la costa en el norte de Australia, es uno de los organismos más mortales del mundo: su picadura causa un intenso dolor y puede producir insuficiencia respiratoria, paro cardíaco y muerte en pocos minutos. La cantidad de veneno que posee una sola avispa de mar es suficiente para matar a 60 personas. El veneno de la avispa de mar no es mortal para todos los animales; las tortugas de mar tienen defensas contra él, lo que les permite alimentarse de estos cubozoos en grandes cantidades.

Antozoos

Las anémonas de mar y los corales pertenecen a la clase Anthozoa ("animales con forma de flor"). Éstos existen solo en forma de pólipos. Los corales viven en forma solitaria o formando colonias y secretan una sustancia que forma un esqueleto externo rígido de carbonato de calcio. Cada generación de pólipos crece sobre los restos del esqueleto de las generaciones anteriores y, así, construyen "rocas" con formas características de la especie. Estos esqueletos constituyen los llamados corales.

Los arrecifes de coral son para los mares tropicales lo que la selva es para las tierras tropicales: representan el hábitat de una gran cantidad de especies. Por desgracia, al igual que las selvas tropicales, los arrecifes de coral están siendo destruidos a una velocidad alarmante a causa de la actividad humana. Las principales amenazas son la contaminación y la pesca excesiva; el calentamiento global también puede contribuir a su destrucción. Examinaremos este problema con mayor detalle en el capítulo 54.

Evaluación de conceptos

- 1. Compare y contraste las formas pólipo y medusa de los cnidarios.
- 2. Describa la estructura y la función de las células urticantes que dan su nombre a los cnidarios.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 55

La mayoría de los animales tienen simetría bilateral

La gran mayoría de las especies animales pertenecen al clado Bilateria, formado por animales con simetría bilateral y desarrollo triblástico (véase capítulo 32). La mayoría de los bilaterios son celomados. Todavía se está investigando la secuencia de la evolución de los bilaterios, pero los investigadores coinciden en que es probable que el antecesor común más reciente de los bilaterios actuales haya existido en el Proterozoico tardío. Durante la explosión cámbrica, surgieron la mayoría de los grupos de bilaterios. En esta sección nos ocuparemos de seis filos de bilaterios; en los conceptos 33-4 y 33-8 exploraremos otros seis filos principales de bilaterios.

Platelmintos

Los platelmintos o gusanos planos (filo Platyhelminthes) viven en agua salada o en agua dulce y en hábitats terrestres húmedos. Además de las formas de vida libre, entre los platelmintos se incluyen muchas especies parásitas, como los esquistosomas (Schistosoma mansoni) y la lombriz solitaria o tenia. Los platelmintos se llaman así debido a que su cuerpo es delgado entre la superficie dorsal y ventral (aplanados en sentido dorsoventral; platelminto significa "gusano plano"). Las especies más pequeñas de platelmintos son casi microscópicas, mientras que algunas lombrices solitarias pueden medir hasta 20 m de longitud (el término gusano o lombriz no es un nombre taxonómico formal, sino un término general que se refiere a animales con cuerpo largo y delgado).

Los platelmintos tienen desarrollo triblástico, pero son acelomados (animales que carecen de cavidad corporal). Su forma plana permite que todas sus células estén en contacto con el agua, lo cual permite el intercambio de gases y la eliminación de los deshechos de nitrógeno (amoníaco) por difusión a través de la superficie del cuerpo. Los platelmintos no poseen órganos especializados para el intercambio de gases ni para la circulación y su aparato excretor, muy simple, funciona, sobre todo, para mantener el equilibrio osmótico con el medio. Este aparato está formado por células ciliadas llamadas células flamígeras que mueven el líquido a través de conductos ramificados que se abren hacia el exterior (véase figura 44-10). La mayoría de los platelmintos tienen una cavidad gastrovascular con una sola abertura. Las ramas finas de la cavidad gastrovascular distribuyen el alimento por todo el animal.

Los platelmintos se dividen en cuatro clases (cuadro 33-2): Turbellaria (la mayoría de los gusanos planos de vida libre), Monogenea (monogéneos), Trematoda (trematodos) y Cestoda (tenia)

Turbelarios

Los turbelarios son casi todos de vida libre y, en su mayoría, marinos (fig. 33-9). Los turbelarios más conocidos son miembros del género Dugesia, llamados comúnmente, planarios. Abundan en charcos y arroyos no contaminados y se alimentan de pequeñas presas animales o de animales muertos.

Los planarios se trasladan utilizando cilios ubicados en su epidermis ventral y se deslizan a lo largo de una película de mucus que secretan. Otros turbelarios utilizan sus músculos para nadar en el agua, realizando movimientos ondulatorios.

Cuadro 33-2. Clases del filo Platyhelminthes

Clase y ejemplos Características principales

Turbellaria (la mayoría son platelmintos de vida libre. como Dugesia; véanse figuras 33-9 y 33-10)

Monogenea (monogéneos)

Trematoda (trematodos, tam-

bién llamados esquistosomas;

Cestoda (tenias: véase figura 33-12)

véase figura 33-11)

En su mayoría marinos, algunos de agua dulce, pocos terrestres; depredadores y carroñeros; superficie del cuerpo ciliada

Parásitos marinos y de agua dulce; la mayoría infectan las superficies externas de los peces; ciclo de vida simple; la larva ciliada comienza la infección en el huésped

Parásitos, casi siempre de los vertebrados; se adhieren al huésped mediante dos ventosas; la mayoría tienen un huésped intermedio

Parásitos de los vertebrados; se adhieren al huésped por medio del escólex; los proglótidos producen huevos y se desprenden después de la fecundación; no poseen cabeza ni sistema digestivo; tienen uno o más huéspedes intermedios



▲ Fig. 33-9. Platelminto marino (clase Turbellaria).

La cabeza de los planarios está equipada con un par de puntos oculares sensibles a la luz y aletas laterales que detectan la presencia de sustancias químicas específicas. El sistema nervioso de los planarios es más complejo y centralizado que las redes nerviosas de los cnidarios (fig. 33-10). Los planarios pueden aprender a modificar sus respuestas a los estímulos.

La reproducción de los planarios es asexual por regeneración. El progenitor se divide en su parte media y cada mitad regenera la parte restante. También pueden tener reproducción sexual. Aunque los planarios son hermafroditas, existe la fecundación cruzada entre dos individuos por copulación.

Monogéneos y trematodos

Los monogéneos y los trematodos viven como parásitos en el interior o sobre otros animales. Muchos de ellos tienen ventosas para adherirse a órganos internos o a la superficie externa de su huésped. Poseen una cubierta rígida que ayuda a proteger al parásito dentro del huésped. Los órganos reproductores ocupan casi todo el interior del cuerpo del gusano.

Como grupo, los trematodos parasitan a un amplio intervalo de huéspedes y la mayoría de las especies tienen ciclos vitales complejos, en los que alternan estadios sexuales y asexuales. Muchos trematodos requieren un huésped intermedio para el desarrollo de las larvas antes de infectar al huésped definitivo (por lo general, un vertebrado), en el que vive el gusano adulto. Por ejemplo, los trematodos que parasitan a los seres humanos pasan parte de sus vidas en el caracol (fig. 33-11). Los 200 millones de personas en el mundo infectadas por esquistosomas (Schistosoma) sufren esquistosomiasis, una enfermedad que se manifiesta con dolor, ane-

mia y disentería.

Los trematodos que viven en distintos huéspedes tienen diferentes demandas que los animales de vida libre. El esquistosoma, por ejemplo, debe evadir los sistemas inmunológicos del caracol y del ser humano. Para lograrlo, imita a las proteínas de superficie de su huésped y se crea un camuflaje inmunológico parcial. También libera moléculas que manipulan el sistema inmunológico del huésped para que tolere la existencia del parásito. Estas defensas son tan eficaces que un parásito individual puede sobrevivir en el ser humano durante más de 40 años.

La mayoría de los monogéneos son parásitos externos de los peces. El ciclo de vida de los monogéneos es relativamente simple: una larva ciliada de vida libre que se desplaza por el agua inicia la infección en el huésped. Los monogéneos se clasifican como trematodos, aunque por sus características estructurales y químicas están más relacionados con la tenia.

Lombriz solitaria o tenias

Las tenias (clase Cestoidea) también son parásitas (fig. 33-12). Por lo gene-

células que tapizan la cavidad Faringe. La boca se encuentra gastrovascular, que posee tres en el extremo de la faringe ramas, cada una con ramificamuscular, que se extiende desde ciones delgadas que le permiten la zona ventral del animal. aumentar su superficie. Vierte jugos digestivos sobre su presa y luego succiona pequeños trozos de alimento hacia la cavidad Los restos no digeridos son eliminados gastrovascular, donde continúa la digestión. por la boca. Cavidad gastrovascular Cordones nerviosos ven-Ganglios. Posee un par de ganglios ubicados cerca de las principales trales. Los ganglios se fuentes sensitivas en el extremo continúan con un par de cordones nerviosos ventrales anterior, que son agrupaciones

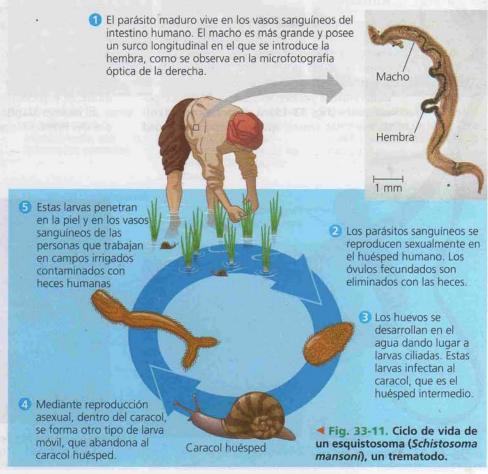
La digestión se completa en las

ubicados a lo largo del

cuerpo.

▲ Fig. 33-10. Anatomía de un planario, un turbelario.

densas de células nerviosas.



ral, los adultos viven, dentro de los vertebrados, incluido el ser humano. En muchas tenias, el extremo anterior o escólex posee ventosas y ganchos que le permiten fijarse a la pared intestinal de su huésped. La tenia carece de cavidad gastrovascular, absorbe los nutrientes liberados por la digestión en el intestino del huésped. La absorción se produce a través de la superficie del gusano.

A continuación del escólex poseen una cinta larga compuesta por unidades llamadas proglótidos, que son bolsas de órganos sexuales. Los proglótidos maduros, cargados con miles de huevos, se liberan del extremo posterior del gusano maduro y salen del cuerpo del huésped con las heces. En un tipo de ciclo de vida, las heces humanas contaminan el agua o los alimentos de huéspedes intermedios, como los cerdos o el ganado vacuno, y los huevos del gusano se convierten en larvas que se enquistan en los músculos de estos animales. El ser humano adquiere las larvas al comer alimentos crudos contaminados con quistes y las larvas se convierten en individuos adultos dentro del cuerpo del ser humano. Las tenias de mayor tamaño pueden bloquear los intestinos y sustraer del huésped humano suficientes nutrientes como para causar deficiencias nutricionales. La tenia adulta se puede eliminar mediante la administración oral de un fármaco llamado niclosamida.

Rotiferos

Los rotíferos (filo Rotifera) son animales diminutos que habitan en agua dulce, en océanos y en suelos húmedos. Su tamaño varía desde unos 50 µm hasta 2 mm y son más pequeños que muchos protistas, aunque son multicelulares y tienen sistemas de órganos especializados (fig. 33-13). A diferencia de los cnidarios y las tenias, que poseen una cavidad

gastrovascular, los rotíferos tienen un canal alimentario, un tubo digestivo con boca y ano separados. Los órganos internos se encuentran en el seudoceloma, una cavidad corporal que no está revestida totalmente por el mesodermo (véase fig. 32-8b). El líquido del seudoceloma sirve como esqueleto hidrostático (véase capítulo 49). El movimiento del cuerpo de un rotífero distribuye el líquido por todo el cuerpo, haciendo circular los nutrientes y los deshechos en estos pequeños animales.

La palabra rotifero, derivada del latín, "que posee ruedas", y hace referencia a la corona de cilios que atrae una corriente de agua dentro de la boca. En la parte posterior de la boca se encuentra una región del tracto digestivo llamada faringe que posee mandíbulas que trituran el alimento, en especial, microor-

ganismos suspendidos en el agua.

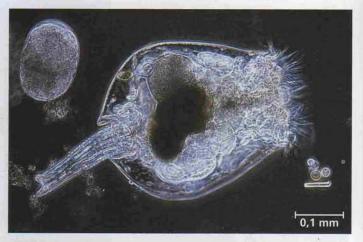
Los rotíferos tienen formas de reproducción poco comunes. Algunas especies están constituidas solo por hembras que producen más hembras a partir de huevos no fecundados; esta forma de reproducción se llama partenogénesis. Otras especies producen dos tipos de huevos que se desarrollan por partenogénesis, un tipo forma hembras y el otro tipo forma machos simplificados que no pueden alimentarse por sí solos. Estos machos sobreviven el tiempo suficiente como para producir espermatozoides que fecundan a los óvulos, que forman cigotos resistentes que pueden sobrevivir cuando las aguas se secan. Cuando las condiciones son favorables, los cigotos salen de su letargo y forman una nueva generación de hembras que se reproducen por partenogénesis hasta que las condiciones vuelven a ser desfavorables.

Es un enigma el hecho de que tantas especies de rotíferos puedan sobrevivir sin machos. La gran mayoría de los animales y plantas se reproducen sexualmente, al menos parte del tiempo, y la reproducción sexual tiene ciertas ventajas sobre la reproducción asexual. Por ejemplo, las especies que se reproducen de forma asexual tienden a acumular mutaciones dañinas en sus genomas más rápido que las especies que se reproducen sexualmente. Como consecuencia de esto, las especies de reproducción asexual deben tener un índice de extinción mayor y un menor indice de especiación.

El biólogo Matthew Meselson, de la Harvard University, ganador del Premio Nobel, está estudiando un tipo de rotíferos ase-



▲ Fig. 33-12. Anatomía de una lombriz solitaria o tenia. En el recuadro se observa el escólex visto de cerca (MEB coloreada).



▲ Fig. 33-13. Rotífero. Estos pseudocelomados, más pequeños que muchos protistas, generalmente tienen una anatomía más compleja que los gusanos planos (MO).

xuales llamados Bdelloidea. Se conocen unas 360 especies de rotíferos bdelloideos, y todas ellas se reproducen por partenogénesis sin intervención de machos. Los paleontólogos han descubierto rotíferos bdelloideos preservados en ámbar de 35 millones de años de antigüedad, y la morfología de estos fósiles se asemeja solo a la forma femenina, sin evidencia de que haya machos. Comparando el DNA de los bdelloideos con el de sus parientes rotíferos más cercanos con reproducción sexual, Meselson y sus colegas llegaron a la conclusión de que los bdelloideos han sido organismos asexuales durante más de 35 millones de años. Cómo lograron estos animales burlar la regla general contra la asexualidad a largo plazo, sigue siendo un misterio.

Lofoforados: ectoproctos, forónidos y braquiópodos

Los bilaterios de tres filos -Ectoprocta, Phoronida y

Brachiopoda- se denominan de manera tradicional lofoforados, pues poseen un lofóforo, una corona circular o en herradura de tentáculos ciliados alrededor de la boca (véase figura 32-13a). A medida que los cilios atraen agua hacia la boca, los tentáculos atrapan las partículas de alimento suspendidas en el agua. La presencia de este complejo aparato en los lofoforados sugiere que estos tres filos están relacionados entre sí. Otras similitudes, como la presencia de un canal alimentario en forma de U y la ausencia de cabeza distinguible, son adaptaciones a la vida sésil. A diferencia de los gusanos planos, que carecen de cavidad corporal, y de los rotiferos, que poseen un seudoceloma, los lofoforados poseen un celoma verdadero completamente revestido de mesodermo (véase figura 32-8a).

Los ectoproctos (del griego ecto, fuera, y procto, ano) son animales que forman colonias que de modo superficial se asemejan a las plantas (su nombre común, briozoarios, significa "animales musgo"). En la mayoría de las especies, la colonia está encerrada en un exoesqueleto rígido con poros a través de los cuales se extiende el lofóforo (fig. 33-14a). La mayoría de las especies de ectoproctos viven en el mar, donde son unos de los animales sésiles más extendidos y numerosos. Varias especies son importantes formadoras de arrecifes. Los ectoproctos también viven en lagos y ríos. Sobre las rocas o ramas sumergidas se forman colonias de Pectinatella magnifica, un ectoprocto de aguas dulces, que puede formar una masa redonda gelatinosa de más de 10 metros de ancho.

Los **forónidos** son gusanos marinos entubados que pueden medir desde 1 mm hasta 50 cm de longitud. Algunas especies viven sepultadas en la arena dentro de tubos de quitina. Extienden su lofóforo

desde la abertura del tubo y lo esconden en caso de peligro **(fig. 33-14b)**.

Los **braquiópodos**, o conchas lámpara, son similares a las almejas y otros moluscos de concha bivalvos, pero las valvas de la concha del braquiópodo son dorsal y ventral, a diferencia de las valvas laterales de las almejas (**fig. 33-14c**). Todos los braquiópodos son marinos. La mayoría están adheridos al suelo marino mediante un pedúnculo y apenas abren su concha para permitir el flujo de agua sobre el lofóforo. Los braquiópodos actuales son restos de un pasado mucho más rico que incluyó 30 000 especies en el Paleozoico y Mesozoico. *Lingula*, un braquiópodo actual, es casi idéntico a los braquiópodos que vivieron hace 400 millones de años.

Nemertinos

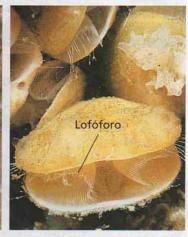
Los miembros del filo Nemertea se llaman comúnmente gusanos de cinta (fig. 33-15). El cuerpo de los nemertinos es



(a) Los ectoproctos, como Membra-nipora membranacea, son lofoforados coloniales.

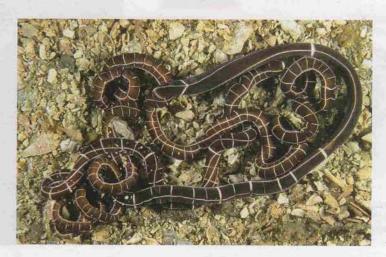


(b) En los forónidos como Phoronis hippocrepia, el lofóforo y la boca se encuentran en uno de los extremos de un tronco elongado.



(c) Los braquiópodos tienen una concha en forma de bisagra. La concha tiene una parte dorsal y otra ventral.

▲ Fig. 33-14. Lofoforados.



▼ Fig. 33-15.
Gusano de cinta, filo Nemertea.

ral, los adultos viven, dentro de los vertebrados, incluido el ser humano. En muchas tenias, el extremo anterior o escólex posee ventosas y ganchos que le permiten fijarse a la pared intestinal de su huésped. La tenia carece de cavidad gastrovascular, absorbe los nutrientes liberados por la digestión en el intestino del huésped. La absorción se produce a través de la superficie del gusano.

> A continuación del escólex poseen una cinta larga compuesta por unidades llamadas proglótidos, que son bolsas de órganos sexuales. Los proglótidos maduros, cargados con miles de huevos, se liberan del extremo posterior del gusano maduro y salen del cuerpo del huésped con las heces. En un tipo de ciclo de vida, las heces humanas contaminan el agua o los alimentos de huéspedes intermedios, como los cerdos o el ganado vacuno, y los huevos del gusano se convierten en larvas que se enquistan en los músculos de estos animales. El ser humano adquiere las larvas al comer alimentos crudos contaminados con quistes y las larvas se convierten en individuos adultos dentro del cuerpo del ser humano. Las tenias de mayor tamaño pueden bloquear los intestinos y sustraer del huésped humano suficientes nutrientes como para causar deficiencias nutricionales. La tenia adulta se puede eliminar mediante la administración oral de un fármaco llamado niclosamida.

Rotiferos

Los rotíferos (filo Rotifera) son animales diminutos que habitan en agua dulce, en océanos y en suelos húmedos. Su tamaño varía desde unos 50 µm hasta 2 mm y son más pequeños que muchos protistas, aunque son multicelulares y tienen sistemas de órganos especializados (fig. 33-13). A diferencia de los cnidarios y las tenias, que poseen una cavidad gastrovascular, los rotíferos tienen un canal alimentario, un tubo digestivo con boca y ano separados. Los órganos internos se encuentran en el seudoceloma, una cavidad corporal que no está revestida totalmente por el mesodermo (véase fig. 32-8b). El líquido del seudoceloma sirve como esqueleto hidrostático (véase capítulo 49). El movimiento del cuerpo de un rotífero distribuye el líquido por todo el cuerpo, haciendo circular los nutrientes y los deshechos en estos pequeños animales.

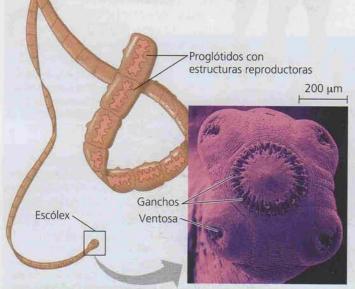
La palabra rotifero, derivada del latín, "que posee ruedas", y hace referencia a la corona de cilios que atrae una corriente de agua dentro de la boca. En la parte posterior de la boca se encuentra una región del tracto digestivo llamada faringe que posee mandíbulas que trituran el alimento, en especial, microor-

ganismos suspendidos en el agua.

Los rotiferos tienen formas de reproducción poco comunes. Algunas especies están constituidas solo por hembras que producen más hembras a partir de huevos no fecundados; esta forma de reproducción se llama partenogénesis. Otras especies producen dos tipos de huevos que se desarrollan por partenogénesis, un tipo forma hembras y el otro tipo forma machos simplificados que no pueden alimentarse por sí solos. Estos machos sobreviven el tiempo suficiente como para producir espermatozoides que fecundan a los óvulos, que forman cigotos resistentes que pueden sobrevivir cuando las aguas se secan. Cuando las condiciones son favorables, los cigotos salen de su letargo y forman una nueva generación de hembras que se reproducen por partenogénesis hasta que las condiciones vuelven a ser desfavorables.

Es un enigma el hecho de que tantas especies de rotíferos puedan sobrevivir sin machos. La gran mayoría de los animales y plantas se reproducen sexualmente, al menos parte del tiempo, y la reproducción sexual tiene ciertas ventajas sobre la reproducción asexual. Por ejemplo, las especies que se reproducen de forma asexual tienden a acumular mutaciones dañinas en sus genomas más rápido que las especies que se reproducen sexualmente. Como consecuencia de esto, las especies de reproducción asexual deben tener un índice de extinción mayor y un menor índice de especiación.

El biólogo Matthew Meselson, de la Harvard University, ganador del Premio Nobel, está estudiando un tipo de rotíferos ase-



A Fig. 33-12. Anatomía de una lombriz solitaria o tenia. En el recuadro se observa el escólex visto de cerca (MEB coloreada).

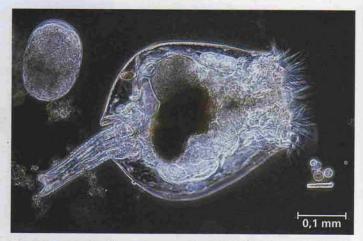


Fig. 33-13. Rotífero. Estos pseudocelomados, más pequeños que muchos protistas, generalmente tienen una anatomía más compleja que los gusanos planos (MO).

xuales llamados Bdelloidea. Se conocen unas 360 especies de rotíferos bdelloideos, y todas ellas se reproducen por partenogénesis sin intervención de machos. Los paleontólogos han descubierto rotíferos bdelloideos preservados en ámbar de 35 millones de años de antigüedad, y la morfología de estos fósiles se asemeja solo a la forma femenina, sin evidencia de que haya machos. Comparando el DNA de los bdelloideos con el de sus parientes rotíferos más cercanos con reproducción sexual, Meselson y sus colegas llegaron a la conclusión de que los bdelloideos han sido organismos asexuales durante más de 35 millones de años. Cómo lograron estos animales burlar la regla general contra la asexualidad a largo plazo, sigue siendo un misterio.

Lofoforados: ectoproctos, forónidos y braquiópodos

Los bilaterios de tres filos -Ectoprocta, Phoronida y

Brachiopoda- se denominan de manera tradicional lofoforados, pues poseen un lofóforo, una corona circular o en herradura de tentáculos ciliados alrededor de la boca (véase figura 32-13a). A medida que los cilios atraen agua hacia la boca, los tentáculos atrapan las partículas de alimento suspendidas en el agua. La presencia de este complejo aparato en los lofoforados sugiere que estos tres filos están relacionados entre sí. Otras similitudes, como la presencia de un canal alimentario en forma de U y la ausencia de cabeza distinguible, son adaptaciones a la vida sésil. A diferencia de los gusanos planos, que carecen de cavidad corporal, y de los rotíferos, que poseen un seudoceloma, los lofoforados poseen un celoma verdadero completamente revestido de mesodermo (véase figura 32-8a).

Los ectoproctos (del griego ecto, fuera, y procto, ano) son animales que forman colonias que de modo superficial se asemejan a las plantas (su nombre común, briozoarios, significa "animales musgo"). En la mayoría de las especies, la colonia está encerrada en un exoesqueleto rígido con poros a través de los cuales se extiende el lofóforo (fig. 33-14a). La mayoría de las especies de ectoproctos viven en el mar, donde son unos de los animales sésiles más extendidos y numerosos. Varias especies son importantes formadoras de arrecifes. Los ectoproctos también viven en lagos y ríos. Sobre las rocas o ramas sumergidas se forman colonias de Pectinatella magnifica, un ectoprocto de aguas dulces, que puede formar una masa redonda gelatinosa de más de 10 metros de ancho.

Los **forónidos** son gusanos marinos entubados que pueden medir desde 1 mm hasta 50 cm de longitud. Algunas especies viven sepultadas en la arena dentro de tubos de quitina. Extienden su lofóforo

desde la abertura del tubo y lo esconden en caso de peligro (fig. 33-14b).

Los braquiópodos, o conchas lámpara, son similares a las almejas y otros moluscos de concha bivalvos, pero las valvas de la concha del braquiópodo son dorsal y ventral, a diferencia de las valvas laterales de las almejas (fig. 33-14c). Todos los braquiópodos son marinos. La mayoría están adheridos al suelo marino mediante un pedúnculo y apenas abren su concha para permitir el flujo de agua sobre el lofóforo. Los braquiópodos actuales son restos de un pasado mucho más rico que incluyó 30 000 especies en el Paleozoico y Mesozoico. Lingula, un braquiópodo actual, es casi idéntico a los braquiópodos que vivieron hace 400 millones de años.

Nemertinos

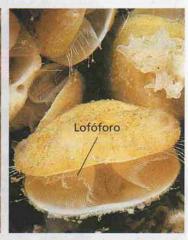
Los miembros del filo Nemertea se llaman comúnmente gusanos de cinta (fig. 33-15). El cuerpo de los nemertinos es



(a) Los ectoproctos, como Membra-nipora membranacea, son lofoforados coloniales.



(b) En los forónidos como Phoronis hippocrepia, el lofóforo y la boca se encuentran en uno de los extremos de un tronco elongado.



(c) Los braquiópodos tienen una concha en forma de bisagra. La concha tiene una parte dorsal y otra ventral.

▲ Fig. 33-14. Lofoforados.



▼ Fig. 33-15.
Gusano de cinta, filo Nemertea.

acelomado, como el de los platelmintos, pero contiene una pequeña bolsa con líquido que podría ser una versión reducida de un celoma. La bolsa y el líquido manejan de forma hidráulica una probóscide extensible, que se despliega de manera rápida hacia fuera del cuerpo del gusano y, en muchos casos, lanza una toxina hacia su presa.

Los nemertinos pueden medir desde menos de 1 mm hasta varios metros de longitud. Casi todos los miembros de este filo son marinos, pero algunas especies habitan en agua dulce o en suelos húmedos. Algunos son nadadores activos; otros se esconden en la arena.

Los sistemas nervioso, sensorial y excretor de los nemertinos son similares a los de los platelmintos. Pero el filo Nemertea, además de poseer una probóscide, posee otras dos características anatómicas que no se encuentran en los gusanos planos; un canal alimentario y un sistema circulatorio cerrado, en el cual la sangre se encuentra dentro de vasos y se diferencia de los líquidos de la cavidad corporal. Los nemertinos no poseen corazón; su sangre se propulsa por acción de los músculos que presionan sobre los vasos.

Evaluación de conceptos

- Explique como puede sobrevivir la tenia sin celoma. boca, sistema digestivo ni sistema excretor.
- 2. ¿La presencia o ausencia de canal alimentario se relaciona con el tamaño de un animal? Justifique su respuesta con dos ejemplos.
- 3. Explique por qué los ectoproctos se asemejan más a los corales no bilaterios que a sus parientes cercanos bilaterios, en cuanto a su función.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 35-4

Los moluscos tienen un pie muscular, una masa visceral y un manto

Los caracoles y las babosas, las ostras y las almejas, y los pulpos y los calamares son moluscos (filo Mollusca). La mayoría de los moluscos son marinos, aunque algunos viven en aguas dulces, y ciertos caracoles y babosas viven en la arena. Los moluscos son animales de cuerpo blando (del latín molluscus, blando), pero la mayoría de ellos están protegidos por una concha rígida de carbonato de calcio. Las babosas, el calamar y el pulpo han perdido por completo su concha durante la evolución, o conservan

una concha interna pequeña.

A pesar de las diferencias aparentes, todos los moluscos tienen el mismo esquema corporal (fig. 33-16). Su cuerpo posee tres partes principales: un pie muscular, por lo general, utilizado para el movimiento, una masa visceral que contiene la mayor parte de los órganos, y un manto, que es un pliegue de tejido que envuelve la masa visceral y secreta la concha (si la poseen). En muchos moluscos, el manto se extiende por fuera de la masa visceral, y produce una cavidad llena de agua, la cavidad del manto, en la que se encuentran las branquias, el ano y los poros excretores. Muchos moluscos se alimentan usando un órgano en forma de banda llamado rádula con el que raspan el alimento.

La mayoría de los moluscos tienen sexos separados, y poseen gónadas (ovarios o testículos) ubicadas en la masa visceral. Sin embargo, muchos caracoles son hermafroditas. El ciclo vital de muchos moluscos marinos tiene un estadio de larva ciliada. llamada trocófora, que es característica también de los anélidos marinos (gusanos segmentados) y de otros invertebrados (véase figura 32-13b).

El esquema corporal básico de los moluscos ha evolucionado de diversas maneras y se diferencian ocho clases en este filo.

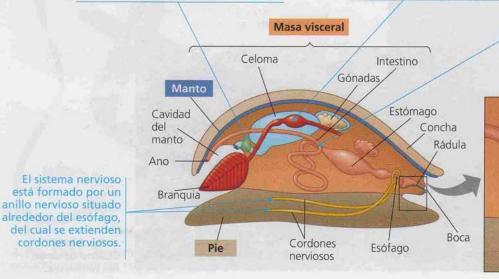
> El tubo digestivo es largo y se encuentra enrollado en la masa

▼ Fig. 33-16. Esquema corporal básico de un molusco.

Nefridio. Los órganos excretores, llamados nefridios, eliminan los deshechos metabólicos de la hemolinfa.

Corazón. La mayoría de los moluscos tienen un sistema circulatorio abierto. El corazón, de ubicación dorsal bombea, un líquido llamado hemolinfa a través de las arterias hacia los senos (espacios corporales). Por lo tanto, los órganos del molusco están siempre bañados de hemolinfa.

visceral.



Rádula. En muchas especies de moluscos, la región de la boca contiene un órgano alimentario raspador llamado rádula. Este cinturón de dientes curvados hacia atrás se desliza hacia adelante y atrás raspando y excavando como una retroexcavadora

650

Estudiaremos aquí cuatro de estas clases (cuadro 33-3): Polyplacophora (quitones), Gastropoda (caracoles y babosas), Bivalvia (almejas, ostras y otros bivalvos) y Cephalopoda (calamares, pulpos, jibias o sepias y nautilos).

Quitones

Los quitones tienen un cuerpo ovalado y una concha dividida en ocho placas dorsales (fig. 33-17); el cuerpo en sí, sin embargo, no está segmentado. Estos animales marinos se encuentran adheridos a las rocas en la orilla y se pueden ver cuando hay marea baja. Si tratamos de retirar un quitón con la mano, nos sorprenderemos del modo en que está adherido a la roca por la

Cuadro 33-3. Principales clases del filo Molusco

Clase y ejemplos Características principales Polyplacophora (quitones; Marinos; concha con ocho placas; pie véase figura 33-17) para locomoción; rádula; no poseen Gastropoda (caracoles, Marinos, de agua dulce o terrestres; babosas; véanse figuras cuerpo asimétrico, generalmente, con 33-18 y 33-19) concha en espiral; concha reducida o en algunos ausente; pie para locomoción; rádula Bivalvia (almejas, mejillones, Marinos y de agua dulce; concha vieiras, ostras; véase figuras aplanada con dos valvas; cabeza 33-20 y 33-21) reducida; branquias pares; no poseen rádula; la mayoría son suspensívoros; el manto forma sifones Cephalopoda (calamares, Marinos; cabeza rodeada de tentáculos que le permiten agarrarse, pulpos, libias o sepias. nautilos; véase figura 33-22) muchas veces con ventosas; concha externa, interna o ausente; boca con o sin rádula; locomoción por propulsión mediante el sifón

constituido a partir del pie



▲ Fig. 33-17. Quitón. Este quitón que se aferra y se adhiere a las rocas en la zona intermareal, presenta el caparazón de ocho placas característico de los moluscos de la clase Polyplacophora.

acción de succión de su pie. El quitón también puede utilizar el pie para deslizarse lentamente sobre la superficie de la roca. Los quitones utilizan su rádula para cortar e ingerir algas.

Gasterópodos

Cerca de tres cuartas partes de las especies vivientes de moluscos son gasterópodos (fig. 33-18). La mayoría de los gasterópodos son marinos, pero existen también muchas especies de agua dulce; entre los gasterópodos adaptados al medio terrestre se encuentran los caracoles de jardín y las babosas.

La característica más distintiva de la clase Gastropoda es un proceso del desarrollo denominado torsión. Al desarrollarse el embrión de los gasterópodos, su masa visceral rota 180°, haciendo que el ano y la cavidad del manto enrollen por encima de la cabeza (fig. 33-19). Después de la torsión, algunos de los órganos bilaterales se reducen de tamaño o se pierden los de un lado del cuerpo. No debemos confundir la torsión con la formación de una concha espiral, que es un proceso de desarrollo independiente.

La mayoría de los gasterópodos poseen una concha en forma de espiral única, dentro de la cual el animal se retrae en caso de peligro. La concha, por lo general, es cónica, pero en los abalones y las lapas es algo aplanada. Muchos gasterópodos poseen una cabeza



▲ Fig. 33-18. Gasterópodos.

(b) Babosa de mar. Los nudibranquios o babosas de mar, han perdido su concha durante la evolución.



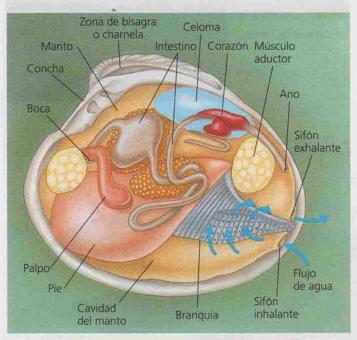
▲ Fig. 33-19. Resultados de la torsión en un gasterópodo. Debido a la torsión de la masa visceral durante el desarrollo embrionario, el tracto digestivo se enrolla y el ano se ubica cerca del extremo anterior del animal.

con ojos en los extremos de los tentáculos. Los gasterópodos se trasladan literalmente "a paso de caracol" por deslizamiento sobre su pie o mediante cilios. La mayoría de los gasterópodos utilizan su rádula para alimentarse de algas o plantas. Sin embargo, diversos grupos son depredadores y su rádula está modificada para cavar pozos en las conchas de otros moluscos o para despedazar a sus presas. En el caracol cónico, los dientes de la rádula forman dardos venenosos que utiliza para atrapar a sus presas.

Los caracoles terrestres carecen de las típicas branquias de la mayoría de los gasterópodos acuáticos; en cambio, el revestimiento de la cavidad del manto funciona como pulmón, donde se produce el intercambio de gases de la respiración.



▲ Fig. 33-20. Bivalvo. Esta vieira posee múltiples ojos (puntos de color azul oscuro) que se asoman de cada mitad de su concha en bisagra.



▲ Fig. 33-21. Anatomía de una almeja. Se ha quitado la mitad izquierda de la concha de la almeja. Las partículas de alimentos suspendidas en el agua que penetran a través del sifón inhalante son recogidas por las branquias y llevadas por los cilios y por aletas alargadas llamadas palpas hacia la boca.

Bivalvos

Los moluscos de la clase Bivalvia incluyen muchas especies de almejas, ostras, mejillones y vieiras. Los bivalvos poseen una concha dividida en dos mitades unidas a modo de bisagra en la línea dorsal media (fig. 33-20) y poderosos músculos aductores que los mantienen estrechamente unidos para proteger el cuerpo blando del animal. Los bivalvos no poseen una cabeza diferenciada y han perdido la rádula. Algunos bivalvos poseen ojos y tentáculos sensitivos a lo largo del borde externo del manto.

La cavidad del manto de los bivalvos contiene branquias que participan en la alimentación y en el intercambio de gases **(fig. 33-21)**. La mayoría de los bivalvos son suspensívoros. Atrapan partículas de alimento muy pequeñas del mucus que cubre las branquias, que son transportadas hacia la boca por acción de los cilios. El agua penetra en la cavidad del manto a través de un sifón inhalante, atraviesa las branquias y luego sale de la cavidad del manto por acción de un sifón exhalante.

La mayoría de los bivalvos tienen vida sedentaria, una característica adecuada para la alimentación suspensívora. Los mejillones sésiles secretan fibras que les permiten fijarse a rocas, muelles, botes y a las conchas de otros animales. Sin embargo, las almejas pueden introducirse en la arena o en el lodo utilizando su pie muscular como ancla, y las vieiras pueden moverse por el lecho marino mediante saltos rápidos al agitar sus conchas, como la dentadura artificial mecánica que se vende como artículo de broma.

Cefalópodos

Los cefalópodos son depredadores activos. Utilizan sus tentáculos para atrapar a sus presas y sus mandíbulas en forma de pico para inyectarle un veneno inmovilizante. Los cefalópodos poseen un pie que se ha modificado en forma de sifón muscular exhalante y en partes de los tentáculos y la cabeza (cefalópodo significa "cabeza con pies"). La mayoría de los pulpos se deslizan por la superficie del fondo del mar en busca de cangrejos y otros alimentos (fig. 33-22a). Los calamares se impulsan por propulsión; atraen agua hacia la cavidad del manto y luego expulsan un chorro de agua a través de un sifón exhalante (fig. 33-22b). Apuntan el sifón en distintas direcciones para orientar su desplazamiento.

La masa visceral de los cefalópodos está cubierta por un manto y la concha está reducida y es interna (en el calamar y en la sepia) o ausente (en muchos pulpos). En la actualidad sobrevive un pequeño grupo de cefalópodos con concha, el nautilo (fig. 33-22c).

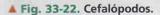
Los cefalópodos son los únicos moluscos que poseen un sistema circulatorio cerrado. Tienen también órganos sensoriales bien desarrollados y un cerebro complejo. En los depredadores veloces, la capacidad de aprender y comportarse de manera compleja es tal vez más importante que en otros animales sedentarios como las almejas.

Es probable que el antecesor del pulpo y del calamar haya sido un molusco con concha que adoptó un estilo de vida depredador y perdió su concha más tarde durante la evolución. Los cefalópodos con concha llamados **amonitas**, algunos de ellos tan grandes como ruedas de camión, fueron los principales invertebrados depredadores de los mares hace cientos de millones de años hasta su desaparición durante las extinciones masivas hacia finales del período Cretácico (véase capítulo 26).

La mayoría de las especies de calamares tienen una longitud menor de 75 cm, pero algunos son mucho más grandes. El calamar gigante (*Architeuthis dux*) durante mucho tiempo fue el calamar de mayor tamaño conocido, con un manto de hasta 2,25 m de longitud y una longitud total de 18 m. En 2003, sin embargo, se encontró cerca de la Antártida un ejemplar de la rara especie



(a) Los pulpos se consideran entre los invertebrados más inteligentes.





que posee una mandíbula en forma de pico y ojos bien desarrollados.



(c) El nautilo es el único cefalópodo viviente que posee una concha externa.

Mesonychoteuthis hamiltoni, con un manto de una longitud de 2,5 m. Algunos biólogos creen que este ejemplar era joven y estiman que los individuos adultos de esta especie pueden medir el doble. A diferencia de A. dux, que tiene grandes ventosas y pequeños dientes en sus tentáculos, M. hamiltoni posee barras rotativas en los extremos de sus tentáculos que pueden producir laceraciones mortales en sus presas.

Es probable que A. dux y M. hamiltoni pasen la mayor parte del tiempo en las profundidades del océano, donde se alimentan de grandes peces. Se han encontrado restos de ambas especies en el estómago del cachalote, que es posible que sea su único depredador natural. Los científicos nunca han observado ejemplares de esta especie de calamar en su hábitat natural. Estos gigantes marinos representan uno de los grandes misterios del mundo de los invertebrados.

Oligoquetos

juelas).

Los oligoquetos (oligochaetes, del griego oligo, pocos, y chaite, pelo largo) se denominan así por la presencia relativamente escasa de cerdas de quitina. Esta clase de gusanos segmentados incluye a la lombriz de tierra y a una variedad de especies acuáticas. La lombriz de tierra ingiere tierra a medida que se desplaza y

anillos fusionados. Los anélidos viven en el mar, en casi todos

los hábitats de agua dulce y en suelos húmedos. Su longitud

varía desde menos de 1 mm hasta 3 m, la longitud de la lom-

briz de tierra australiana gigante. El filo Annelida se divide en

tres clases (cuadro 33-4): Oligochaeta (lombrices de tierra y

sus parientes), Polychaeta (poliquetos) e Hirudinea (sangui-

Evaluación de conceptos

- 1. Explique cómo se relaciona la modificación del pie de los moluscos en los gasterópodos y cefalópodos con sus respectivos estilos de vida.
- ¿Cómo se diferenciaron los bivalvos a partir del esquema corporal básico de los moluscos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

Los anélidos son gusanos segmentados

Annelida significa "pequeños anillos", y hace referencia a la semejanza que tiene el cuerpo de los anélidos con una serie de

Cuadro 33-4. Clases del filo Annelida Clase y ejemplos Características principales

Oligochaeta (gusanos segmentados de agua dulce, marinos y terrestres, como la lombriz de tierra, véase figura 33-23)

Polychaeta (en su mayoría gusanos marinos segmentados; véase figura 33-24)

Hirudinea (sanguijuelas; véase figura 33-25)

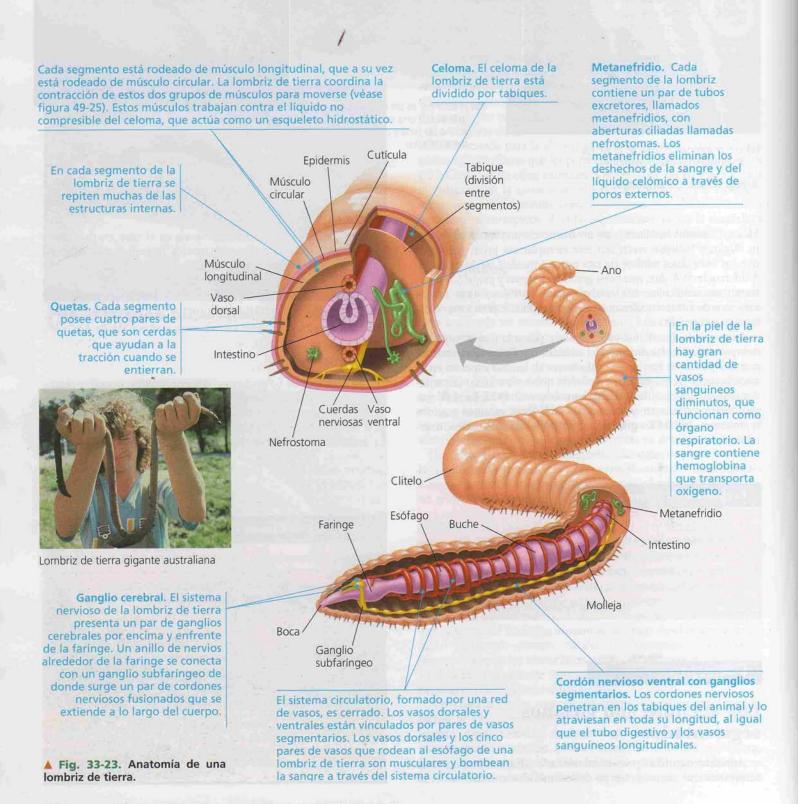
Cabeza reducida; no poseen parapodios, pero poseen quetas

Cabeza bien desarrollada; cada segmento posee parapodios con quetas; viven en tubos y son de vida libre

Cuerpo aplanado, con celoma reducido y segmentación; no poseen quetas, ventosas en el extremo anterior y posterior; parásitos, depredadores y carroneros

extrae los nutrientes de la tierra ingerida cuando ésta pasa por el canal alimentario. Las sustancias no digeridas, mezcladas con el mucus secretado en el canal, son expulsadas por el ano como deshechos. Los campesinos valoran a las lombrices porque remueven la tierra y sus deshechos mejoran la textura del suelo (Darwin estimó que en 10,4 hectáreas de tierra Británica hay unas 50 000 lombrices que producen 18 toneladas de deshechos al año). En la **figura 33-23** se muestra la anatomía de una lombriz, que es representativa de los anélidos.

Las lombrices son hermafroditas, pero tienen fertilización cruzada. Dos lombrices se aparean alineándose de modo que puedan intercambiar esperma, y luego se separan. El esperma recibido se almacena temporalmente mientras que un órgano llamado clitelio secreta un capullo mucoso. El capullo se desliza a lo largo de la lombriz y recoge los óvulos y luego los espermatozoides almacenados. Después, el capullo se separa de la cabeza de la lombriz y queda en el suelo mientras se desarrolla el embrión. Algunas lombrices también se reproducen de forma asexual por fragmentación seguido de regeneración.



Poliquetos

Cada segmento de un poliqueto posee un par de estructuras en forma de paletas o crestas llamadas parapodios ("casi pies") que ayudan a su locomoción (fig. 33-24). Cada parapodio tiene varias quetas, que son más numerosas que las de los oligoquetos. En muchos poliquetos, los parapodios están muy irrigados por

vasos sanguíneos y funcionan como branquias.

Los poliquetos constituyen una clase diversa y muy numerosa, y la mayoría de sus miembros son marinos. Algunas especies se trasladan arrastradas por la corriente o nadan entre el plancton; muchas de ellas se mueven por el fondo del mar o excavan pozos en los que se esconden, y otras viven en tubos. Algunos gusanos que habitan en tubos, como el gusano plumero, construyen sus tubos mezclando el mucus con trozos de arena y conchas rotas. Otros, como el gusano árbol de navidad (véase fig. 33-1), construyen sus tubos utilizando solamente sus propias secreciones.



Fig. 33-24. Poliqueto. Hesiolyra bergi vive en el lecho marino cerca de fuentes hidrotermales de las profundidades del mar.



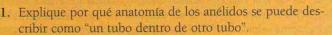
La mayoría de las sanguijuelas habitan en agua dulce, pero existen algunas especies marinas y terrestres que se encuentran en la vegetación húmeda. Las sanguijuelas pueden tener una longitud de 1 a 30 cm. Muchas de ellas son depredadoras y se alimentan de otros invertebrados, pero algunas son parásitas y succionan la sangre de los animales a los que se adhieren temporalmente, incluyendo al ser humano (fig. 33-25). Algunas especies parásitas poseen mandíbulas filosas con las que cortan la piel de sus presas y otras secretan enzimas que digieren y perforan la piel. Por lo general, el huésped no nota el ataque, pues la sanguijuela segrega una sustancia anestésica. Tras hacer la incisión, la sanguijuela secreta otra sustancia química, la hirudina, que evita la coagulación de la sangre en el sitio de la incisión. El parásito succiona la mayor cantidad de sangre que puede, a veces hasta más de diez veces su propio peso. Luego puede pasar meses sin comer.

Hasta el siglo pasado, las sanguijuelas se utilizaban con frecuencia para realizar sangrías. Hoy en día se utilizan para drenar la sangre que se acumula en los tejidos después de heridas o cirugías. Los científicos están investigando también el uso potencial de la hirudina para disolver coágulos no deseados que se forman durante una cirugía o como consecuencia de una enfermedad cardíaca. Se ha desarrollado una forma recombinante de hirudina que está en período de prueba clínica.



◀ Fig. 33-25. Sanguijuela. Una enfermera colocó esta sanguijuela medicinal (Hirudo medicinalis) en el dedo pulgar doloroso de un paciente para drenar la sangre de un hematoma (acumulación anormal de sangre alrededor de una lesión interna).

Evaluación de conceptos



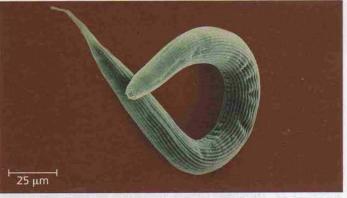
2. Explíque cómo utiliza la lombriz de tierra sus músculos segmentarios y el celoma en su movimiento.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 55

Los nematodos son seudocelomados no segmentados cubiertos por una cutícula rigida

Los nematodos o gusanos redondos son los animales más difundidos; se encuentran en casi todos los hábitats acuáticos, en el suelo, en los tejidos húmedos de las plantas y en los fluidos corporales y tejidos de los animales. A diferencia de los anélidos, los nematodos no poseen el cuerpo segmentado. Los cuerpos cilíndricos de los nematodos (filo Nematoda) pueden medir desde menos de 1 mm hasta más de un metro de longitud y, a menudo, el extremo posterior es aguzado y el extremo anterior más redondeado (fig. 33-26). El cuerpo está cubierto



▲ Fig. 33-26. Nematodo de vida libre (MEB coloreada).

regiones. Por ejemplo, algunos artrópodos poseen distintos apéndices modificados para la marcha, la alimentación, la recepción de estímulos sensoriales, la copulación y la defensa. En la **figura 33-29** se ilustran los distintos apéndices y otras características típicas de los artrópodos en una langosta.

El cuerpo de los artrópodos está completamente cubierto por la cutícula, un exoesqueleto (esqueleto externo) construi-



▲ Fig. 33-28. Fósil de trilobite. Los trilobites eran habitantes de mares poco profundos durante la era Paleozoica pero desaparecieron con las grandes extinciones del Pérmico hace unos 250 millones de años. Los paleontólogos han descrito cerca de 4 000 especies de trilobites.

do a partir de capas de proteína y del polisacárido quitina. La cutícula puede ser rígida y dura en algunas partes del cuerpo, y delgada y flexible en otras, como en las extremidades. El exoesqueleto rígido protege al animal y ofrece puntos de inserción a los músculos que mueven los apéndices. Pero el artrópodo no puede crecer sin mudar su exoesqueleto y producir otro más grande. Este proceso, llamado muda o ecdisis, requiere un gasto de energía. Un artrópodo que ha mudado recientemente también es más vulnerable a los depredadores y a otros peligros, hasta que se endurece su nuevo exoesqueleto.

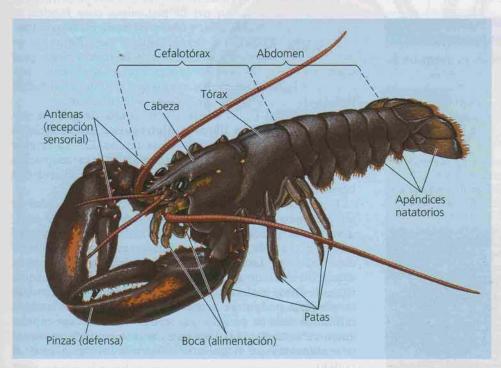
Cuando el exoesqueleto del artrópodo evolucionó por primera vez en el mar, sus principales funciones fueron la protección y la inserción muscular, pero más adelante permitió a ciertos artrópodos vivir en el medio terrestre. La relativa impermeabilidad del exoesqueleto al agua les ayudó a prevenir la desecación, y su fuerza resolvió el problema del apoyo al abandonar la flotabilidad del agua. Los artrópodos comenzaron a diversificarse sobre la tierra a comienzos del Paleozoico, después de la conquista de la tierra por los vegetales. En 2004, un buscador de fósiles aficionado encontró en Escocia un fósil de un milpiés de 428 millones de años. Los restos fósiles de otros artrópodos terrestres tienen unos 450 millones de años.

Los artrópodos poseen órganos sensoriales bien desarrollados, entre ellos, ojos, receptores del olfato y antenas que funcionan como órganos del tacto y del olfato. La mayoría de los órganos sensoriales están concentrados en el extremo anterior del animal.

Al igual que muchos moluscos, los artrópodos tienen un sistema circulatorio abierto, en el que circula un líquido llamado hemolinfa propulsado por el corazón a través de pequeñas

arterias y luego hacia espacios llamados senos que rodean a los tejidos y órganos (el término sangre se utiliza para el líquido que circula en un sistema circulatorio cerrado). La hemolinfa vuelve al corazón por medio de poros que generalmente poseen válvulas. Los senos corporales, en su conjunto, se denominan hemocele, y no forman parte del celoma. En la mayoría de los artrópodos, el celoma que se forma en el embrión se reduce a medida que el animal se desarrolla y, en el adulto, el hemocele es la cavidad principal del cuerpo. A pesar de su similitud, es probable que los sistemas circulatorios abiertos de los moluscos y de los artrópodos hayan evolucionado de forma independiente.

En los artrópodos se han desarrollado varios órganos especializados para el intercambio de gases. Estos órganos permiten la difusión de los gases de la respiración, a pesar de la presencia del exoesqueleto. La mayoría de las especies acuáticas poseen branquias con extensiones finas en forma de plumas que permiten una superficie de contacto extensa con el agua. Los artrópodos terrestres, por lo general, tienen superficies internas especializadas para el intercambio de gases.



▲ Fig. 33-29. Anatomía externa de un artrópodo. En esta vista dorsal de una langosta se observan muchas de las características de los artrópodos y algunas características únicas de los crustáceos. Poseen el cuerpo segmentado, pero esto se observa solo en el abdomen. Los apéndices (antenas, pinzas, apéndices bucales, patas y apéndices natatorios) están articulados. La cabeza posee un par de ojos compuestos (multilentes), cada uno ubicado sobre una base móvil. Todo el cuerpo está cubierto por un exoesqueleto, incluidos los apéndices.

Por ejemplo, la mayoría de los insectos tienen sistemas traqueales, conductos aéreos internos ramificados que se comu-

nican con poros en la cutícula.

En base a los datos de la sistemática molecular, los biólogos están desarrollando nuevas hipótesis acerca de las relaciones evolutivas de los artrópodos, al igual que en otras ramas del árbol de la vida. La evidencia sugiere que los artrópodos actua-· les forman cuatro linajes principales que se diferenciaron al comienzo de la evolución del filo (cuadro 33-5): queliceriformes (arañas de mar, cangrejos herradura, escorpiones, garrapatas, ácaros y arañas), miriápodos (ciempiés y milpiés), hexápodos (insectos y sus parientes de seis patas no alados) y crustáceos (cangrejos, langostas, camarones, percebes y muchos otros).

Queliceriformes

Los queliceriformes (del griego cheilos, labios, y cheir, brazo) se llaman así por la presencia de apéndices alimentarios en forma de pinzas llamados quelíceros, que les sirven de colmillos. Los queliceriformes tienen un cefalotórax anterior y un abdomen posterior. Carecen de antenas y la mayoría de ellos tienen ojos simples (con una sola lente).

Los primeros queliceriformes fueron los euriptéridos o escorpiones de agua. Estos depredadores marinos y de agua dulce tenían hasta 3 m de longitud. La mayoría de los queliceriformes marinos, incluidos todos los euriptéridos, se han extinguido; entre las especies marinas que sobreviven en la actualidad se encuentran las arañas de mar (picnogónidos) y los cangrejos herradura (fig. 33-30).

Cuadro 33-5. Subgijos del filo Arthropoda

Subfilo y ejemplos Características principales

Queliceriformes (cangrejos herradura, arañas, escorpiones, garrapatas, ácaros; véanse figuras 33-30 a 33-32)

Miriápodos (milpiés y ciempiés; véanse figuras 33-33 y 33-34)

Hexápodos (insectos, colémbolos; véanse figuras 33-35 a 33-37)

Crustáceos (cangrejos de mar y de río, langostinos, ástacos, camarones; véanse figuras 33-29 y 33-38)

El cuerpo posee una o dos partes principales; seis pares de apéndices (queliceros, pedipalpos, y cuatro pares de patas); en su mayoría, terrestres o marinos

Cabeza con antenas y aparato bucal masticatorio; terrestres; los milpiés son herbívoros y poseen dos pares de patas en cada segmento del tronco; los ciempiés son carnívoros y poseen un par de patas en cada segmento del tronco y garras venenosas en el primer segmento corporal

Cuerpo dividido en cabeza, tórax y abdomen; posee antenas; aparato bucal modificado para la masticación, la succión o para lamer; tres pares de patas y dos pares de alas; en su mayoría terrestres

Cuerpo dividido en dos o tres partes; posee antenas; aparato bucal masticatorio; tres o más pares de patas; en su mayoría marinos o de agua dulce



Fig. 33-30. Cangrejos herradura (Limulus polyphemus). Estos "fósiles vivientes", frecuentes en las costas del Atlántico y del Golfo de los Estados Unidos, no han cambiando mucho en cientos de millones de años. Son los supervivientes de una gran diversidad de gueliceriformes que antiguamente ocupaban los mares.

La mayor parte de los queliceriformes modernos son los arácnidos, un grupo que incluye escorpiones, arañas, garrapatas y ácaros (fig. 33-31). Las garrapatas y muchos ácaros son parte de un gran grupo de artrópodos parásitos. Casi todas las garrapatas son parásitos chupadores de sangre de la superficie del cuerpo de reptiles o mamíferos. Los ácaros parásitos viven sobre o dentro de una variedad de vertebrados, invertebrados y vegetales.

Los arácnidos poseen un cefalotórax con seis pares de apéndices: los quelíceros, un par de pedipalpos cuya función es sensorial o de alimentación, y cuatro pares de patas para trasladarse (fig. 33-32). Las arañas utilizan sus quelíceros en forma de colmillos, equipados con glándulas venenosas, para atacar a su presa. Al masticar la presa con los quelíceros, vierten jugos digestivos sobre los tejidos que trituran. El alimento se ablanda, se vuelve líquido y la araña lo succiona.

En la mayoría de las arañas, el intercambio de gases se realiza en pulmones en libros o filotráqueas, placas apiladas dentro de una cámara interna (véase fig. 33-32). La extensa superficie de estos órganos respiratorios es una adaptación estructural que mejora el intercambio de O, y CO, entre la

hemolinfa y el aire. Una adaptación única de muchas arañas es la capacidad de atrapar insectos mediante la construcción de redes de seda, una proteína líquida producida por glándulas abdominales especializadas. La seda es tejida por órganos especializados llamados hileras que forman fibras que se solidifican. Cada araña diseña un estilo de red característica de su especie y la construye de forma perfecta desde el primer intento. Esta conducta compleja podría ser hereditaria. Diversas arañas también utilizan la seda de otras formas: como vías de escape rápido, como cubierta para los huevos e, incluso como "envoltorio" para alimentos que el macho le ofrece a la hembra durante el cortejo.

Miriápodos

Los milpiés y los ciempiés pertenecen al subfilo Myriapoda. Todos los miriápodos actuales son terrestres. Su cabeza posee





(a) Los escorpiones poseen pedipalpos, pinzas especializadas en la defensa y la captura de alimento. En el extremo de la cola poseen un aguijón venenoso.

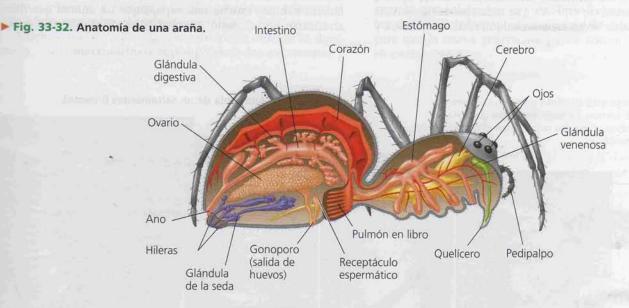


(b) Los ácaros del polvo son carroñeros ubicuos de los hogares del ser humano, pero son inocuos para las personas que no son alérgicas a ellos (MO coloreada).



(c) Las arañas tejedoras generalmente son más activas durante el día.

▲ Fig. 33-31. Arácnidos.



un par de antenas y tres pares de apéndices modificados en su boca, incluidas las **mandíbulas**.

Los milpiés (clase Diplopoda) tienen gran número de patas, aunque menos que las mil que indica su nombre (fig. 33-33). Cada segmento del tronco se forma a partir de dos segmentos fusionados y posee dos pares de patas. Los milpiés se alimentan de hojas en descomposición y de otras sustancias vegetales. Es posible que estén entre los primeros animales de la tierra que vivieron sobre el musgo y las plantas vasculares.

A diferencia de los milpiés, los ciempiés (clase Chilopoda) son carnívoros. Cada segmento del tronco de un ciempiés tiene un par de patas (fig. 33-34). Poseen garras con veneno en el segmento anterior del tronco con el que paralizan a su presa y se defienden.



▲ Fig. 33-33. Milpiés.



▲ Fig. 33-34. Ciempiés.

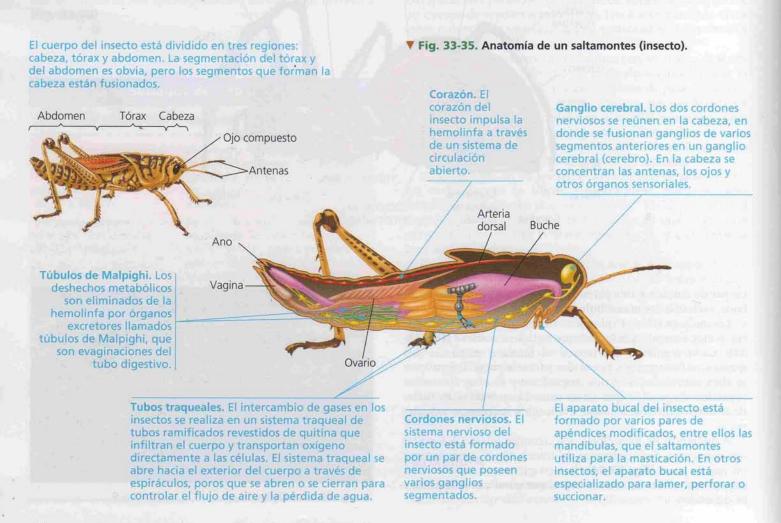
Insectos

Los insectos y sus parientes cercanos (subfilo Hexapoda) poseen más variedad de especies que todas las demás formas de vida combinadas. Viven en casi cualquier hábitat terrestre y

en aguas dulces, y los insectos voladores llenan el aire. En el mar, donde predominan los artrópodos, los insectos son menos comunes, aunque no están ausentes. La anatomía interna de un insecto incluye varios sistemas de órganos complejos, que se destacan en la **figura 33-35**.

Los fósiles de insectos más antiguos datan del período Devoniano, que comenzó hace 416 millones de años. Sin embargo, al desarrollar el vuelo durante los períodos Carbonífero y Pérmico, se produjo una explosión en la variedad de insectos. Los fósiles de los aparatos bucales de diversos insectos indican que la alimentación especializada de gimnospermas y otras plantas carboníferas contribuyó también a su radiación adaptativa. Se cree que la mayor diversificación de los insectos fue paralela a la radiación evolutiva de las plantas con flores durante el período Cretáceo y a comienzos del período Terciario, hace unos 65-60 millones de años. Esta hipótesis es discutida por nuevas investigaciones que sugieren que los insectos se diversificaron de forma extensa antes de la radiación de las angiospermas. Así, durante la evolución de las plantas con flores y los insectos que las polinizan, la diversidad de los insectos puede haber sido tanto una causa como un efecto de la radiación de las angiospermas.

La capacidad de volar es una de las claves del gran éxito de los insectos. Un animal que vuela puede escapar de muchos depredadores, encontrar alimento y pareja y dispersarse hacia nuevos hábitats mucho más rápido que un animal que debe arrastrarse por el suelo. Muchos insectos tienen uno o dos



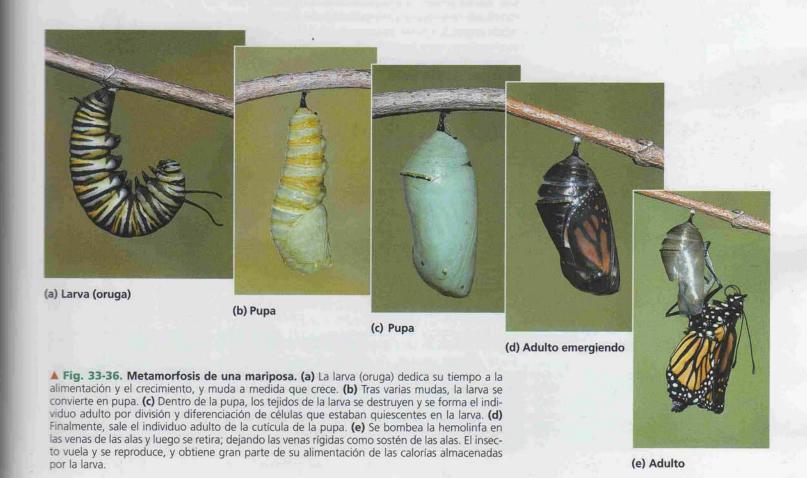
pares de alas que salen de la parte dorsal del tórax. Las alas son extensiones de la cutícula y no apéndices verdaderos, lo que les permitió a los insectos volar sin sacrificar ninguno de sus pares de patas. Por el contrario, los vertebrados que vuelan, como las aves y los murciélagos, tienen un par de patas modificadas en forma de alas y, por lo general, son más torpes sobre el suelo.

Las alas de los insectos pueden haber surgido como extensiones de la cutícula que ayudaban al cuerpo del insecto a absorber calor y, más adelante, se convirtieron en órganos de vuelo. Según otros puntos de vista, las alas les permitían a los insectos deslizarse desde la vegetación hacia el suelo, o incluso funcionaban como branquias en insectos acuáticos. Otra hipótesis sostiene que las alas de los insectos se utilizaban para la natación antes de utilizarse para el vuelo.

Los datos morfológicos y moleculares indican que las alas evolucionaron solo una vez en los insectos. Las libélulas, que poseen dos pares de alas similares, fueron uno de los primeros insectos voladores. Varios órdenes de insectos que evolucionaron después de las libélulas tienen dispositivos de vuelo modificados. Las alas de las abejas y las avispas, por ejemplo, están enganchadas y se mueven como un solo par. Las alas de las mariposas funcionan de forma similar, pues el par anterior se superpone con el posterior. En los escarabajos, las alas posteriores funcionan para el vuelo y las anteriores están modificadas como cubierta que protege a las alas posteriores mientras el escarabajo está sobre el suelo o escondido.

Muchos insectos sufren una metamorfosis durante su desarrollo. En la **metamorfosis incompleta** de los saltamontes y otros órdenes, el individuo joven (ninfa) se asemeja al adulto pero tiene menor tamaño, distintas proporciones corporales y carece de alas. La ninfa sufre una serie de mudas y se va pareciendo cada vez más al adulto. En la muda final, el insecto alcanza su tamaño adulto, adquiere alas y madurez sexual. Los insectos con **metamorfosis completa** tienen un estadio de larva especializado en la alimentación y en el crecimiento que se conoce como gusano u oruga. El estadio de larva es totalmente diferente del estadio adulto, que se especializa en la dispersión y la reproducción. La metamorfosis del estadio de larva al adulto se produce durante un estadio de pupa (**fig. 33-36**).

En general, los insectos tienen reproducción sexual, siendo el macho y la hembra individuos separados. Los adultos se unen y se reconocen como miembros de la misma especie por sus colores brillantes (como en el caso de las mariposas), sus sonidos (en los grillos) o sus olores (en las polillas). La fecundación generalmente es interna. En la mayoría de las especies, los espermatozoides se depositan directamente dentro de la vagina de la hembra en el momento de la copulación, aunque en algunas especies el macho deposita un paquete de espermatozoides fuera de la hembra, y la hembra los recoge. La hembra posee una estructura interna llamada espermateca, en la cual almacena el esperma, que normalmente es suficiente para fecundar más de una tanda de óvulos. Muchos insectos se aparean una sola vez en su vida. Tras el apareamiento, la hembra deposita sus huevos en una fuente de alimentos apropiada para que la nueva generación pueda comenzar a alimentarse en cuanto nazca.



Exploración de la diversidad de los insectos

	ORDEN	NÚMERO APROXIMADO DE ESPECIES	CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES	EJEMPLOS
	Blattodea	4 000	El cuerpo de las cucarachas es aplanado en sentido dorso- ventral. Tienen patas modificadas que les permiten correr con rapidez. Las alas delanteras, cuando están presentes, son más rigidas, y las posteriores tienen forma de abanico. Menos de 40 especies de cucarachas habitan en las casas; el resto vive en distintos hábitats, desde el suelo de selvas tropicales hasta cuevas y desiertos.	Cucaracha alemana
	Coleoptera	350 000	Los escarabajos son el orden de insectos con mayor variedad de especies. Poseen dos pares de alas, una de las cuales es gruesa y rígida y la otra membranosa. Poseen un exoesqueleto en forma de coraza y un aparato bucal adaptado para picar y masticar. Los escarabajos sufren metamorfosis completa.	Escarabajo japonés
	Dermaptera	1 200	Las tijeretas son insectos nocturnos que se alimentan de restos orgánicos. Algunas especies carecen de alas, y otras poseen dos pares de alas, uno de ellos grueso y rigido y el otro membranoso. Poseen un aparato bucal masticador y grandes pinzas posteriores. Sufren metamorfosis incompleta.	Tijereta
	Diptera	151 000	Los dípteros poseen un solo par de alas; el segundo par está modificado como organos de equilibrio llamados halterios. Su cabeza es grande y móvil; su aparato bucal está adaptado para succionar, perforar o lamer. Los dípteros sufren metamorfosis completa. Pueden ser carroñeros, depredadores o parásitos. Entre los más conocidos está la mosca y el mosquito.	Tábano
	Hemiptera	85 000	Los hemípteros son las llamadas "chinches", y entre ellas están las chinches de cama, las chinches asesinas y las chinches pequeñas (en algunos casos se denominan chinches a otros insectos de manera errónea). Los hemípteros poseen dos pares de alas, uno más rígido y el otro membranoso. Poseen un aparato bucal picador-chupador y sufren metamorfosis incompleta.	Chinche patas de hoja
	Hymenoptera	125 000	Las hormigas, las abejas y las avispas son insectos muy socia- les. Poseen dos pares de alas membranosas, una cabeza móvil y un aparato bucal masticador-chupador. Las hembras de muchas especies poseen un aguijón en su parte posterior. Los himenópteros sufren metamorfosis completa.	Avispa del asesino de cigarra
	Isoptera	2 000	Las termitas son insectos sociales muy difundidos que producen enormes colonias. ¡Se estima que por cada persona hay 700 kg de termitas en la Tierra! Algunas termitas poseen dos pares de alas membranosas, mientras que otras no poseen alas. Se alimentan de madera con ayuda de microbios simbiontes que viven en cámaras especializadas dentro de su intestino.	Termita

ORDEN	NÚMERO APROXIMADO DE ESPECIES	CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES	EJEMPLOS
Lepidoptera	120 000	Las mariposas y las polillas son unos de los insectos más conocidos. Poseen dos pares de alas cubiertas por pequeñas escamas. Poseen una larga probóscide que desenrollan para alimentarse. La mayoría de ellas se alimentan de nectar, pero algunas especies se alimentan de otras sustancias, como sangre de animales o lágrimas.	Mariposa cola de golondrina
Odonata	5 000	Las libélulas y los caballitos del diablo poseen dos pares de alas membranosas grandes. Poseen un abdomen alargado y grande, ojos compuestos y un aparato bucal masticador. Sufren metamorfosis incompleta y son depredadores activos.	Libélula
Orthoptera	13 000	Los saltamontes, grillos y sus parientes son, sobre todo, her- bívoros. Poseen grandes patas traseras adaptadas para el salto, dos pares de alas (uno rígido y el otro membranoso), y aparato bucal masticador. Durante el cortejo, los machos emiten sonidos al frotar algunas partes de su cuerpo, como una cresta ubicada en las patas traseras. Los ortópteros sufren metamorfosis incompleta.	Saltamontes
Phasmida	2 600	El insecto palo y el insecto hoja son imitadores perfectos de las plantas. Los huevos de algunas especies incluso imitan a las semillas de las plantas sobre las que vive el insecto. Su cuerpo es cilindrico o aplanado en sentido dorsoventral. Carecen de alas delanteras pero poseen alas traseras en forma de abanico. Poseen un aparato bucal cortador-masticador.	Insecto palo
Phthiraptera	2400	Comúnmente denominados piojos, estos insectos pasan toda su vida como ectoparásitos sobre el pelo o plumas de un único huésped. Sus patas poseen el tarso en forma de pinza y están adaptadas para aferrarse al huésped. Carecen de alas y sus ojos son reducidos. Sufren metamorfosis incompleta.	Piojo del cuerpo humano
Siphonaptera	2 400	Las pulgas son ectoparásitos que se alimentan de la sangre de aves y mamíferos. No poseen alas y su cuerpo está comprimido en sentido lateral. Sus patas están modificadas para aferrarse a su huésped y para saltar a grandes distancias. Sufren metamorfosis completa.	Pulga
Thysanura	450	El lepisma o pececillo de plata es un insecto pequeño sin alas que tiene el cuerpo aplanado y los ojos reducidos. Viven en la hojarasca o debajo de la corteza de vegetales. También pueden infestar edificios y convertirse en plagas.	Pececillo de plata
Trichoptera	7100	Las larvas de las polillas de agua viven en arroyos, donde construyen sus hogares con granos de arena, fragmentos de madera y otros materiales que unen con hilos de seda. Los adultos poseen dos pares de alas con pelos y un aparato bucal masticador o chupador. Sufren metamorfosis completa.	Frigânea o tricóptero

Los insectos se clasifican en unos 26 órdenes, 15 de los cuales se exploran en la **figura 33-37**.

Animales tan numerosos, diversos y diseminados como los insectos, afectan a la vida de todos los organismos terrestres, incluido al ser humano. Por un lado, dependemos de las abejas, moscas y muchos otros insectos que polinizan nuestros cultivos y huertas. A su vez, los insectos son portadores de muchas enfermedades, como la enfermedad del sueño en África (diseminada por la mosca tse-sé portadora del *Trypanosoma*; véase figura 28-7) y la malaria (diseminada por el mosquito portador del Plasmodium; véase figura 28-11). Además, los insectos compiten con el ser humano por el alimento. Por ejemplo, en algunas zonas de África, los insectos consumen cerca del 75% de los cultivos. Para tratar de minimizar sus pérdidas, los campesinos de los Estados Unidos gastan miles de millones de dólares al año en pesticidas y pulverizan los cultivos con dosis masivas de los venenos más mortales que existen. Ni siquiera los seres humanos han podido superar la predominancia de los insectos y los artrópodos. Como dijo Thomas Eisner, un entomólogo de la Universidad de Cornell: "Los insectos no van a heredar la Tierra, ya son dueños de ella. Por lo tanto deberíamos aprender a convivir en paz con ellos".

Crustáceos

Mientras que los arácnidos y los insectos prosperan en la tierra, los crustáceos, en su mayoría, viven en ambientes marinos y de agua dulce. Los crustáceos (subfilo Crustacea) poseen apéndices birrámeos (ramificados) característicos muy especializados. Por ejemplo, las langostas y los cangrejos de río, están equipados con 19 pares de apéndices (véase fig. 33-29). Los apéndices más anteriores son las antenas; los crustáceos son los únicos artrópodos que poseen dos pares de antenas. La boca se compone de tres o más pares de apéndices modificados, incluidas las mandíbulas rígidas. Poseen patas en el tórax y, a diferencia de los insectos, los crustáceos poseen apéndices en el abdomen. Son capaces de regenerar un apéndice perdido.

Los crustáceos pequeños intercambian gases a través de zonas delgadas de la cutícula; las especies de mayor tamaño tienen branquias. Los deshechos de nitrógeno difunden también por medio de áreas delgadas de la cutícula, pero el balance de sales de la hemolinfa se regula por un par de glándulas.

Los sexos están separados en la mayoría de los crustáceos. En el caso de la langosta y los cangrejos de río, el macho utiliza un par de apéndices abdominales especializados para trasladar los espermatozoides hacia el poro reproductivo de la hembra durante la copulación. La mayoría de los crustáceos acuáticos atraviesan uno o más estadios de larvas nadadoras.

Uno de los mayores grupos de crustáceos (que incluye unas 10 000 especies) son los **isópodos**, con especies terrestres, marinas y de agua dulce. Algunas especies de isópodos abundan en las profundidades del océano. Entre los isópodos terrestres se encuentra el "bicho bola" o piojo de la madera, frecuente en la parte inferior de troncos y hojas húmedas.

Las langostas, las cigalas, los cangrejos y los camarones son crustáceos relativamente grandes llamados decápodos (fig. 33-38a). La cutícula de los decápodos está endurecida por la presencia de carbonato de calcio; la porción que cubre la parte dorsal del cefalotórax forma un escudo llamado caparazón. La mayoría de las especies de decápodos son marinas. Los can-

grejos de río, sin embargo, viven en agua dulce, y algunos cangrejos tropicales viven sobre el suelo.

Muchos crustáceos pequeños son miembros importantes de las comunidades del plancton marino y de aguas dulces. Entre los crustáceos del plancton hay muchas especies de **copépodos**, que son unos de los animales más numerosos, y el *krill*, similar al camarón que crece hasta 3 cm de longitud (**fig. 33-38b**). El *krill* es el principal alimento de las ballenas (incluida la ballena azul y la ballena recta), y en la actualidad se cultiva en grandes cantidades como alimento para los seres humanos y como fertilizante para la agricultura. Las larvas de muchos crustáceos de cuerpo más grande también forman parte del plancton.

Los percebes son un grupo de crustáceos sésiles que tienen una cutícula rígida que forma una concha de carbonato de calcio (fig. 33-38c). La mayoría de los percebes se anclan a las rocas, a los cascos de los barcos, a pilares y otras superficies sumergidas. El adhesivo que utilizan es tan fuerte como cualquier pegamento sintético. Para alimentarse, extienden los apén-



(a) Los cangrejos fantasma (género Ocypode) viven en las playas arenosas de los océanos de todo el mundo. Son principalmente nocturnos y durante el día se refugian en madrigueras.



(b) Los crustáceos del plancton, conocidos como krill son el consumidos en grandes cantidades por las ballenas.



(c) Estos percebes poseen apéndices articulados que se proyectan desde su concha y capturan organismos y partículas suspendidas en el agua.

▲ Fig. 33-38. Crustáceos.

dices desde su concha para filtrar alimentos del agua. Otros percebes viven como parásitos dentro de huéspedes, por ejemplo, cangrejos, donde se asemejan a las raíces de una planta. Los percebes no fueron reconocidos como crustáceos hasta el siglo XIX, cuando los naturalistas descubrieron que sus larvas son similares a las de otros crustáceos. La notable mezcla de características únicas y homologías con los crustáceos de los percebes fue la principal inspiración de la teoría de la evolución de Charles Darwin.

Evaluación de conceptos

- 1. Los componentes de la boca de los artrópodos se mueven lateralmente, a diferencia de la mandibula de los seres humanos, que se mueve hacia arriba y hacia abajo. Explique esta característica de los artrópodos teniendo en cuenta el origen de su aparato bucal
- 2. ¿Sería razonable denominar al filo Arthropoda como el filo animal con más éxito? Explique su respuesta.
- Describa dos adaptaciones que permitieron a los insectos prosperar en el medio terrestre.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 33-6

Los equinodermos y los cordados son deuterostomados

Parece ser que las estrellas de mar y otros equinodermos (filo Echinodermata) tienen poco en común con el filo de los cordados, que incluye a los vertebrados, animales que poseen esqueleto. En realidad, todos estos animales comparten características de los deuterostomados: división radial, desarrollo del celoma a partir del arquenteron y formación de la boca en el extremo del embrión opuesto al blastoporo (véase figura 32-9). La sistemática molecular reforzó a los deuterostomados como clado de animales bilaterios.

Equinodermos

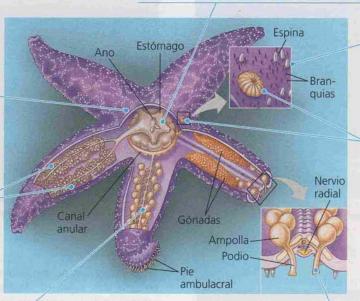
Las estrellas de mar y la mayoría de los **equinodermos** (del griego *echin*, espinoso, y *derma*, piel) son animales marinos de movimientos lentos o sésiles. Poseen un endoesqueleto formado por placas calcáreas rígidas cubierto por una delgada piel. La mayoría de los equinodermos poseen una superficie espinosa debido a la presencia de protuberancias esqueléticas y espinas. Los equinodermos poseen un **sistema vascular de agua** único, una red de canales hidráulicos que se ramifican en extensiones llamadas **pies ambulacrales**, que participan en la locomoción, en la alimentación y en el intercambio de gases (**fig. 33-39**). Los equinodermos

▼ Fig. 33-39. Anatomía de la estrella de mar (un equinodermo).

El tubo digestivo es corto y se extiende desde la boca, ubicada en la base del disco central, hasta el ano, ubicado en la parte superior del disco.

Disco central. El disco central posee un anillo nervioso y cordones nerviosos que se irradian desde el anillo hacia los brazos.

Las glándulas digestivas secretan jugos digestivos y ayudan en la absorción y el almacenamiento de nutrientes.



La superficie de la estrella de mar está cubierta por espinas que lo ayudan a defenderse de los depredadores, y por pequeñas branquias en las que se produce el intercambio de gases.

Madreporito. A través de esta apertura el agua entra o sale del sistema vascular hacia el exterior.

Canal radial. El sistema vascular de agua está formado por un canal en forma de anillo en el disco central y cinco canales radiales, cada uno ubicado en un surco que se extiende a lo largo del brazo. De cada canal radial parten cientos de pies ambulacrales, musculares y huecos, llenos de líquido. Cada pie ambulacral está formado por una ampolla en forma de bulbo y un podio con ventosa (pie). Cuando la ampolla se comprime, empuja agua hacia el podio que se expande. Así, el podio entra en contacto con el sustrato. Al contraerse, los músculos de la pared del podio empujan el agua nuevamente hacia la ampolla y hacen que el podio se acorte y se doble.

tienen reproducción sexual, el macho y la hembra generalmente son individuos separados y liberan a sus gametos en el agua.

Las partes internas y externas de la mayoría de los equinodermos se dividen radialmente desde el centro, a menudo en cinco radios. Sin embargo, la anatomía radial de los equinodermos adultos es una adaptación secundaria, ya que las larvas poseen simetría bilateral. Además, la simetría del equinodermo adulto no es completamente radial. Por ejemplo, la abertura (madreporito o placa madrepórica) del sistema vascular de agua de la estrella de mar no es central, sino que se encuentra desplazada hacia uno de los lados.

Los equinodermos actuales se dividen en seis clases (cuadro 33-6; figura 33-40): Asteroidea (estrella de mar), Ophiuroidea (estrellas frágiles), Echinoidea (erizos de mar y dólares de arena), Crinoidea (lirios de mar y estrellas pluma), Holothuroidea (pepinos de mar) y Concentricycloidea (margaritas de mar).

Estrellas de mar

Las estrellas de mar tienen múltiples brazos que parten de un disco central. La superficie inferior de los brazos posee pies ambulacrales, que actúan como discos de succión. Pueden crear o anular la succión mediante un conjunto complejo de acciones musculares e hidráulicas (véase figura 33-39). La estrella de mar se adhiere con firmeza a las rocas o se desliza de modo lento utilizando los pies ambulacrales que se extienden, se cierran, se contraen, se liberan, se extienden y se cierran de nuevo. También utiliza su pie tubo para atrapar presas como almejas y ostras. Rodea con sus brazos al bivalvo cerrado y lo sostiene con firmeza con los pies ambulacrales. Luego, la estrella de mar saca su estómago hacia fuera por la boca y lo introduce en la abertura angosta que queda entre las dos valvas de su presa. El sistema digestivo de

Características principales Clase y ejemplos Asteroidea (estrellas de Cuerpo en forma de estrella con múltiples brazos, boca dirigida hacia mar; véanse figuras 33-39 y 33-40a) Ophiuroidea (estrellas Disco central; brazos largos y frágiles; véanse figuras flexibles; pie ambulacral sin ventosas 33-40b) Echinoidea (erizos de mar. Forma esférica o de disco; no posee brazos; cinco filas de pies dólares de arena; véase ambulacrales que le permiten figura 33-40c) desplazarse lentamente; la boca está rodeada por una estructura compleja similar a una mandibula Brazos con plumas alrededor de la Crinoidea (lirios de mar, boca que está orientada hacia arriba estrellas pluma; véase figura 33-40d) Holothuroidea (pepinos Cuerpo en forma de pepino; cinco de mar; véase figura filas de pies ambulacrales; pie ambulacral adicional modificado 33-40e) como tentáculos alimentarios;

Cuadro 33-6. Clases del filo Echinodermata

la estrella de mar secreta jugos que comienzan a digerir el cuerpo blando del molusco dentro de su propia concha.

Las estrellas de mar y otros equinodermos tienen un gran poder de regeneración. Pueden regenerar brazos perdidos, y los miembros de un género incluso pueden regenerar el cuerpo completo a partir de un solo brazo.

Estrellas frágiles

Las estrellas frágiles tienen un disco central y largos brazos flexibles. Se trasladan agitando sus brazos con movimientos serpenteantes, ya que sus pies ambulacrales carecen de ventosas y, por lo tanto, no pueden utilizarlos para adherirse. Algunas especies son suspensivoras; otras son depredadores o se alimentan de

Erizos de mar y dólares de arena

Los erizos de mar y los dólares de arena no poseen extremidades, pero tienen cinco hileras de pies ambulacrales que utilizan para trasladarse con movimientos lentos. Los erizos de mar también tienen músculos que hacen girar sus largas espinas, que ayudan a la locomoción. La boca del erizo de mar está rodeada de estructuras complejas, similares a mandíbulas, adaptadas para alimentarse de algas y de otros alimentos. Los erizos de mar tienen una forma casi esférica, y los dólares de arena son aplanados y en forma de disco.

Lirios de mar y estrellas pluma

Los lirios de mar poseen un pedúnculo mediante el cual se adhieren al sustrato; las estrellas pluma se deslizan utilizando sus largos brazos flexibles. Ambos utilizan sus brazos para alimentarse de partículas en suspensión. Los brazos rodean a la boca, que se dirige hacia arriba, en dirección opuesta al sustrato. La Crinoidea es una clase antigua que ha evolucionado de forma muy conservadora; los lirios de mar fosilizados hace unos 500 millones de años son muy similares a los miembros actuales de la clase.

Pepinos de mar

A simple vista, los pepinos de mar no se parecen mucho a otros equinodermos. Carecen de espinas y su endoesqueleto está muy reducido. Tienen forma alargada en su eje oral-aboral, lo que les da su nombre y disimula su relación con las estrellas y los erizos de mar. Sin embargo, si los observamos más de cerca, veremos que tienen cinco hileras de pies ambulacrales. Algunos de éstos se ubican alrededor de la boca y se han convertido en tentáculos alimentarios.

Margaritas de mar

Las margaritas de mar fueron descubiertas en 1986 y se conocen solo dos especies. Ambas viven sobre trozos de madera sumergidos en las costas de Nueva Zelanda y de las Bahamas. Su cuerpo carece de brazos y tiene forma de disco, simetría radial y mide menos de un centímetro de diámetro. En el borde de su cuerpo hay pequeñas espinas. Las margaritas de mar absorben nutrientes a través de la membrana que rodea su cuerpo. La relación entre estos animales y otros equinodermos no está clara; algunos taxonomistas consideran que proceden de las estrellas de

esqueleto reducido; no posee espinas

Cuerpo en forma de disco rodeado

de pequeñas espinas; sistema

trozos de madera sumergida

digestivo incompleto; vive sobre

Concentricycloidea

figura 33-40f)

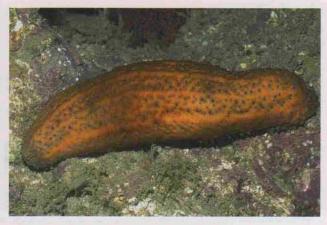
(margaritas de mar; véase



(a) Estrella de mar (clase Asteroidea)



(c) Erizo de mar (clase Echinoidea)

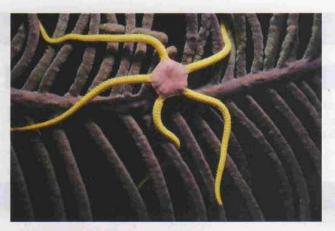


(e) Pepino de mar (clase Holothuroidea)

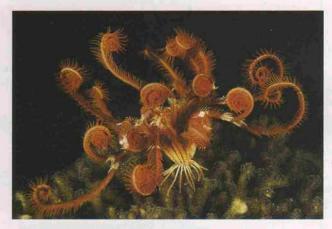
▲ Fig. 33-40. Equinodermos.

Cordados

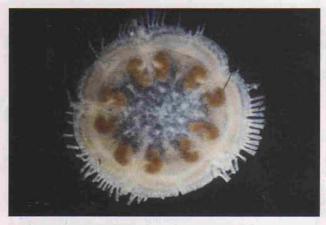
El filo Chordata está formado por dos subfilos de invertebrados, los mixímidos y los vertebrados. La relación estrecha entre los equinodermos y los cordados no significa que un filo derive del otro. Los equinodermos y los cordados existieron como filos diferentes durante más de quinientos millones de años. En el capítulo 34 nos referiremos a la filogenia de los cordados, haciendo énfasis en la historia de los vertebrados.



(b) Estrella frágil (clase Ophiuroidea)

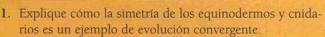


(d) Estrella pluma (clase Crinoidea)



(f) Margarita de mar (clase Concentricycloidea)

Evaluación de conceptos



2. Describa las acciones hidráulicas y musculares que le permiten a la estrella de mar mover sus pies ambulacrales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 33

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

En el **cuadro 33-7** se resumen los grupos de animales estudiados en este capítulo.

Concepto 33-1

Las esponjas son sésiles, su cuerpo es poroso y poseen coanocitos

Las esponjas carecen de tejidos y órganos. Se alimentan de partículas en suspensión del agua que penetra a través de sus poros; los coanocitos (células collar flageladas) ingieren el alimento suspendido (pp. 642, 643).

Cuadro 33-7. Filos animales seleccionados					
			Filo		Descripción
	Porifera (esponjas)			*	Carecen de tejidos verdaderos; poseen coanocitos (células collar – células flageladas únicas que ingieren bacterias y partículas diminutas de alimento)
			Cnidaria (hidras, medusas, anémonas de mar, corales)	533	Estructuras urticantes únicas (cnidas), cada una contenida en una célula especializada (cnidocito); cavidad gastrovascular (compartimento digestivo con una única abertura)
	Eumetazoa		Platyhelminthes (gusanos planos)		Acelomados no segmentados aplanados en sentido dorsoventral; cavidad gastrovascular o sin tubo digestivo
			Rotifera		Pseudocelomados con canal alimentario (tubo digestivo con boca y ano); mandíbulas (trophi) en la faringe; cabeza con corona ciliada
		Blateria	Lophophorates: . Ectoprocta, Phoronida, y Brachiopoda	7	Celomados con lofóforo (estructuras alimentarias que poseen tentáculos ciliados)
Metazoa			Nemertea (gusanos con probóscide)	\$	Probóscide anterior única rodeada por un saco lleno de líquido; canal alimentario; sistema circulatorio cerrado
Met			Mollusca (almejas, caracoles, calamares)		Celomados con el cuerpo dividido en tres partes principales (pie muscular, masa visceral, manto); celoma reducido; la mayoría posee una concha rígida de carbonato de calcio
		B	Annelida (gusanos segmentados)	1	Celomados con pared corporal y órganos internos segmentados (a excepción del tracto digestivo)
			Nematoda (gusanos redondos)	6	Seudocelomados cilíndricos no segmentados con extremos aguzados; no poseen sistema circulatorio
			Arhropoda (crustáceos, insectos, arañas)	*	Celomados con cuerpo segmentado, apéndices articulados y exoesqueleto de proteínas y quitina
			Echinodermata (estrellas de mar, erizos de mar)	*	Celomados con anatomía radial secundaria (larvas bilaterales, adultos radiales); sistema vascular de agua único; endoesqueleto
			(estrellas de mar, erizos de mar) Chordata (lancelados, tunicados, vertebrados)		Celomados con notocorda; cordón nervioso dorsal hueco; hendidura faríngea; cola muscular, postnal

Concepto 33-2

Los cnidarios tienen simetría radial, cavidad gastrovascular y cnidocitos

- Los cnidarios son en su mayoría carnívoros marinos que poseen tentáculos provistos de cnidocitos que ayudan a su defensa y a la captura de presas. Tienen dos formas corporales: el pólipo sésil y la medusa flotante (pp. 643, 644).
- Hidrozoos (p. 644). La clase Hydrozoa, por lo general, alterna entre las formas de pólipo y medusa, aunque el pólipo se destaca más.
- Escifozoos (p. 644). Dentro de la clase Scyphozoa, las aguas vivas (medusas) son la forma prevalente del ciclo vital.
- Cubozoos (p. 645). En la clase Cubozoa (cubomedusas y avispas de mar), la medusa tiene forma de cubo y ojos complejos.
- Antozoos (p. 645). La clase Anthozoa incluye a las anémonas de mar y los corales, que existen solo en forma de pólipos.



La mayoría de los animales tienen simetría bilateral

- Platelmintos (pp. 646, 648). Los gusanos planos son animales aplanados en sentido dorsoventral que poseen una cavidad gastrovascular. La clase Turbellaria está compuesta, sobre todo, por especies marinas de vida libre. Los miembros de la clase Trematoda y Monogenea viven como parásitos dentro o sobre los animales. La clase Cestoda está compuesta por las tenias, parásitos que carecen de tubo digestivo.
- Rotiferos (pp. 648, 649). Los rotiferos se encuentran, sobre todo, en agua dulce y muchos de ellos se reproducen por partenogénesis.
- Lofoforados: ectoproctos, forónidos y braquiópodos (p. 649). Los lofoforados son celomados que poseen un lofóforo, que es un órgano de alimentación por suspensión en forma de herradura que posee tentáculos ciliados.
- Nemertinos (pp. 649, 650). Los nemertinos poseen un tubo retráctil único (probóscide) que utilizan para su defensa y para capturar a sus presas. Utilizan una bolsa llena de líquido para extender la probóscide.

Concepto 33 14

Los moluscos tienen un pie muscular, una masa visceral y un manto

- Quitones (p. 651). La clase Polyplacophora incluye a los quitones, animales marinos de forma ovalada que están cubiertos por una coraza de ocho placas dorsales.
- Casterópodos (pp. 651, 652). La mayoría de los miembros de la clase Gastropoda, los caracoles y sus parientes, poseen una concha unica en forma de espiral. Una característica que los distingue es la torsión de su cuerpo durante el período embrionario. Muchas babosas carecen de concha o tienen una concha reducida.
- Bivalvos (p. 652). La clase Bivalvia (almejas y especies cercanas) posee una concha en forma de bisagra dividida en dos partes.
- Cefalópodos (pp. 652, 653). La clase Cephalopoda incluye al calamar y al pulpo, carnívoros con mandibulas en forma de pico rodeadas por tentáculos de su pie modificado.



Los anélidos son gusanos segmentados

Oligoquetos (pp. 653, 654). La clase Oligochaeta incluye a la lombriz de tierra y a diversas especies acuáticas.

- Poliquetos (p. 655). Los miembros de la clase Polychaeta poseen parapodios en forma de paletas que funcionan como branquias y ayudan a la locomoción.
- Sanguijuelas (p. 655). Muchos miembros de la clase Hirudinea son parásitos hematófagos.

Concepto 33-6

Los nematodos son seudocelomados no segmentados cubiertos por una cutícula rígida

Los nematodos están entre los animales más difundidos y numerosos que habitan en el suelo y en la mayoría de los ambientes acuáticos. Algunas especies son parásitos importantes de animales y plantas (pp. 655, 656).

Concepto 33-7

Los artrópodos son celomados segmentados que poseen un exoesqueleto y apéndices articulados

- Características generales de los artrópodos (pp. 656, 658). La variación en la morfología de los artrópodos consiste, sobre todo, en la especialización de grupos de segmentos y en la presencia de apéndices. El exoesqueleto de los artrópodos, formado por proteínas y quitina, sufre ecdisis (muda) regularmente.
- Queliceriformes (p. 658). Entre los queliceriformes se encuentran las arañas, las garrapatas y los ácaros. Poseen un cefalotórax anterior y un abdomen posterior. Los apéndices anteriores están modificados como quelíceros (pinzas o colmillos).
- Miriápodos (pp. 658, 659). Los milpiés son gusanos que poseen un número muy elevado de patas. Fueron unos de los primeros animales que conquistaron la tierra. Los ciempiés son carnívoros terrestres que poseen garras venenosas.
- ▶ Insectos (pp. 660, 664). La diversidad de especies de los insectos es mayor que la del resto de todos los animales juntos. El éxito de los insectos se debe en gran parte al vuelo.
- Crustáceos (pp. 664, 665). Los crustáceos, entre los que están las langostas, cangrejos, camarones y percebes, son, sobre todo, acuáticos. Poseen numerosos apéndices, muchos de los cuales están especializados para la alimentación y la locomoción.

Concepto 33-0

Los equinodermos y los cordados son deuterostomados

- Equinodermos (pp. 665, 666). Los equinodermos (estrellas de mar y especies cercanas) poseen un sistema vascular de agua que termina en un pie ambulacral que utilizan para su locomoción y alimentación. La anatomía radial de muchas especies es una evolución secundaria a partir de la simetría bilateral de sus antecesores. Poseen un endoesqueleto calcáreo cubierto por una piel delgada rugosa o espinosa.
- Cordados (p. 667). Los cordados incluyen dos subfilos de invertebrados y a todos los vertebrados. Los cordados comparten muchas de las características del desarrollo embrionario con los equinodermos.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- ¿Cuáles son los dos clados principales que derivan del ancestro Eumetazoo más antiguo?
 - a. Porifera y Bilateria.
 - b. Porifera y Cnidaria.

- c. Cnidaria y Bilateria.
- d. Rotifera y Deuterostomia.
- e. Deuterostomia y Bilateria.
- 2. ¿Qué camino seguiría el movimiento del agua a través de una esponia?
 - a. Porocito → espongocele → ósculo.
 - b. Blastoporo → cavidad gastrovascular → protostoma.
 - c. Coanocito → mesohilo → espongocele.
 - d. Porocito → coanocito → mesohilo.
 - e. Células collar → celoma → porocito.
- 3. A pesar de su diversidad, todos los cnidarios se caracterizan por:
 - a. Poseer una cavidad gastrovascular.
 - b. Alternancia entre el estadio de medusa y de pólipo.
 - c. Cierto grado de cefalización.
 - d. Tejido muscular de origen mesodérmico.
 - e. Ausencia completa de reproducción asexual.
- 4. El caracol de tierra, la almeja y el pulpo tienen en común:
 - a. Un manto.
 - b. Una rádula.
 - C. Branquias.
 - d. Torsión embrionaria.
 - e. Cefalización marcada.
- 5. ¿Cuál de las siguientes no es una característica de la mayoría de los miembros del filo Annelida?
 - a. Esqueleto hidrostático.
 - b. Segmentación.
 - c. Metanefridios.
 - d. Pseudoceloma.
 - e. Sistema circulatorio cerrado.
- **6.** Qué filo se caracteriza por componerse de animales con cuerpo segmentado?
 - a. Cnidaria.
 - b. Plahelminthes.
 - c. Porifera.
 - d. Arthopoda.
 - e. Mollusca.
- ¿Cual de las siguientes afirmaciones acerca de los queliceriformes es falsa?
 - a. Poseen antenas.
 - b. Su cuerpo se divide en cefalotórax y abdomen.
 - c. Los cangrejos herradura son miembros marinos supervivientes.
 - d. Incluyen a las garrapatas, escorpiones y arañas.
 - e. Sus apéndices anteriores están modificados como pinzas o colmillos.
- 8. ¿Cuál de las siguientes características de los insectos se considera la principal responsable de su increíble diversificación en el medio terrestre?
 - a. Segmentación.
 - b. Antenas.

- c. Sistema traqueal.
- d. Simetría bilateral.
- e. Vuelo.
- 9. El sistema vascular de agua de los equinodermos
 - a. Funciona como un sistema circulatorio que distribuye nutrientes a las células del cuerpo.
 - b. Participa en la locomoción, alimentación e intercambio de gases.
 - c. Es de organización bilateral, aunque el animal adulto tiene anatomía radial.
 - d. Produce el movimiento de agua a través del cuerpo del animal durante la alimentación por suspensión.
 - e. Es análogo a la cavidad gastrovascular de los gusanos planos.
- 10. ¿Cuál de las siguientes combinaciones de filo y su descripción es incorrecta?
 - a. Equinodermata –simetría bilateral y radial, celoma a partir del arquenteron.
 - b. Nematoda –gusanos redondos, seudocelomados.
 - c. Cnidaria -simetría radial, formas pólipo y medusa.
 - d. Playhelminthes –gusanos planos, cavidad gastrovascular, acelomados.
 - e. Porifera -cavidad gastrovascular, presencia de celoma.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Los cangrejos herradura se llaman "fósiles vivientes" pues, según los registros fósiles, no variaron su morfología durante muchos millones de años. ¿Por qué habrán mantenido la misma morfología durante tanto tiempo? ¿Qué otros aspectos de su morfología, menos obvios que la estructura, cree usted que pueden haber evolucionado en ese tiempo?

Problemas científicos

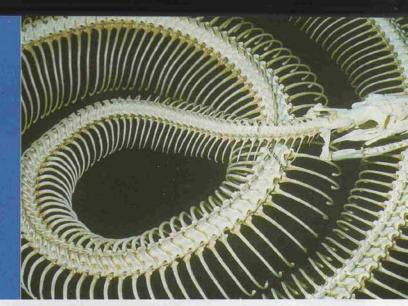
Una bióloga marina desenterró un animal desconocido del lecho marino. Describa algunas de las características que debería buscar para determinar el filo al que pertenece el animal.

Ciencia, tecnología y sociedad

En un país africano se construyó un embalse y canales de irrigación, lo que permitió a los campesinos aumentar la cantidad de alimento que pueden cultivar. En el pasado, los cultivos se plantaban solo después de las inundaciones en primavera; el resto del año, el suelo estaba demasiado seco. Ahora se pueden regar los campos durante todo el año. La mejora en los cultivos ha tenido un coste inesperado: un terrible aumento de la incidencia de esquistosomiasis. Observe el ciclo vital del parásito de la sangre *Schistosoma mansoni* en la figura 33-11 e imagine que usted está en el Cuerpo de Paz y debe ayudar a las autoridades sanitarias locales a controlar la enfermedad. ¿Por qué cree usted que el proyecto de irrigación aumentó la incidencia de esquistosomiasis? El control de la enfermedad por medio de medicamentos es dificil y costoso. Sugiera tres métodos que se podrían intentar para prevenir la infección.



Vertebrados



▲ Fig. 34-1. Vértebras y cráneo de una serpiente, un vertebrado terrestre.

Conceptos clave

- 34-1 Los cordados poseen una notocorda y un cordón nervioso dorsal hueco
- 34-2 Los craneados son cordados que tienen cabeza
- 34-3 Los vertebrados son craneados que tienen columna vertebral
- 34-4 Los gnatostomados son vertebrados mandibulados
- 34-5 Los tetrápodos son gnatostomados que tienen cuatro extremidades
- 34-6 Los amniotas son tetrápodos que ponen huevos adaptados al medio terrestre
- 34-7 Los mamíferos son amniotas que tienen pelo y producen leche
- 34-8 Los seres humanos son hominoides bípedos con un cerebro de gran tamaño

Panorama general

Quinientos millones de años de espinas dorsales

n el amanecer del período Cámbrico, hace unos 540 millones de años, una sorprendente variedad de animales poblaba los océanos de la Tierra: depredadores que usaban pinzas y mandíbulas para atrapar a sus presas, animales con espinas protectoras, corazas y complejas estructuras bucales para filtrar alimentos del agua, y gusanos que se deslizaban por el fondo de lodo y se alimentaban de materia orgánica. En medio de toda esta actividad, algunos organismos de 2 cm de longitud, delgados y escurridizos, podrían haber pasado inadvertidos. Sin embargo, aunque carecían de ojos, coraza y apéndices, estas criaturas dejaron un notable legado que dio lugar a uno de los grupos de animales que mejor nadan, caminan o vuelan: los vertebrados, cuyo nombre proviene de las vértebras, una serie de

huesos que constituyen la columna vertebral (fig. 34-1). Durante aproximadmente 200 millones de años, los vertebrados se restringieron a vivir en los océanos, pero hace 360 millones de años, la evolución de las extremidades con manos y pies en uno de sus linajes acompañó su migración hacia el medio terrestre, donde se diversificaron para dar lugar a los anfibios, los reptiles (aves incluidas) y los mamíferos.

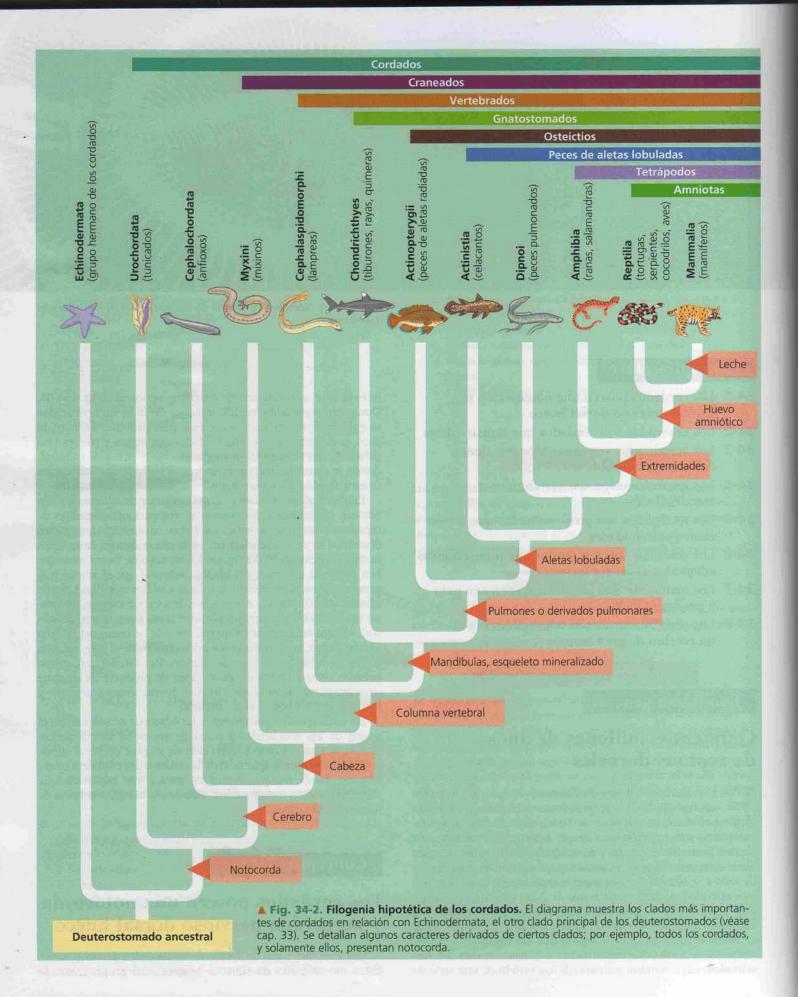
Existen aproximadamente 52 000 especies de vertebrados, un número relativamente pequeño si se compara con el millón de especies de insectos que habitan la Tierra. Sin embargo, esta escasa diversidad se ve compensada por otras cifras: algunos dinosaurios herbívoros de hasta 40 000 kg son los animales de mayor masa que han pisado la superficie del planeta, mientras que el animal más grande que jamás ha existido, la ballena azul (un mamífero), puede exceder los 100 000 kg. Algunos vertebrados son capaces de realizar travesías globales; por ejemplo, el charrán ártico (*Sterna paradisea*), ave que anida, principalmente, cerca de las costas del Océano Glaciar Ártico, vuela hasta la Antártida para pasar el resto del año, y luego emprende su viaje de regreso. Por último, este grupo también incluye la única especie capaz de producir un lenguaje completamente desarrollado, fabricar herramientas complejas y producir arte simbólico: el ser humano.

En este capítulo aprenderemos las hipótesis actuales sobre el origen de los vertebrados a partir de ancestros invertebrados. Trazaremos paso a paso la evolución de su plan corporal, desde la notocorda hasta la aparición de la cabeza y del esqueleto mineralizado. También exploraremos los grupos más importantes de vertebrados vivos y extinguidos, así como la historia evolutiva de nuestra propia especie.

Concepto 34-1

Los cordados poseen una notocorda y un cordón nervioso dorsal hueco

Los vertebrados son un subfilo de los cordados (filo Chordata). Éstos son animales de simetría bilateral, del grupo conocido



como Bilateria. Dentro del grupo Bilateria, los cordados pertenecen al clado Deuterostomia (véase cap. 32). Aparte de los vertebrados, los deuterostomados mejor conocidos son los equinodermos, miembros del filo que incluye a las estrellas y los erizos de mar. Sin embargo, como se observa en la **figura 34-2**, dos grupos de invertebrados deuterostomados, los urocordados y los cefalocordados, están relacionados más cercanamente con los vertebrados que con otros invertebrados. De hecho, junto con los mixinos y los vertebrados constituyen el filo de los cordados.

Caracteres derivados de los cordados

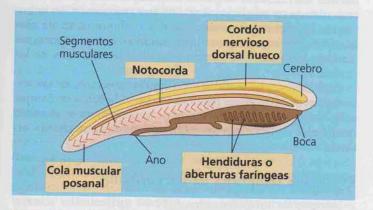
Todos los cordados comparten un conjunto de caracteres derivados, aunque muchas especies presentan algunos de ellos solo durante su desarrollo embrionario. La **figura 34-3** ilustra los cuatro caracteres clave de los cordados: notocorda, cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras o aberturas faríngeas y cola muscular de posición posanal.

Notocorda

El término cordados proviene de una estructura esquelética, la notocorda, presente en todos los embriones de este filo, así como en algunos adultos. La **notocorda** es una estructura longitudinal, flexible, localizada entre el tubo digestivo y el cordón nervioso. Se compone de células grandes, llenas de líquido, enmarcadas por un tejido fibroso y bastante rígido. Esta estructura aporta soporte esquelético a la mayor parte del cuerpo de los cordados y, en las larvas o adultos que la poseen, también proporciona una estructura firme pero flexible sobre la que pueden actuar los músculos durante la natación. En la mayoría de los vertebrados se desarrolla un esqueleto articulado más complejo; el adulto mantiene solo restos de la notocorda embrionaria. En los seres humanos, la notocorda se reduce a los discos gelatinosos intervertebrales.

Cordón nervioso dorsal hueco

El cordón nervioso embrionario de un cordado se forma a partir de una placa ectodérmica, que profundiza y forma un tubo ubicado dorsalmente a la notocorda. El cordón nervioso resultante, dorsal y hueco, es propio de los cordados. Otros filos de



▲ Fig. 34-3. Caracteres de los cordados. Todos los cordados poseen los cuatro caracteres distintivos del filo en algún momento de su desarrollo.

animales poseen cordones nerviosos sólidos, en muchos casos, ubicados ventralmente. En los cordados adultos, el sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal) se desarrolla a partir del cordón nervioso embrionario.

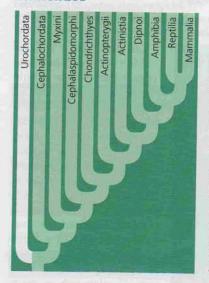
Aberturas o hendiduras faríngeas

El tubo digestivo de los cordados se extiende desde la boca hasta el ano. La región inmediatamente posterior a la boca es la faringe. En todos los embriones de los cordados se forman una serie de bolsas separadas por surcos a los lados de la faringe; estos surcos, conocidos como hendiduras faríngeas, se transforman en aberturas que se comunican con el exterior. Así, las aberturas faríngeas permiten que el agua que entra por la boca abandone el cuerpo sin necesidad de atravesar todo el tubo digestivo. En muchos cordados invertebrados, las aberturas faringeas funcionan como dispositivos para atrapar alimentos en suspensión. En los vertebrados (con excepción de los de vida terrestre, los tetrápodos), estas aberturas y las estructuras que las soportan se han modificado para el intercambio gaseoso y reciben el nombre de aberturas branquiales. En los tetrápodos, las hendiduras no se transforman en aberturas; en cambio, desempeñan un papel importante en el desarrollo de algunas partes del oído y de otras estructuras cefálicas y cervicales.

Cola muscular posanal

Los cordados presentan una cola ubicada posteriormente al ano, aunque, en muchas especies, ésta se pierde durante el desarrollo embrionario. Por el contrario, muchos animales que no pertenecen a este filo poseen un tracto digestivo que abarca casi toda la extensión del cuerpo. La cola de los cordados contiene elementos esqueléticos y musculares, y en muchas especies acuáticas aporta gran parte de la fuerza propulsora.

Tunicados

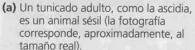


La evidencia basada en varios estudios morfológicos y moleculares sustenta la hipótesis de que los tunicados (subfilo Urochordata) pertenecen a la primera ramificación del linaje de los cordados. Estos animales se parecen a los demás cordados, sobre todo, durante su estadio larvario, que puede ser muy breve, de unos pocos minutos. En muchas especies, la larva usa sus músculos caudales y la notocorda para nadar en busca de un sustrato adecuado para asentarse, guiada por señales que recibe de

sus células fotorreceptortas y receptores de gravedad.

Una vez que un tunicado se asienta sobre un sustrato, experimenta una metamorfosis radical durante la cual sus caracteres de cordado desaparecen. Así, su cola y notocorda se reabsorben, su sistema nervioso se degenera y los órganos restantes rotan 90°. Un tunicado adulto incorpora agua a trá-





(b) En el adulto, aberturas faríngeas prominentes actúan en la toma del alimento en suspensión pero otros caracteres de los cordados no son obvios.

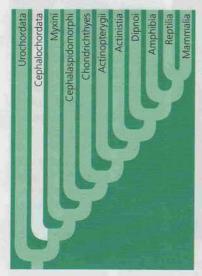


(c) Una larva de tunicado similar a un renacuajo que nada libremente que no se alimenta, presenta los cuatro caracteres distintivos de los cordados.

▲ Fig. 34-4. Un tunicado, miembro de los urocordados.

vés del sifón inhalante o de entrada, que pasa a través de sus aberturas faríngeas hacia una cavidad denominada atrio y es expulsada por el sifón de salida (fig. 34-4). Las partículas de alimento son filtradas del agua mediante una red mucosa y transportadas por acción ciliar hasta el esófago. El ano se vacía en el sifón exhalante. Algunas especies de tunicados expulsan un chorro de agua por su sifón exhalante cuando son atacados.

Anfioxos



Los anfioxos o lancetas (subfilo Cephalochordata) reciben este nombre debido a su forma, que recuerda a la de este delgado instrumento cortante (fig. 34-5). En su fase larvaria, estos animales desarrollan la notocorda, el cordón nervioso dorsal hueco, numerosas aberturas faringeas y la cola posanal. Se alimentan de plancton, nadando activamente hacia arriba y luego descendiendo pasivamente. Mientras descienden, atrapan el plancton y otros materiales en suspensión en sus faringes.

Cuando llegan a adultos, los anfioxos pueden medir hasta 5 cm de longitud y mantienen los caracteres clave de los cordados, lo que recuerda al cordado ideal mostrado en la figura 34-3. Tras la metamorfosis, los adultos nadan hacia el fondo del mar

y se entierran boca arriba en la arena, dejando solo su extremo anterior expuesto. Una red mucosa secretada entre las aberturas faríngeas extrae las pequeñas partículas de alimentos del agua de mar, que se introducen en la boca por acción de los cilios. El agua luego pasa a través de las aberturas y el alimento atrapado entra en el intestino. La faringe y sus aberturas desempeñan un papel poco importante en el intercambio gaseoso, proceso que ocurre, principalmente, a lo largo de la superficie corporal.

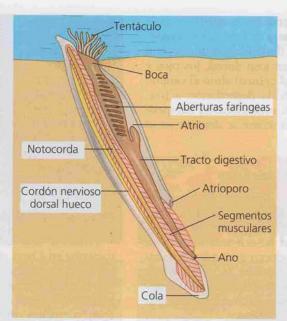
Los anfioxos a menudo abandonan su habitáculo para nadar hacia un nuevo asentamiento. Aunque son nadadores débiles, estos cordados invertebrados usan una versión simplificada de los mecanismos natatorios de los peces. La contracción coordinada de músculos en forma de galón (<<<<), dispuestos en forma seriada a ambos lados de la notocorda, produce la flexión de esta última y origina movimientos ondulatorios laterales que impulsan el cuerpo hacia adelante. La musculatura seriada es evidencia de la segmentación del anfioxo. Los segmentos musculares se desarrollan a partir de bloques mesodérmicos denominados somitas, que se encuentran a ambos lados de la notocorda en todos los embriones de los cordados.

Globalmente, los anfioxos son organismos raros de encontrar, pero en unas pocas regiones (incluida la Bahía de Tampa, a lo largo de la costa de Florida), ocacionalmente alcanzan densidades superiores a los 5 000 individuos por metro cuadrado.

Evolución temprana de los cordados

Aunque los tunicados y los anfioxos son animales relativamente raros, la biología evolutiva ha prestado y sigue prestándoles mucha atención. Al poseer muchos (pero no todos) de los caracteres derivados de los vertebrados, estos animales pueden

Fig. 34-5. El anfioxo Branchiostoma, un cefalocordado. Este pequeño invertebrado muestra los cuatro caracteres principales de los cordados. El agua entra por la boca y pasa a través de las aberturas faringeas hacia el atrio, una cámara que se descarga al exterior mediante el atrioporo. Las partículas de alimento atrapadas por la mucosa son barridas por cilios al tracto digestivo. Los músculos segmentados dispuestos de forma seriada producen los movimientos natatorios ondulados del anfioxo.



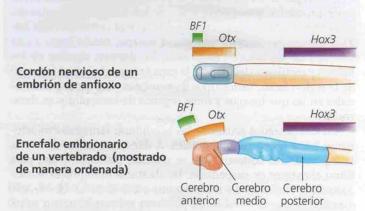


aportar pistas acerca del origen evolutivo del plan corporal de los vertebrados.

Como vimos con anterioridad, los tunicados presentan caracteres de los cordados solo en su estadio larvario, mientras que los anfioxos los mantienen en la edad adulta. Así, un anfioxo adulto se parece mucho más a un tunicado larval que a uno adulto. En la década de 1920, basándose en estas observaciones, el biólogo William Garstang propuso que los tunicados representan un estadio temprano en la evolución de los cordados. Sugirió que cordados ancestrales similares a los tunicados aceleraban su madurez sexual y se hagían maduros cuando todavía estaban en su forma larval. De esta manera, estos animales y los cordados que evolucionaron a partir de ellos mantuvieron la notocorda y otras características en su forma adulta. Este proceso, que se ha documentado en un número de transiciones evolutivas, se conoce como paidomorfosis (véase cap. 24).

Aunque la idea de Garstang fue popular durante varias décadas, hoy en día, el peso de la evidencia lo contradice en el caso de los tunicados. El estadio adulto degenerado de éstos parece ser un carácter derivado que evolucionó solo después de que el linaje de los tunicados se separara de los otros cordados. Incluso las larvas de los tunicados parecen ser derivados, y no una fiel reproducción del plan corporal de los cordados tempranos. Los estudios de la expresión de los genes *Hox* (véase cap. 21) sugieren que estas larvas no desarrollan las regiones posteriores de su eje corporal, sino que la región anterior está alargada y contiene al corazón y al sistema digestivo.

Algunos estudios realizados en anfioxos han revelado pistas importantes acerca de la evolución del cerebro de los cordados. En lugar de un cerebro completamente desarrollado, los anfioxos presentan solo un ligero ensanchamiento en el extremo anterior de su cordón nervioso. Sin embargo, los mismos genes Hox que organizan las regiones mayores del cerebro anterior, medio y posterior de los vertebrados se expresan con un patrón equivalente en este reducido grupo de células del cordón nervioso del anfioxo (fig. 34-6). Esto sugiere que el cerebro de los vertebrados sería la elaboración de una estructura ancestral similar al simple extremo anterior del cordón nervioso del anfioxo.



▲ Fig. 34-6. Expresión de genes del desarrollo en anfioxos y vertebrados. Los genes Hox (incluidos BF1, Otx y Hox3) controlan el desarrollo de las principales regiones del encéfalo de los vertebrados. Estos genes se expresan en los anfioxos en el mismo orden antero-posterior que en los vertebrados.

Evaluación de conceptos 34-1

- Explique por qué, aunque los seres humanos son cordados, carecen de la mayoría de los caracteres principales derivados de ellos.
- 2. ¿Cuál es la función de las aberturas faringeas en la alimentación de los tunicados y los anfioxos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 34-2

Los craneados son cordados que tienen cabeza

Después de la evolución del plan corporal básico de los cordados, que estudiamos en los tunicados y los anfioxos, la siguiente transición evolutiva importante fue la aparición de la cabeza. Los cordados que poseen cabeza se denominan **crane-ados**. La aparición de esta estructura (formada por un encéfalo en el extremo anterior del cordón nervioso dorsal, los ojos y otros órganos sensoriales, junto con el cráneo) abrió el camino a una nueva forma de alimentación: la depredación activa. Cabe aclarar que las cabezas también evolucionaron independientemente en otros linajes animales, como se describe en el capítulo 33.

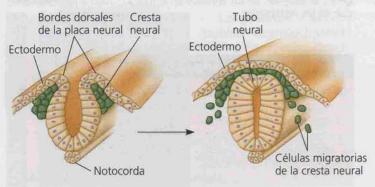
Caracteres derivados de los craneados

Los craneados vivos comparten un conjunto de caracteres derivados que los diferencia de los demás cordados. A nivel genético, estos animales poseen dos grupos de genes *Hox*, mientras que los tunicados y los anfioxos poseen solo uno. Otras importantes familias de genes que producen moléculas de señalización y factores de transcripción también se presentan de forma duplicada en los craneados. Esta complejidad genética adicional permitió que estos animales desarrollaran estructuras más complejas que las de los tunicados y los anfioxos.

Un detalle único de los crañeados es la cresta neural, un conjunto de células que aparece cerca de los márgenes dorsales del tubo neural embrionario, cuando éste se está cerrando (fig. 34-7). Estas células se dispersan por el cuerpo, dando lugar a una variedad de estructuras, entre ellas, los dientes, algunos de los huesos y cartílagos del cráneo, la capa interna de la piel (dermis) de la región facial, varios tipos de neuronas y las cápsulas sensoriales en las que los ojos y otros órganos de los sentidos se desarrollan

En los craneados acuáticos, las hendiduras faríngeas evolucionaron hacia aberturas branquiales. A diferencia de las aberturas faríngeas de los anfioxos, que se utilizan, principalmente, para filtrar alimentos en suspensión, las aberturas branquiales se aso-

▼ Fig. 34-7. La cresta neural, origen embrionario de varios caracteres exclusivos de los vertebrados.



(a) La cresta neural se compone de bandas celulares bilaterales cercanas a los márgenes de los pliegues embrionarios que forman el tubo neural. **(b)** Las células de la cresta neural migran a sitios distantes del embrión

(c) Estas células dan lugar a algunas de las estructuras anatómicas exclusivas de los vertebrados, entre ellas, algunos de los huesos y cartílagos del cráneo.



cian con músculos y nervios que permiten el bombeo de agua a través de ellas. Este bombeo puede ayudar a succionar alimentos y facilita el intercambio gaseoso (en los craneados terrestres, las hendiduras faríngeas desarrollan otro tipo de estructuras, como se verá más adelante).

Los craneados, más activos que los tunicados y los anfioxos, tienen un metabolismo más elevado y un sistema muscular mucho más extenso. Los músculos que corren a lo largo de su tracto digestivo contribuyen a la digestión moviendo el alimento a través de él. Estos cordados también poseen un corazón con al menos dos cámaras, eritrocitos con hemoglobina y riñones que eliminan desechos de la sangre.

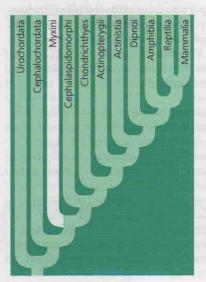
El origen de los craneados

A fines de la década de 1990, un grupo de paleontólogos que trabajaba en China descubrió una vasta fuente de fósiles. Éstos pertenecían a cordados primitivos que, aparentemente, representan la transición hacia los craneados. Estos fósiles se formaron hace 350 millones de años, durante la explosión del Cámbrico, cuando muchos grupos de animales se estaban diversificando (véase cap. 32).

Los más primitivos de los fósiles mencionados pertenecen a Haikouella, de 3 cm de longitud (fig. 34-8a). Este animal recuerda en muchos aspectos a un cefalocordado. La estructura de su boca indica que, al igual que los anfioxos, se alimentaba de partículas en suspensión. Sin embargo, Haikouella también presentaba algunos de los caracteres de los craneados, como un cerebro pequeño pero bien desarrollado, ojos, y segmentos musculares que recuerdan los de los vertebrados. También poseía estructuras duras en su faringe que pueden haber sido "dentículos", similares a los dientes. Pese a lo mencionado, este organismo carecía de cráneo, lo que sugiere que este carácter surgió como una innovación del sistema nervioso de los cordados.

En otras rocas cámbricas se han encontrado fósiles de cordados aún más avanzados, como *Haikouichthys*. Éste tenía aproximadamente el tamaño de *Haikouella*, pero presentaba un cráneo, tal vez cartilaginoso **(fig. 34-8b)**. Basándose en éste y otros caracteres, los paleontólogos han identificado a *Haikouichthys* como un verdadero craneado.

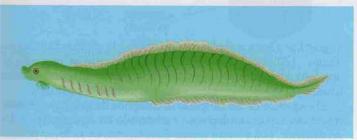
Mixinos



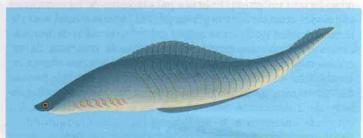
El linaje menos derivado de los craneados que aún sobrevive está representado por la clase Myxini, los mixinos (fig. 34-9). Estos animales presentan un cráneo cartilaginoso, pero carecen de mandíbulas y vértebras. Nadan en forma serpenteante, usando sus músculos segmentados para ejercer fuerza sobre la notocorda, que se mantiene en la adultez como una barra cartilaginosa fuerte pero flexible. Los mixinos poseen un pequeño cerebro, ojos y una apertura nasal que se





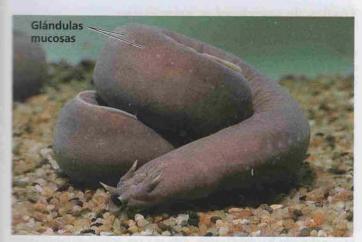


(a) Haikouella. Descubierto en 1999 en el sur de China, Haikouella poseía ojos y encéfalo pero carecía de cráneo, un carácter derivado de los craneados.



(b) Haikouichthys. Haikouichthys poseía cráneo, por lo que se considera un verdadero craneado.

Fig. 34-8. Fósiles de cordados primitivos. Los colores de las ilustraciones son imaginarios.



▲ Fig. 34-9. Mixino.

(fig. 34-9). Cuando estos animales son atacados por un depredador potencial pueden producir varios litros de mucus viscoso en menos de un minuto. Esta sustancia cubre las branquias del pez atacante y le obliga a retirarse o incluso le ahoga. Varios equipos de biólogos e ingenieros están investigando las propiedades del mucus de los mixinos con la esperanza de producir una sustancia artificial similar, que actuaría como un gel de relleno. Un gel de estas características podría usarse, por ejemplo, para reducir las hemorragias durante las cirugías.

Los sistemáticos especializados en vertebrados no consideran a los mixinos como verdaderos peces. Tradicionalmente, el término pez se ha aplicado a cualquier craneado con excepción de los tetrápodos. Usado de esta manera, el término no hace referencia a un grupo monofilético; por tanto, los sistemáticos lo usan solo para referirse a un clado específico de vertebrados, los actinopterigios (véase concepto 34-4). En este capítulo, el término se usa en este último sentido.

conecta con la faringe. También presentan en sus bocas formaciones similares a los dientes, constituidas por la proteína queratina.

Las 30 especies vivas de mixinos son marinas y miden hasta 50 cm de longitud. Son habitantes del fondo marino que se alimentan de gusanos y peces enfermos o muertos. Las hileras de glándulas mucosas presentes en sus flancos secretan una sustancia que absorbe agua para formar un material viscoso que puede repeler a otros carroñeros cuando un mixino se está alimentando

Evaluación de conceptos



- ¿Cuál de los siguientes cordados extintos se relaciona más cercanamente con los seres humanos, Haikouichthys o Haikouella? Justifique su respuesta.
- 2. ¿Qué caracteres de los mixinos están ausentes en los tunicados y los anfioxos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 34-3

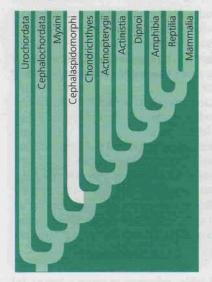
Los vertebrados son craneados que tienen columna vertebral

Durante el período Cámbrico, un linaje de craneados evolucionó hacia los vertebrados. Con un sistema nervioso más complejo y un esqueleto más elaborado que los de sus ancestros, los vertebrados se convirtieron en depredadores activos.

Caracteres derivados de los vertebrados

Una vez que los vertebrados se separaron del resto de los craneados, sufrieron una nueva duplicación génica, esta vez, en relación con un grupo de genes para factores de transcripción conocidos como la familia génica Dlx. El aumento resultante de la complejidad genética se asoció con el desarrollo de innovaciones en el sistema nervioso, entre ellas, la presencia de un cráneo más extenso y una espina dorsal formada por vértebras. En algunos vertebrados, las vértebras son poco más que pequeñas prominencias cartilaginosas, dispuestas dorsalmente a lo largo de la notocorda. Sin embargo, en la mayoría de ellos, las vértebras encierran a la médula espinal y han adquirido el papel mecánico de la notocorda. Los vertebrados acuáticos también adquirieron aletas dorsales, ventrales y anales, reforzadas por radios, que aportan empuje y control direccional. La natación rápida fue respaldada por otras adaptaciones; por ejemplo, un sistema más eficiente de intercambio gaseoso en las branquias.

Lampreas



Las lampreas (clase Cephalaspidomorphi) constituyen el linaje más antiguo de vertebrados vivos. Al igual que los mixinos, estos animales pueden ofrecer pistas sobre la evolución temprana de los vertebrados, aunque también han adquirido caracteres propios.

Existen alrededor de 35 especies de lampreas que habitan tanto en ambientes marinos como de agua dulce (fig. 34-10). Muchas de ellas son especies parásitas que se alimentan fijando sus bocas redondeadas y sin

mandíbulas en la superficie de algún pez. Hecho esto, utilizan su lengua áspera para penetrar en la piel de su hospedador e ingerir su sangre.

En su fase larvaria, las lampreas viven en corrientes de agua dulce. Las larvas son suspensívoras, y bastante parecidas a los anfioxos; pasan la mayor parte del tiempo enterradas en sedimentos. Algunas especies se alimentan solo durante el período larvario, alcanzando su madurez sexual después de varios años de permanencia en las corrientes. Llegado este punto, se reproducen y mueren en unos pocos días. Sin embargo, la mayoría de las especies





▲ Fig. 34-10. Lamprea marina. Muchas lampreas usan su boca (ampliada en la foto de la derecha) y lengua para perforar el flanco de un pez. De esta forma, ingieren sangre y otros tejidos de su hospedador.

migran hacia lagos o el mar cuando llegan a la adultez. Durante los últimos 170 años, la lamprea marina (*Petromyzon marinus*) ha invadido los Grandes Lagos (en la frontera entre los Estados Unidos y Canadá) y devastado muchas industrias pesqueras.

El esqueleto de las lampreas se compone de cartílagos. A diferencia del tejido cartilaginoso encontrado en la mayoría de los vertebrados, esta versión carece de colágeno; en su lugar presenta una matriz proteica rígida. La notocorda de estos animales persiste como el principal eje esquelético en los adultos, al igual que en los mixinos; no obstante, se encuentra rodeada por un tubo cartilaginoso del que parten proyecciones pares en sentido dorsal; representan a las vértebras y encierran parcialmente el cordón nervioso.

Fósiles de vertebrados primitivos

Una vez que los ancestros de las lampreas se separaron de los demás vertebrados durante el período Cámbrico aparecieron muchos otros linajes de vertebrados. Al igual que las lampreas, los miembros primitivos de estos linajes carecían de mandíbulas, pero allí terminan las semejanzas.

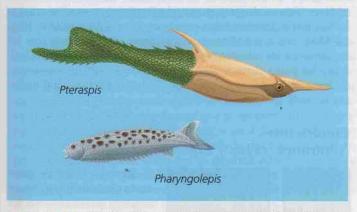
Los conodontos eran vertebrados delgados, de cuerpo blando, con ojos prominentes controlados por numerosos músculos. En el extremo anterior de sus bocas presentaban un conjunto de ganchos barbados formados por tejidos dentarios mineralizados (fig. 34-11). Muchos conodontos medían de 3 a 10 cm de longitud, aunque algunos pueden haber medido hasta 30 cm. Probablemente, cazaban con la ayuda de sus grandes ojos, clavando las presas en sus ganchos. Luego, el alimento pasaba hacia la faringe, donde un conjunto diferente de elementos dentarios lo cortaba y aplastaba.

Estos animales fueron extremadamente abundantes durante más de 300 millones de años. Sus elementos dentarios fosilizados son tan numerosos que han sido usados durante décadas por los geólogos petroleros como guía para datar los estratos rocosos en los que buscan petróleo. De estos fósiles proviene el nombre de los conodontos, que significa "diente cónico".

Durante los períodos Ordovícico, Silúrico y Devónico surgieron vertebrados con innovaciones adicionales. Poseían aletas pares y un oído interno con dos canales semicirculares que les otorgaba sentido de equilibrio. Aunque también carecían de mandíbulas, poseían una faringe muscular que quizá usaban para succionar habitantes del fondo marino o detritos. Una coraza de hueso mineralizado cubría una extensión variable de



▲ Fig. 34-11. Conodonto. Los conodontos son vertebrados primitivos que vivieron desde finales del Cámbrico hasta el Triásico tardío. A diferencia de las lampreas, los conodontos presentaban estructuras bucales mineralizadas que usaban para cazar o alimentarse de carroña.



▲ Fig. 34-12. Vertebrados acorazados sin mandíbulas. Pteraspis y Pharyngolepis son dos de los muchos géneros de vertebrados amandibulados que aparecieron durante los períodos Ordovícico, Silúrico y Devónico.

su cuerpo (fig. 34-12). Esta coraza, que en algunas especies incluía espinas, puede haber ofrecido protección contra los depredadores. Estos vertebrados acorazados se ubicaron formalmente en un grupo denominado ostracodermos ("piel acorazada"). Sin embargo, las investigaciones más recientes indican que se trata de un grupo parafilético: algunos linajes están más cercanamente relacionados con los vertebrados mandibulados que otros. Si bien los ostracodermos fueron excepcionalmente diversos, se extinguieron por completo hacia finales del período Devónico.

Origenes de los huesos y los dientes

El esqueleto humano se encuentra fuertemente mineralizado; el cartílago desempeña un papel menor. Sin embargo, éste es un desarrollo relativamente reciente en la historia de los vertebrados. Como vimos, el esqueleto de estos animales inicialmente evolucionó, como una estructura constituida por cartílago no mineralizado. Su mineralización comenzó solo después de que las lampreas se separaran de los restantes vertebrados.

¿Qué desencadenó el proceso de mineralización en los vertebrados? Philip Donoghue, de la Universidad de Birmingham, Inglaterra, supone que la mineralización se asocia con una transición en los mecanismos de alimentación. Es probable que los cordados primitivos ingirieran alimentos en suspensión, como los anfioxos, pero con el tiempo adquirieron mayor tamaño y fueron capaces de ingerir partículas más grandes, incluidos pequeños animales. Las estructuras mineralizadas más antiguas conocidas de los vertebrados (elementos dentales de los conodontos) fueron una adaptación que les permitió convertirse en carroñeros y depredadores. La coraza que presentan los vertebrados sin mandíbula más tardíos derivó de la mineralización dental. Así, según Donoghue, la mineralización del cuerpo de los vertebrados se inició en la boca. Solo en vertebrados más derivados, el endoesqueleto comenzó a mineralizarse, empezando por el cráneo. Como veremos en la próxima sección, los linajes más jóvenes de vertebrados sufrieron aun mayor mineralización.

Evaluación de conceptos



- ¿Cómo se reflejan las diferencias anatómicas entre las lampreas y los conodontos en sus respectivas formas de alimentarse?
- 2. ¿Qué papeles desempeñaba el hueso mineralizado en los primeros vertebrados?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 34-4

Los gnatostomados son vertebrados mandibulados

Los mixinos y las lampreas son supervivientes de una época en la que los craneados sin mandíbula eran comunes. En la actualidad, estos animales se han visto superados en número por los vertebrados mandibulados, conocidos como **gnatosto**mados.

Caracteres derivados de los gnatostomados

Los gnatostomados ("boca con mandíbula") reciben su nombre por sus mandíbulas, estructuras articuladas que, con ayuda de los dientes, les permiten asir firmemente los alimentos y cortarlos. De acuerdo con una hipótesis, las mandíbulas evolucionaron por la modificación de algunos arcos branquiales, que previamente daban sostén a las aberturas faríngeas (branquiales) anteriores (fig. 34-13). Las restantes aberturas branquiales, al no requerirse ya para filtrar alimentos en suspensión, permanecieron como los sitios más importantes de intercambio gaseoso con el medio. Otras hipótesis que postulan diferentes estructuras como origen de las mandíbulas, están en proceso de investiga-

▶ Fig. 34-13. Hipótesis acerca de la evolución de las mandíbulas en los vertebrados. El esqueleto de las mandíbulas evolucionó a partir de dos pares de arcos branquiales (rojo y verde), localizados entre las aberturas branquiales, cerca de la boca. Los pares de arcos últimos se perdieron o se incorporaron al cráneo o las mandíbulas.



ción por medio de la comparación de los genes implicados en el desarrollo de la boca en las lampreas y los gnatostomados.

Además de las mandíbulas, los gnatostomados comparten otros caracteres derivados. Sus ancestros comunes sufrieron una duplicación adicional de los genes *Hox*, y así cuadruplicaron el único grupo presente en los cordados primitivos. Otros grupos de genes también se duplicaron y permitieron mayor complejidad en el desarrollo de los embriones de estos animales. El cerebro anterior del gnatostonado es grande en comparación con el de otros craneados, principalmente, en asociación con un aumento de los sentidos del olfato y la vista. A cada lado del cuerpo de los representantes acuáticos del grupo se encuentra el sistema de línea lateral, una hilera de órganos microscópicos sensibles a la vibración del entorno hídrico.

Como mencionamos previamente, los ancestros de los gnatostomados comenzaron a adquirir un esqueleto mineralizado. En el ancestro común de los gnatostomados vivos, el esqueleto axial, la cintura escapular y los apéndices apareados estaban mineralizados.

Gnatostomados fósiles

Los gnatostomados aparecieron en el registro fósil hacia la mitad del período Ordovícico, hace 470 millones de años, y se diversificaron a un ritmo constante. Su éxito probablemente se debió a dos detalles anatómicos. Por un lado, sus aletas pares y su cola les permitieron nadar eficientemente tras sus presas; por el otro, sus mandíbulas les proporcionaron un medio eficiente para asir a sus presas o, simplemente, arrancarles trozos con sus dientes.

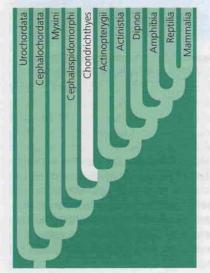
Los primeros gnatostomados que aparecieron en el registro fósil constituyen un linaje extinguido de vertebrados acorazados denominados placodermos, que significa "piel con placas" (fig.



▲ Fig. 34-14. Gnatostomados tempranos.

34-14a). Muchos placodermos medían menos de un metro de longitud, aunque algunos, gigantescos, sobrepasaban los 10 m. Otro grupo de vertebrados mandibulados llamados **acantodios** se diversificaron durante el período Devónico, y muchas nuevas formas evolucionaron tanto en aguas dulces como saladas (**fig. 34-14b**). Los acantodios se relacionaban cercanamente con los ancestros de los osteictios (peces de aletas radiadas y lobuladas). Tanto los palacodermos como los acantodios habían desaparecido hacia el comienzo del período Carbonífero, hace 360 millones de años.

Condrictios (tiburones, rayas y especies cercanas)



Entre los tiburones, rayas y sus parientes se incluyen algunos de los vertebrados depredadores más grandes y eficaces de los océanos. Pertenecen a la clase Condrichthyes, que significa "peces cartilaginosos". Como su nombre indica, los condrictios poseen un esqueleto constituido predominantemente por cartilago, a menudo impregnado con calcio.

Cuando la denominación del grupo fue acuñada por primera vez, a comienzos del siglo XIX, los científicos pensaban que los

condrictios representaban un estadio primitivo en la evolución del esqueleto de los vertebrados, y que la mineralización había evolucionado solo en linajes más derivados, como los peces óseos. Reforzaba esta opinión el hecho que los embriones de estos linajes más derivados desarrollan primero un esqueleto fundamentalmente cartilaginoso y más tarde gran parte del cartílago es reemplazado por hueso, una matriz dura de fosfato de calcio. Sin embargo,

esta visión se ha abandonado. Como muestran los conodontos y los vertebrados amandibulados acorazados, la mineralización del esqueleto de los vertebrados ya había comenzado antes de que el linaje de los condrictios se separara de los demás vertebrados. Además, pueden encontrarse trazas de hueso en los condrictios vivos (en sus escamas, en la base de sus dientes y, en algunos tiburones, en una delgada lámina en la superficie de sus vértebras). La limitada distribución de hueso en el cuerpo de los condrictios parece ser una condición derivada que surgió después de que éstos se separaran de los restantes gnatostomados.

En la actualidad existen cerca de 750 especies de condrictios. La subclase más grande y diversa incluye los tiburones y las rayas (figuras 34-15a y b). Una segunda subclase se compone de unas

pocas docenas de especies de quimeras (fig. 34-15c).

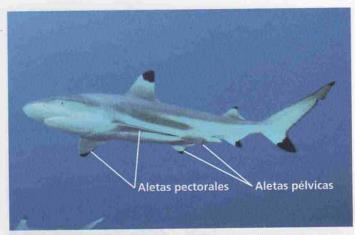
Muchos tiburones tienen un cuerpo hidrodinámico y son nadadores rápidos, aunque no pueden maniobrar muy bien. Poderosos movimientos del tronco y de la aleta caudal (cola) los impulsan hacia adelante. Los aletas dorsales actúan, sobre todo, como estabilizadoras y las aletas pares pectorales (anteriores) y pélvicas (posteriores) aportan sustentación mientras nadan. Aunque el tiburón aumenta su capacidad de flotación almacenando una gran cantidad de aceite en su enorme hígado, sigue siendo más denso que el agua y si deja de nadar, se hunde. Nadar continuamente también asegura el flujo de agua a través de la boca y las branquias, donde se produce el intercambio gaseoso. Sin embargo, algunos tiburones y muchas rayas pasan buena parte de su tiempo descansando en el fondo del mar. Durante el descanso usan sus músculos mandibulares y faríngeos para bombear agua a través de sus branquias.

Los tiburones y las rayas de mayor tamaño se alimentan filtrando plancton en suspensión. Muchos tiburones, sin embargo, son carnívoros que tragan sus presas enteras o usan sus poderosas mandibulas y sus afilados dientes para arrancar trozos de animales que son demasiado grandes para engullir de una sola vez. Estos animales poseen varias hileras de dientes que se mueven de modo gradual hacia la parte frontal de la boca, a medida que los dientes viejos se van perdiendo. El tubo digestivo de muchos tiburones es, proporcionalmente, más corto que el de otros vertebrados. En su intestino existe una válvula espiral, un pliegue con forma de sacacorchos que aumenta el área de absorción y prolonga el paso de los

alimentos a través del tracto digestivo.

La agudización de los sentidos es una adaptación que concuerda con el estilo de vida activo y carnívoro de los tiburones. Estos animales poseen una visión muy aguda, pero no pueden distinguir los colores. Los orificios nasales de los tiburones, como los de muchos vertebrados acuáticos, se abren en cavidades ciegas y solo tienen función olfatoria (no respiratoria). Además, poseen un par de regiones en la piel de la cabeza capaces de detectar campos eléctricos producidos por las contracciones musculares de animales cercanos. Como otros vertebrados acuáticos, los tiburones no tienen tímpanos, estructuras usadas por los vertebrados terrestres para transmitir las ondas sonoras del aire hasta los órganos auditivos. El sonido llega a los tiburones a través del agua, y el cuerpo entero del animal lo transmite hasta los órganos auditivos del oído interno.

Los óvulos de los tiburones son fecundados internamente. El macho posee un par de peripodios en sus aletas pélvicas que introducen el esperma dentro del tracto reproductivo de la hembra. Algunas especies son ovíparas; es decir, ponen huevos que se desarrollan fuera del cuerpo materno; éstos se liberan después de haber sido incluidos en cápsulas protectoras. Otras especies, ovovivíparas, retienen el huevo fecundado en el oviducto; nutridos por el vitelo del huevo, los embriones se desarrollan y las crías nacen después de eclosionar dentro del útero. Unas pocas especies son viví-



(a) Tiburón de puntas negras (Carcharhinus melanopterus).
Nadadores rápidos y de sentidos agudos, los tiburones poseen aletas pectorales y pélvicas pares.



(b) Raya látigo americana (Dasyatis americana). La mayoría de las rayas, de forma aplanada, son habitantes de los fondos marinos que aplastan y rompen moluscos y crustáceos para alimentarse. Otras, nadan tranquilamente en aguas abiertas usando sus bocas a modo de pala para conseguir su alimento.



(c) Quimera manchada (*Hydrolagus colliei*). Las quimeras viven típicamente a profundidades mayores de 80 m y se alimentan de camarones, moluscos y erizos de mar. Algunas especies presentan un aguijón venenoso en la parte frontal de su aleta dorsal.

▲ Fig. 34-15. Condrictios.

paras: las crías se desarrollan dentro del útero y durante la gestación reciben nutrientes desde la sangre materna a través de una placenta formada por el saco vitelino, absorbiendo un líquido nutricio producido por el útero o comiendo otros huevos. El tracto reproductor del tiburón desemboca junto con el sistema excretor y el tracto digestivo en la cloaca, una cámara común con una sola abertura al exterior.

Aunque las rayas se relacionan cercanamente con los tiburones, han adoptado un estilo de vida muy diferente. Muchas de ellas, de forma aplanada, son habitantes del fondo del mar que se alimentan usando sus mandíbulas para aplastar moluscos y crustáceos. Estos animales utilizan sus grandes aletas pectorales a modo de "alas" acuáticas para propulsarse. La cola de muchas de ellas tiene forma de látigo y en algunas especies porta un aguijón venenoso que les sirve como defensa.

Los condrictios han cambiado poco durante más de 300 millones de años, aunque hoy en día están gravemente amenazados por la pesca excesiva. En el año 2003, los investigadores comunicaron que las reservas de tiburones en el noroeste del Atlántico habían disminuido un 75% en 15 años.

Peces de aletas radiadas y peces de aletas lobuladas

Urochordata
Cephalochordata
Myxini
Cephalaspidomorphi
Chondrichthyes
Actinopterygii
Actinistia
Dipnoi
Reptilia

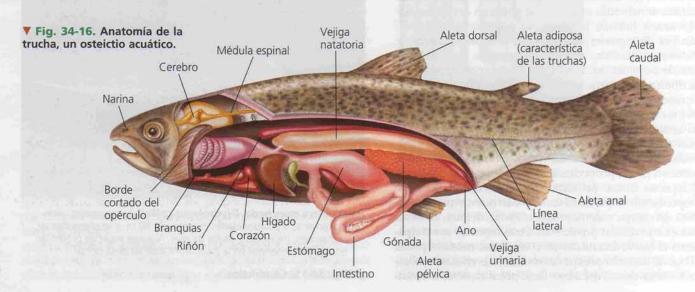
La gran mayoría de los vertebrados pertenece al clado de los gnatostomados, denominado Osteichthyes. Como muchos otros nombres taxonómicos, este último (que significa "peces óseos") se acuñó mucho antes del advenimiento de la sistemática filogenética. Cuando se lo definió por vez primera, el grupo excluía a los tetrápodos, pero ahora sabemos que un taxón de estas características sería, en realidad, parafilético (fig. 34-2). Por tanto, hoy en día, los sistemáticos incluyen a los tetrápodos junto con los peces óseos en el clado Osteichthyes. Claramente, el nombre del grupo no se ajusta a las características de todos sus miembros.

A diferencia de los condrictios, casi todos los **osteictios** existentes presentan un endoesqueleto osificado, formado por una matriz dura de fosfato de calcio. No está claro cuándo se produjo el cambio a un esqueleto óseo en la evolución de los vertebrados. Por ejemplo, es posible que el ancestro común de los condrictios y osteictios estuviera muy osificado, y que los condrictios luego perdieran gran parte del tejido óseo. La pregunta quedará abierta hasta que se encuentren nuevos fósiles de los primeros condrictios y los osteictios.

Los osteictios acuáticos son los animales que, de manera informal, denominamos peces. Estos organismos respiran mediante el paso de agua a través de cuatro o cinco pares de branquias, localizadas en cámaras cubiertas por un repliegue óseo protector denominado opérculo (fig. 34-16). Mediante el movimiento del opérculo y la contracción de los músculos que rodean a las cámaras branquiales, el agua se bombea a través de la boca y de la faringe para pasar después entre las branquias hacia el exterior.

La mayoría de los osteictios acuáticos pueden controlar su flotación mediante un saco lleno de aire conocido como vejiga natatoria. El movimiento de los gases desde la sangre hacia este órgano aumenta la flotación y determina que el animal se eleve; el paso de gases en dirección opuesta ocasiona que el animal se hunda. Charles Darwin propuso que los pulmones de los tetrápodos evolucionaron a partir de las vejigas natatorias, pero, aunque parezca extraño, la relación evolutiva parece ser la opuesta. Los osteictios de muchos linajes primitivos también tienen pulmones, que usaban para respirar aire como suplemento del intercambio gaseoso en sus branquias. El peso de la evidencia indica que los pulmones aparecieron primero y después evolucionaron hacia vejigas natatorias en algunos linajes.

La piel de los osteictios acuáticos está cubierta, con frecuencia, por escamas óseas planas que difieren en estructura de las escamas similares a dientes de los tiburones. Las glándulas cutáneas secretan un mucus viscoso sobre la piel, una adaptación que reduce la resistencia durante la natación. Al igual que los tiburones, los osteictios acuáticos poseen un sistema de línea lateral que se evidencia como una hilera de pequeñas fosas en la piel, a cada lado del cuerpo.



Los detalles acerca de la reproducción de estos animales varían de forma notable. La mayoría de las especies son ovíparas y se reproducen por fecundación externa después de que la hembra deposita una gran cantidad de *óvulos* pequeños. Sin embargo, otras se caracterizan por presentar fecundación interna y por ser viviparas.

Peces de aletas radiadas

Casi todos los osteictios acuáticos que nos son familiares están dentro del grupo de los peces de aletas radiadas (clase Actinopterigii, del griego aktin, radio, y pteryg, ala o aleta). Las distintas especies de lubinas, percas, truchas, atunes y arenques son ejemplos (fig. 34-17). Sus aletas, soportadas principalmente por radios largos y flexibles, están modificadas para maniobrar, servir como defensa y otras funciones.

En apariencia, los peces de aletas radiadas se originaron en aguas dulces y luego se diseminaron en el mar (las adaptaciones para resolver los problemas osmóticos asociados con la vida en agua salada se comentan en el capítulo 44). Numerosas especies retornaron a las aguas dulces en algún punto de su evolución. Algunas de ellas, como el salmón y la trucha marrón migratoria, repiten su viaje evolutivo de ida y vuelta a las aguas dulces durante su ciclo vital.

Los peces de aletas radiadas son una fuente importante de proteínas para los seres humanos, que los han consumido durante decenas de miles de años. Sin embargo, las operaciones de pesca a escala industrial amenazan con colapsar algunas de las más grandes industrias pesqueras del mundo. Estos peces también se enfrentan a otras presiones por parte de los seres humanos, como la desviación de los ríos mediante presas.

Peces de aletas lobuladas

Los peces de aletas radiadas evolucionaron durante el período Devónico junto con otro linaje mayor de osteictios, los peces de aletas lobuladas (Sarcopterigii). El carácter derivado dave de estos peces es la presencia de huesos con forma de vara rodeados por una gruesa capa de músculo en sus aletas pectorales y pélvicas. Durante el Devónico, muchos de estos peces rivieron en aguas salobres, por ejemplo en marismas. Allí, estos animales usaban sus aletas lobuladas para nadar y "caminar" hajo el agua a través del sustrato. Algunos de ellos fueron depredadores gigantescos: es habitual encontrar sus dientes fosilizados, que tienen forma espinosa y son tan grandes como un pulgar humano.

A finales del período Devónico, su diversidad se redujo y boy en día sobreviven solo tres linajes. Uno de ellos, los celacantos (clase Actinistia), se desplazó hacia el océano (fig. 34-18). Los científicos pensaban que estos peces se habían entinguido hace 75 millones de años pero, en 1938, unos pesadores atraparon un celacanto vivo frente a las Islas Comores, la parte oeste del Océano Índico. Los celacantos fueron encontrados solo en ese área hasta 1999, cuando se identificó se segunda población en la parte este del Océano Índico, cerca de Indonesia. Esta población podría representar una segunda especie.

El segundo linaje vivo de peces de aletas lobuladas está epresentado por tres géneros de peces pulmonados (clase Dipnoi), todos ellos encontrados en el hemisferio sur. Estos peces evolucionaron en el océano, pero hoy se les encuentra solo en aguas dulces, en general en aguas estancadas y pantanos. Para espirar se dirigen a la superficie e ingieren aire dentro de sus



(a) Atún de aleta amarilla (Thunnus albacares), Los cardúmenes de este rápido nadador constituyen un importante recurso comercial en todo el mundo.



(b) Pez payaso (Amphiprion ocellaris), un simbionte mutualista de las anémonas marinas.



(c) Hipocampo o caballito de mar (Hippocampus ramulosus). El macho de esta especie porta a las crías durante su desarrollo embrionario, hecho inusual en el reino animal.



(d) Morena puntofino o morena pintita (Gymnothorax dovii), un depredador que acecha a sus presas en las grietas de su hábitat, los arrecifes de coral.

▲ Fig. 34-17. Peces de aletas radiadas (clase Actinopterygii).



▲ Fig. 34-18. Celacanto (*Latimeria*). Este pez de aletas lobuladas vive en aguas profundas, frente a las costas del sur de África e Indonesia.

pulmones conectados con la faringe. También tienen branquias, que en los peces pulmonados de Australia constituyen el principal órgano de intercambio gaseoso. Cuando los estanques se reducen durante la estación seca, estos peces pueden enterrarse en el lodo y estivar (permanecer en un estado de letargo, véase capítulo 40).

El tercer linaje de peces de aletas lobuladas que todavía sobrevive es mucho más diverso que los celacantos y los peces pulmonados. A mediados del Devónico, estos organismos se adaptaron a la vida en el medio terrestre y dieron lugar a los vertebrados terrestres o tetrápodos, entre ellos, los seres humanos. El clado de los tetrápodos es el tema de la próxima sección.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Qué caracteres derivados comparten los tiburones y los atunes? ¿Qué características les distinguen entre sí?
- Compare el hábitat de los tres linajes supervivientes de peces de aletas lobuladas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 34-5

Los tetrápodos son gnatostomados que tienen cuatro extremidades

Uno de los acontecimientos más significativos en la historia de los vertebrados ocurrió cerca de 360 millones de años, cuando las aletas lobuladas de algunos peces evolucionaron para convertirse en los miembros delanteros y traseros de los tetrápodos. La anatomía básica "tipo pez", que hasta ese momento habían compartido todos los vertebrados, quedó atrás con la conquista del medio terrestre. Así, los tetrápodos terminaron por originar nuevas modalidades de locomoción, como el salto de las ranas, el vuelo de las águilas o la bipedestación de los seres humanos.

Caracteres derivados de los tetrápodos

El carácter más significativo de los **tetrápodos** es el que le da nombre al grupo, que significa "cuatro extremidades" en griego. En lugar de aletas pectorales y pélvicas, los tetrápodos tienen miembros que pueden soportar su peso en el medio terrestre, así como extremidades traseras con dedos que les permiten transmitir la fuerza generada por los músculos hacia el suelo mientras caminan.

La vida en el medio terrestre ocasionó numerosos cambios en el diseño corporal de los tetrápodos. Los huesos de la cintura pélvica, a la que se unen los miembros posteriores, están fusionados a la columna vertebral y permiten que las fuerzas que generan estos miembros contra el suelo se transmitan hacia el resto del cuerpo. Los tetrápodos actuales no tienen aberturas branquiales; en cambio, durante el desarrollo embrionario, las hendiduras faríngeas dan lugar a partes de los oídos, las glándulas y otras estructuras. Los oídos están adaptados para la detección de sonidos transmitidos a través del aire.

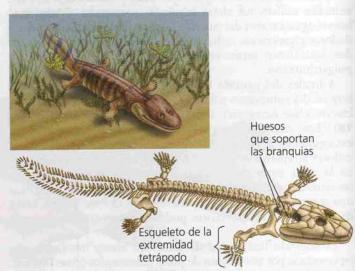
Como veremos, algunos de estos caracteres se alteraron de manera espectacular o desaparecieron en varios linajes de tetrápodos. Por ejemplo, en las aves, los miembros pectorales se transformaron en alas, mientras que en las ballenas, el cuerpo entero convergió hacia una forma similar a la de un pez.

El origen de los tetrápodos

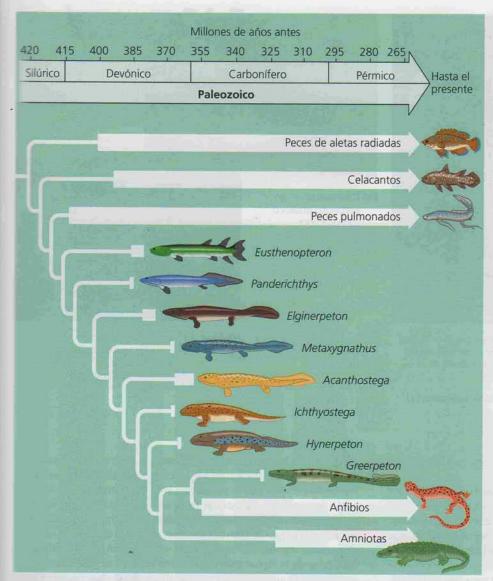
Como ya vimos, los pantanos costeros del Devónico eran el hogar de una amplia gama de peces de aletas lobuladas. Los que llegaban a aguas particularmente poco profundas y pobres en oxígeno podían usar sus pulmones para respirar aire. Probablemente, algunas especies usaban sus fuertes aletas para moverse entre los troncos o por el fondo. Así, el plan corporal de los tetrápodos no evolucionó "de la nada", sino que fue simplemente una modificación de un plan corporal preexistente.

En un linaje de peces de aletas lobuladas, las aletas se volvieron progresivamente más parecidas a extremidades, mientras que el resto del cuerpo retenía adaptaciones para la vida acuática. Por ejemplo, *Acanthostega*, un pariente cercano de los tetrápodos que vivió en Groenlandia hace 365 millones de años, tenía miembros completamente formados, con patas, tarso y dedos (fig. 34-19). Aun así, retenía adaptaciones para el agua: poseía huesos que daban soporte a las branquias y radios en su cola que actuaban como sustento para una delicada aleta propulsora. Las cinturas pélvica y pectoral eran demasiado débiles para soportar el peso del cuerpo en el medio terrestre. *Acanthostega* debe haber reptado fuera del agua de tanto en tanto, pero la mayor parte del tiempo era acuático.

Extraordinarios descubrimientos de fósiles durante los últimos 20 años han permitido a los paleontólogos reconstruir con confianza el origen de los tetrápodos por primera vez (fig. 34-20). Durante el período Carbonífero se originó una gran diversidad de estos animales; algunas especies alcanzaron los 2 m de longitud. A juzgar por la morfología y la ubicación de sus fósiles, estos tetrápodos permanecían asociados con el agua, una característica que comparten con algunos miembros de un grupo de tetrápodos actuales, los anfibios.



▲ Fig. 34-19. Acanthostega, un pariente devoniano de los tetrápodos. Al mismo tiempo que presentaba extremidades (carácter derivado de los tetrápodos), Acanthostega conservaba adaptaciones acuáticas primitivas, como las branquias.



▲ Fig. 34-20. El origen de los tetrápodos. Las barras en las ramas del diagrama sitúan en el tiempo a los fósiles conocidos; las flechas indican linajes que se extienden hasta nuestros días. Los dibujos de las formas extinguidas se basan en esqueletos fosilizados, pero los colores son imaginarios.



(a) Orden Urodela. Los urodelos (salamandras) conservan su cola en el estado adulto.



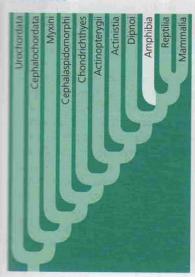
(b) Orden Anura. Los anuros, como Dendrobates pumilio (rana venenosa), carecen de cola cuando son adultos.



(c) Order Apoda. Los ápodos o cecilias carecen de miembros y son anfibios esencialmente subterráneos.

▲ Fig. 34-21. Anfibios.

Anfibios



Los anfibios (clase Amphibia) están representados en la actualidad por cerca de 4 800 especies de salamandras (orden Urodela, que significa "con cola"), ranas (orden Anura, que significa "sin cola") y cecilias (orden Apoda, que significa "sin extremidades").

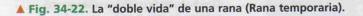
Existen cerca de 500 especies de urodelos. Algunos son totalmente acuáticos y otros viven en el medio terrestre cuando son adultos o durante toda su vida (fig. 34-21a).

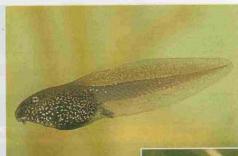
Muchas salamandras que viven en tierra caminan flexionando el cuerpo hacia los lados, una forma de locomoción que heredaron de los tetrápodos terrestres iniciales. La pedomorfosis es común entre las salamandras acuáticas; por ejemplo, el necturo de los Grandes Lagos (*Necturus maculosus*) conserva características larvarias cuando llega a la madurez sexual (fig. 34-23).

Los anuros, con aproximadamente 4 200 especies, se han especializado más que los urodelos para moverse en el ambiente terrestre (fig. 34-21b). Las ranas adultas usan sus poderosos miembros posteriores para saltar. Estos animales atrapan insectos con movimientos rápidos de su lengua larga y adherente, fijada a la parte anterior de la boca. Las ranas presentan una gran variedad de adaptaciones que les permiten evitar ser comidas por depredadores más grandes. Sus glándulas cutáneas secretan mucus de sabor desagradable o incluso venenoso. Muchas especies venenosas presentan colores brillantes, hecho que los depredadores asociarían con el peligro



(a) El macho retiene a la hembra y la estimula a liberar sus óvulos, que son depositados y fecundados en el agua. Aunque presentan una cubierta gelatinosa, carecen de cáscara y se desecarían en el aire.





(b) El renacuajo es un herbívoro acuático con una cola similar a la de un pez y branquias internas.



(c) Durante la metamorfosis, las branquias y la cola se reabsorben al mismo tiempo que se desarrollan las extremidades.

(fig. 53-6). Otras ranas tienen diversos colores que les permiten camuflarse (fig. 53-5).

Los ápodos, representados por las cecilias (unas 150 especies), carecen de miembros y son prácticamente ciegos. Su aspecto superficial recuerda al de las lombrices de tierra (fig. 34-21c). La ausencia de miembros es una adaptación secundaria, ya que evolucionaron de un ancestro con extremidades. Las cecilias habitan áreas tropicales, donde muchas especies viven enterradas en el suelo húmedo de las selvas. Unas pocas especies sudamericanas viven en charcas y corrientes de agua dulce.

Anfibio significa "dos vidas", en referencia a la metamorfosis que sufren muchas especies de ranas (fig. 34-22). El estado larvario de éstas, denominado renacuajo, es por lo común un herbívoro acuático con branquias, un sistema de líneas laterales que recuerda al de los vertebrados acuáticos y una larga cola a modo de aleta. Al principio, el renacuajo carece de miembros y nada haciendo movimientos ondulantes con su cola. Durante la metamorfosis que conduce a "la segunda vida" se desarrollan las extremidades, los pulmones, un par de tímpanos externos y un sistema digestivo adaptado a la dieta carnívora. Al mismo tiempo, las branquias desaparecen; el sistema de líneas laterales también se pierde en muchas especies. La joven rana nada hasta la orilla y se convierte en un cazador terrestre. Sin embargo, pese a su nombre, muchos anfibios no llevan una vida dual (acuática y terrestre). Existen algunas ranas, salamandras y cecilias estrictamente acuáticas o terrestres. Además, las larvas de las salamandras y las cecilias se parecen mucho a los adultos y, al igual que ellos, son típicamente carnívoras.

Muchos anfibios pueden encontrarse en hábitat húmedos, como pantanos y selvas. Incluso los que están adaptados a hábitats más secos pasan gran parte de su tiempo en lugares donde la humedad es alta, como refugios subterráneos o debajo de las hojas mojadas. Los anfibios, en general, dependen en gran medi-

da de su piel húmeda para el intercambio gaseoso con el ambiente. Algunas especies terrestres carecen de pulmones y respiran exclusivamente a través de su piel y cavidad oral.

La fecundación es externa en la mayoría de estos animales; el macho sujeta a la hembra y deposita su esperma sobre los óvulos a medida que la hembra los libera (fig. 34-22a). Los anfibios depositan sus huevos típicamente en el agua o en ambientes húmedos de la tierra; como no tienen cáscara se deshidratan con rapidez en el aire seco. Algunos anfibios depositan enormes cantidades de huevos en charcas temporales, con una tasa de mortalidad alta. En contraste, otras especies ponen relativamente pocos, pero exhiben varios tipos de cuidado parental. Según la especie, los machos o las hembras pueden portar los huevos en su dorso, boca o incluso en su estómago. Ciertas ranas arborícolas tropicales depositan sus huevos dentro de nidos espumosos y húmedos que resisten la desecación. Existen algunas especies ovovivíparas y vivíparas que retienen los huevos en el tracto reproductivo de la hembra, donde los embriones pueden desarrollarse sin deshidratarse.

Muchos anfibios exhiben comportamientos sociales complejos y diversos, en especial, durante su estación reproductiva. Por lo general, las ranas son silenciosas, pero los machos de muchas especies emiten sonidos para defender su territorio de apareamiento o para atraer a las hembras. En algunas especies, la migración hacia lugares específicos de apareamiento conlleva la comunicación vocal, navegación celeste o señalización química.

Durante los últimos 25 años, los zoólogos han documentado una rápida y alarmante disminución de las poblaciones de anfibios en todo el mundo. Las causas serían varias, entre ellas, la degradación de hábitats, la diseminación de un patógeno fúngico (*Batrachochytrium dendrobatidi*) y la lluvia ácida. Esta última es especialmente dañina para muchos anfibios, debido a su dependencia de ambientes húmedos para completar sus ciclos de vida.

Evaluación de conceptos

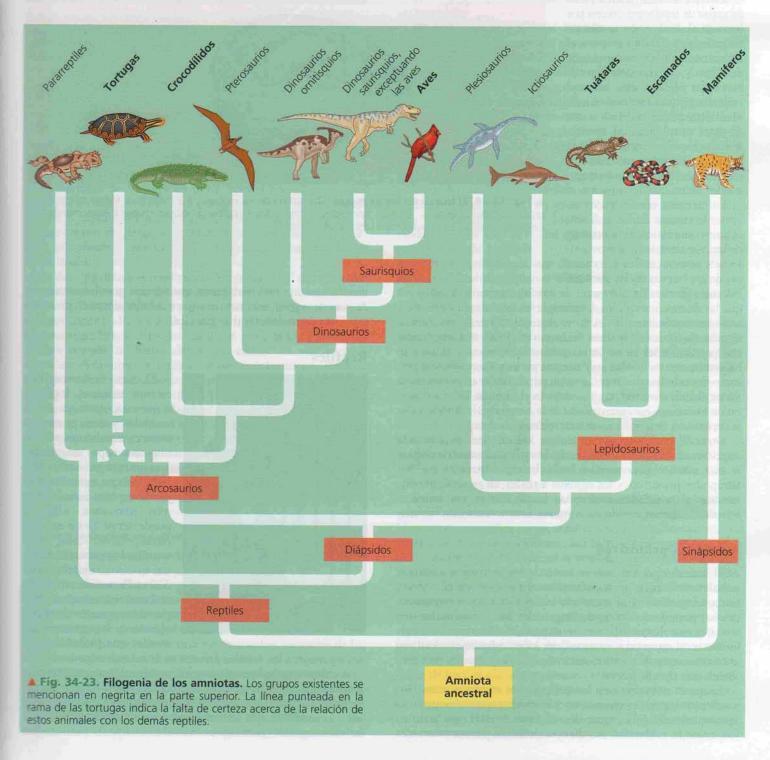
- ¿Era Acanthostega un tetrápodo terrestre? Justifique su respuesta.
- Algunos anfibios nunca abandonan el agua, mientras que otros pueden sobrevivir en ambientes terrestres relativamente secos. Compare las adaptaciones que permiten estos dos estilos de vida diferentes.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 34-6

Los amniotas son tetrápodos que ponen huevos adaptados al medio terrestre

Los **amniotas** son un grupo de tetrápodos cuyos miembros vivos son los reptiles (aves incluidas) y los mamíferos **(fig. 34-23)**. Durante su evolución, los amniotas adquirieron varias adaptaciones nuevas a la vida en el medio terrestre.



El nombre de los amniotas pro-

viene del carácter derivado más

importante del clado, el huevo

Alantoides. Es un saco que actúa como depósito de desechos metabólicos embrionarios. La membrana alantoidea también funciona conjuntamente con el corion como órgano respiratorio.

Corion. Junto con la membrana alantoidea interviene en el intercambio gaseoso entre el embrión y el aire. El oxígeno y el dióxido de carbono se difunden libremente a través de la cáscara del huevo.

Amnios. Esta membrana mantiene el embrión protegido dentro de una cavidad llena de líquido, amortiguando así los impactos. Saco vitelino. Éste contiene una reserva de nutrientes denominada vitelo ("yema" del huevo). Los vasos sanguíneos de su pared transportan los nutrientes del vitelo hasta el interior del embrión. Otros nutrientes se almacenan en el albumen ("clara" del huevo).



▲ Fig. 34-24. El huevo de los amniotas. El embrión de los reptiles y los mamíferos forma cuatro membranas extraembrionarias: amnios, alantoides, corion y saco vitelino. El dibujo muestra éstas membranas extraembrionarias en el huevo con cáscara de un reptil.

amniótico, que contiene membranas especializadas para proteger al embrión (fig. 34-24). Éstas se denominan membranas extraembrionarias, ya que no son parte del cuerpo del embrión en sí, sino que se desarrollan a partir de capas de tejido que crecen por fuera de él. Su función se relaciona con el intercambio gaseoso, el almacenamiento de sustancias de desecho y la transferencia de nutrientes almacenados hacia el embrión. El huevo amniótico recibe su denominación debido a una de estas membranas, el amnios, que encierra un compartimento lleno de líquido que baña al embrión y actúa como un amortiguador hidráulico de impactos.

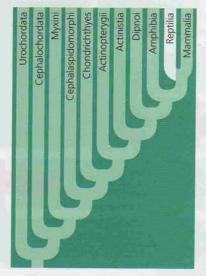
En contraste con el huevo carente de cáscara de los anfibios, el huevo amniótico de la mayoría de los reptiles y de algunos mamíferos si poseen cáscara. Las cáscaras de los huevos de las aves son

calcáreas (hechas de carbonato de calcio) e inflexibles, mientras que las de muchos reptiles distintos de las aves son flexibles y de consistencia similar a la del cuero. La cáscara retrasa de manera significativa la deshidratación del huevo en el aire, una adaptación que permitió a los amniotas ocupar un intervalo más amplio de hábitats terrestres que los anfibios, sus parientes actuales más cercanos (las semillas desempeñaron un papel similar en la evolución de las plantas terrestres, como vimos en el capítulo 29). La mayoría de mamíferos han prescindido de la cáscara y el embrión evita la desecación desarrollándose dentro de su madre.

Otras adaptaciones adquiridas por los amniotas para la vida terrestre son una piel menos permeable y la capacidad de utilizar la caja torácica para ventilar los pulmones. Mientras que los tetrápodos primitivos y los anfibios actuales, en general, presentan sus extremidades extendidas hacia afuera, los amniotas actuales muestran, en distintos grados, una postura más elevada.

ticas. Estos amniotas herbívoros, que comían grandes cantidades de materia vegetal, se convirtieron a su debido tiempo en presas de amniotas depredadores más grandes.

Reptiles



El clado de los reptiles incluye tuátaras, lagartos, serpientes, tortugas, crocodílidos y aves, junto con cierta cantidad de grupos extinguidos como los grandes dinosaurios no voladores. Debido a que todos los linajes de reptiles actuales son muy derivados, ninguno puede servir como modelo retrospectivo lineal para estudiar los primeros reptiles, que vivieron hace unos 320 millones de años. Sin embargo, los estudios comparativos permiten suponer algunos de los caracteres derivados que probablemente

distinguieron a los reptiles primitivos de otros tetrápodos.

A diferencia de los anfibios, los reptiles tienen escamas que contienen la proteína queratina. Éstas crean una barrera impermeable que ayuda a prevenir la deshidratación en un medio seco (en los cocodrilos, que se han adaptado al agua, han evolucionado escamas más permeables llamadas escudos). Las escamas

Amniotas primitivos

El ancestro común más reciente de los anfibios y amniotas actuales vivió hace unos 340 millones de años, en el período Carbonífero. No se han encontrado fósiles de huevos amnióticos de esa época, lo que no es de sorprender dado lo delicados que son. Por este motivo, todavía no es posible afirmar cuándo evolucionó esta estructura, aunque debe haber existido en el último ancestro común de los amniotas vivientes, ya que todos ellos presentan este tipo de huevo.

Lo que sí es evidente en los fósiles de los amniotas primitivos y sus parientes más cercanos es que vivieron en ambientes más secos que los tetrápodos iniciales. Algunos de ellos eran herbívoros, como lo evidencian sus dientes abrasivos y otras caracterís-



▲ Fig. 34-25. Un reptil ovíparo. Un dragón de Komodo saliendo a través de la cáscara de su huevo, de consistencia similar al cuero. Esta cubierta es común en los huevos de los reptiles actuales, a excepción de las aves.

impiden que los reptiles respiren a través de su piel como los anfibios, de modo que la mayoría de ellos dependen de sus pulmones para el intercambio gaseoso. La excepción a esta regla la constituyen las tortugas, ya que muchas de ellas también usan las superficies húmedas de su cloaca para este proceso.

La mayoría de los reptiles pone huevos con cáscara en el suelo. La fecundación debe ser obligatoriamente interna, antes de que la cáscara sea secretada. Muchas especies de lagartos y serpientes son vivíparas; sus membranas extraembrionarias forman una placenta que permite al embrión obtener nutrientes de su madre.

Se dice que muchos reptiles son "de sangre fría" debido a que no usan mucho su metabolismo para controlar su temperatura corporal. Sin embargo, sí la regulan mediante adaptaciones del comportamiento. Por ejemplo, muchos lagartos permanecen placenteramente bajo la luz solar cuando el aire está frío y buscan la sombra cuando se vuelve demasiado cálido. Es más preciso, entonces, denominar a estos animales ectotérmicos, término que hace referencia a la absorción de calor externo como fuente principal de temperatura corporal (este tema se trata con mayor detalle en el capítulo 40). Manteniendo la temperatura corporal con energía solar y no con el catabolismo de alimentos, un reptil ectotérmico puede sobrevivir con menos del 10% de la energía alimentaria requerida por un mamífero del mismo tamaño. El dado de los reptiles no es enteramente ectotérmico; las aves son endotérmicas, es decir, capaces de mantener la temperatura corporal mediante el metabolismo.

Origen y radiación evolutiva de los reptiles

Los fósiles más antiguos de reptiles, encontrados en rocas de Kansas, datan de finales del período Carbonífero, hace unos 300 millones de años. El primer grupo importante que apareció fue de los pararreptiles, la mayoría de los cuales eran cuadrúpedos herbívoros grandes y fornidos. Algunos de ellos tenían placas dérmicas que pueden haberles servido de defensa contra los depredadores (sobre todo, contra los sinápsidos, ancestros de los mamíferos, que estudiaremos más adelante en este capítulo). Los pararreptiles desaparecieron hace aproximadamente 200 millones de años, a finales del período Triásico. Algunos sistemáticos han propuesto que los pararreptiles dieron origen a las tortugas, al señalar la posible homología entre las placas dérmicas pararreptilianas y el caparazón de las tortugas. Sin embargo, estudios

moleculares indicarían un origen reptiliano diferente para las tortugas, de modo que el tema sigue siendo una controversia entre los expertos.

Mientras los pararreptiles declinaban, un clado igualmente antiguo, los diápsidos, se diversificaba. Uno de los caracteres derivados más obvios de los diápsidos es un par de forámenes a cada lado del cráneo, detrás de la cavidad orbitaria. Este grupo de animales se compone de dos linajes principales. Uno de ellos dio origen a los lepidosaurios, que incluyen tuátaras, lagartos y serpientes. Este linaje también produjo varios reptiles marinos, como los plesiosaurios y los ictiosaurios (fig. 34-23), algunos de los cuales rivalizaban en tamaño con las ballenas actuales; todos ellos están extinguidos (hablaremos de los lepidosaurios actuales en breve).

El otro linaje de diápsidos, los arcosaurios, produjo los crocodílidos (que comentaremos pronto) y muchos grupos ya extinguidos, entre ellos, los pterosaurios y muchos dinosaurios. Los pterosaurios, que se originaron en el Triásico tardío, fueron los primeros tetrápodos que conquistaron el aire. El ala de estos animales era completamente diferente de la de las aves y murciélagos. Consistía en una membrana cubierta de cerdas extendida entre el tronco o el miembro posterior y un dedo muy largo en el miembro anterior. Los fósiles bien conservados demuestran la presencia de músculos, vasos sanguíneos y nervios en las membranas de las alas, lo que sugiere que estos animales podían ajustarlas de forma dinámica durante el vuelo.

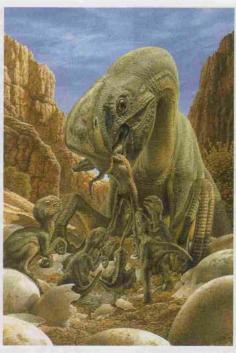
Los pterosaurios más pequeños no eran de mayor tamaño que una gaviota, mientras que los más grandes presentaban una envergadura de casi 11 m. En apariencia, estos animales ocuparon muchos de los nichos ecológicos que luego ocuparían las aves; muchos se alimentaban de insectos y otros pescaban en el océano o filtraban pequeños animales a través de su largo pico. Hacia fines del período Cretácico, hace 65 millones de años, los pterosaurios se habían extinguido.

En tierra, los dinosaurios se diversificaron adoptando una amplia gama de formas y tamaños, desde bípedos del tamaño de una paloma hasta cuadrúpedos de 45 m de largo, con cuellos suficientemente largos como para permitirles alcanzar la parte superior de las copas de los árboles. Una rama de los dinosaurios, los ornitisquios, eran herbívoros; incluían muchas especies con elaboradas defensas contra los depredadores, como colas con extremos en forma de maza y crestas con cuernos. La otra rama principal, los saurisquios, incluía los gigantes de cuello largo y un grupo denominado terópodos, formado por carnívoros bípedos. Estos últimos incluían al famoso *Tyrannosaurus rex*, así como a los antecesores de las aves.

Existe un continuo debate acerca del metabolismo de los dinosaurios. Algunos investigadores señalan que el clima del Mesozoico en muchas de las áreas ocupadas por dinosaurios era relativamente cálido y uniforme. También, se cree que la baja relación superficie/volumen de estos animales, junto con adaptaciones del comportamiento, como permanecer bajo la luz solar, pueden haber sido suficientes para que un animal ectotérmico tuviera una temperatura corporal adecuada. Sin embargo, algunas evidencias anatómicas sustentan la hipótesis de que, al menos, algunos dinosaurios eran endotérmicos. Además, los paleontólogos han encontrado fósiles de dinosaurios tanto en la Antártida como en las regiones árticas; si bien el clima de estas áreas en la época de los dinosaurios era menos extremo que en la actualidad, era suficientemente frío como para que pequeños dinosaurios ectotérmicos tengan dificultad para mantener una temperatura corporal alta. El dinosaurio que dio origen a las aves era con certeza endotérmico, como lo son todas las aves.



▲ Fig. 34-26. Cuidado parental en los dinosaurios. El hallazgo en Mongolia del fósil de un dinosaurio y su nidada presenta evidencias de cómo los dinosaurios cuidaban sus huevos y sus crias. Conocido como Oviraptor, este dinosaurio que vivió hace 80 millones de años cubría sus huevos con sus miembros, posiblemente plumados.



Tradicionalmente se consideraba a los dinosaurios criaturas lentas y perezosas. Sin embargo, desde principios de la década de 1970, la investigación y el descubrimiento de fósiles han llevado a la conclusión de que muchos dinosaurios eran ágiles, de movimientos rápidos y, en algunos casos, sociales. Los paleontólogos también han descubierto signos de comportamiento de cuidado parental entre estos animales (fig. 34-26).

Todos los dinosaurios (excepto las aves) se extinguieron hacia finales del período Cretácico. Sin embargo, el registro fósil indica que el número de especies había comenzado a declinar varios millones de años antes de que el período Cretácico finalizara. No está claro si la extinción se vio acelerada por el impacto del asteroide o cometa que vimos en el capítulo 26, ya que muchos otros vertebrados terrestres, incluida la mayoría de los mamíferos, sobrevivieron.

Lepidosaurios

Uno de los linajes sobrevivientes de lepidosaurios está representado por dos especies de reptiles similares a lagartos denominados tuátaras (fig. 34-27a). Los parientes de los tuátaras vivieron hace por lo menos 220 millones de años, prosperaron en varios continentes durante gran parte del período Cretácico y alcanzaron longitudes de hasta un metro. Sin embargo, hoy en día, estos animales solo se encuentran en 30 islas frente a las costas de Nueva Zelanda. Hace 750 años, cuando los seres humanos llegaron a Nueva Zelanda, las ratas que venían con ellos comenzaron a devorar los huevos de los tuátaras, y terminaron eliminando a estos reptiles de las islas principales. Los que todavía permanecen en las islas periféricas tienen cerca de 50 cm de longitud y se alimentan de insectos, pequeños lagartos, huevos de gallina y pollitos. Pueden vivir más de 100 años y su supervivencia depende de que sus hábitats permanezcan libres de ratas.

El otro linaje importante de lepidosaurios lo forman los escamados (lagartos y serpientes). Aparte de las aves, los lagartos son los reptiles más numerosos y diversos de la actualidad (fig. 34-27b). Muchos de ellos son pequeños; el jaragua sphaero o dragón enano

(Sphaerodactylus ariasae), descubierto en la República Dominicana en 2001, mide sólo 16 mm de longitud (es suficientemente pequeño como para caber cómodamente en una moneda de 10 céntimos). Por el contrario, el dragón de Komodo de Indonesia puede alcanzar una longitud de 3 m. Este animal caza ciervos y otras presas grandes, que infecta con bacterias mortales con su mordedura. Mientras la presa herida muere lentamente por la infección, el lagarto la acecha tranquilamente.

Las serpientes son lepidosaurios que evolucionaron de lagartos estrechamente relacionados con el dragón de Komodo (fig. 34-27c). En la actualidad, muchas especies de serpientes mantienen vestigios de huesos de la pelvis y de los miembros posteriores, lo que aporta evidencia de su ascendencia.

Pese a su carencia de miembros, las serpientes pueden moverse con facilidad por el suelo, a menudo mediante la producción de ondas de flexión lateral que recorren al animal desde la cabeza hasta la cola. La fuerza producida por la presión de las aco-

daduras sobre objetos sólidos impulsa el cuerpo hacia adelante. También pueden moverse fijándose al suelo con sus escamas ventrales, en varios puntos del cuerpo mientras los sectores intermedios se elevan ligeramente y son impulsados hacia adelante.

Las serpientes son carnívoras y varias adaptaciones les facilitan la caza y la ingestión de sus presas. Poseen sensores químicos agudos y, aunque carecen de tímpanos, son capaces de percibir las vibraciones del suelo, lo que las ayuda a detectar los movimientos de sus presas. Los órganos detectores de calor entre los ojos y las narinas de los crótalos, como las serpientes de cascabel, son sensibles a mínimas variaciones de temperatura y permiten a estos cazadores nocturnos localizar presas. Las serpientes venenosas inyectan sus toxinas a través de afilados colmillos huecos o acanalados. Aunque su veloz lengua no es venenosa, ayuda a ventilar olores hacia los órganos olfatorios ubicados en el techo de la boca. La mandíbula flojamente articulada y la elasticidad cutánea permiten a muchas serpientes tragar presas más grandes que su propio diámetro corporal.

Tortugas

Las tortugas son el grupo más distintivo de los reptiles actuales. Todas ellas poseen un caparazón en forma de caja constituido por un escudo superior y otro inferior que están fusionados a las vértebras, las clavículas y las costillas (fig. 34-27d). En la mayoría de las especies, el caparazón es duro y constituye una excelente defensa contra los depredadores. Los fósiles más antiguos de estos animales, que datan de hace cerca de 220 millones de años, presentan caparazones completamente desarrollados. Sin ningún fósil de transición para analizar, el origen del caparazón de las tortugas aún permanece confuso. Como mencionamos con anterioridad, algunos paleontólogos han sugerido que esta estructura evolucionó a partir de las escamas dérmicas de los pararreptiles. Sin embargo, otros estudios asocian a las tortugas con los arcosaurios o los lepidosaurios.

Las primeras tortugas no podían retraer su cabeza dentro del caparazón; los mecanismos para lograr esto evolucionaron independientemente en dos ramas separadas del grupo. Las tortugas



· (a) Tuátara (Sphenodon punctatus)



(c) Vibora del templo (Tropidolaemus wagleri), una serpiente



(d) Tortuga caja (Terrapene carolina carolina)

▲ Fig. 34-27. Reptiles existentes (excepto las aves).

de cuello lateral (pleurodiras) pliegan su cuello de manera horizontal, mientras que las tortugas de cuello escondido (criptodiras) lo hacen en forma vertical.

Algunas tortugas se han adaptado a los desiertos y otras viven casi por completo en charcas y ríos. Otras incluso han regresado al mar; se tortugas marinas tienen un caparazón reducido y miembros antemores alargados que actúan como aletas. Esta radiación produjo la más grande de las tortugas vivientes, la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*), que puede pesar más de 1 500 kg y se alimenta de medusas, pudiendo sumergirse hasta a 60 m de profundidad. Las laúd y otras tortugas marinas están en peligro debido a los barcos pesquesos que las atrapan de forma accidental en sus redes y a la actividad humana en las playas donde ponen sus huevos.

Aligatores y cocodrilos

Los aligatores y cocodrilos (colectivamente denominados crocodílidos) pertenecen a un linaje de arcosaurios que se remonta hasta el Triásico tardío (fig. 34-27e). Los miembros más antiguos de este linaje eran pequeños cuadrúpedos terrestres de extremidades largas y delgadas. Las especies posteriores se voltieron más grandes y se adaptaron a ambientes acuáticos, y respiraban aire a través de sus narinas orientadas hacia arriba. Algunos crocodílidos del Mesozoico alcanzaban los 10 m de longitud y es probable que atacaran a grandes dinosaurios.

Los crocodílidos actuales están confinados a las regiones cálidas de África, China, Indonesia, Australia, Sudamérica y el





(e) Aligátor o caimán americano (Alligator mississipiensis)

sudeste de los Estados Unidos. En este último país, los aligátores han tenido un fuerte resurgimiento tras haber permanecido varios años en la lista de animales en peligro.

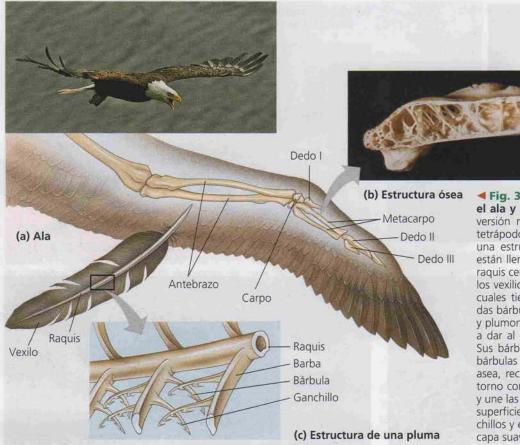
Aves

Existen 8 600 especies de aves en el mundo. Al igual que los crocodílidos, las aves son arcosaurios, pero casi todas las características de su anatomía reptiliana han sufrido modificaciones en el proceso de adaptación al vuelo.

Caracteres derivados de las aves

Muchos de los caracteres de las aves son adaptaciones para facilitar el vuelo, entre ellas, las modificaciones tendientes a aligerar el peso, que permiten que el vuelo sea más eficiente. Por ejemplo, las aves carecen de vejiga urinaria y las hembras de muchas especies tienen un solo ovario. Las gónadas de los machos y las hembras suelen ser pequeñas, excepto durante la estación reproductiva, cuando aumentan de tamaño. Las aves actuales carecen de dientes, una adaptación que disminuye el peso de la cabeza. El cráneo es especialmente liviano, aunque el esqueleto como un todo no es más liviano con relación al peso corporal que el esqueleto de un mamífero de tamaño similar.

Las adaptaciones más obvias de un ave para el vuelo son sus alas y plumas (fig. 34-28). Las plumas se componen de una proteína denominada β -queratina, también encontrada en las escamas



◆ Fig. 34-28. La forma se adapta a la función: el ala y la pluma de las aves. (a) Un ala es una versión remodelada del miembro anterior de los tetrápodos. (b) Los huesos de muchas aves tienen una estructura interna que presenta cavidades y están llenos de aire. (c) Una pluma consiste en un raquis central lleno de aire, a partir del cual irradian los vexilios. Este último se compone de barbas, las cuales tienen pequeñas ramificaciones denominadas bárbulas. Las aves poseen plumas de contorno y plumones. Las primeras son rígidas y contribuyen a dar al cuerpo y las alas su forma aerodinámica. Sus bárbulas poseen ganchillos que se fijan a las bárbulas de las barbas vecinas. Cuando un ave se asea, recorre completamente cada pluma de contorno con su pico, de modo que fija los ganchillos y une las barbas, lo que transforma el vexilo en una superficie continua. Los plumones carecen de ganchillos y el arreglo al azar de sus barbas aporta una capa suave que actúa como aislante al atrapar aire.

de otros reptiles. La forma y disposición de las plumas transforma las alas en superficies sustentadoras que ilustran algunos de los mismos principios aerodinámicos que las alas de un aeroplano. La potencia para batir las alas procede de la contracción de los grandes músculos pectorales, fijados a una quilla en el esternón. Algunas aves, como las águilas y los halcones, tienen alas adaptadas para planear en las corrientes de aire y baten sus alas solo ocasionalmente (fig. 34-28); otras, como los colibríes, deben batirlas de manera continua para mantenerse en vuelo. Las aves más rápidas son los vencejos, que pueden volar a 170 km/h.

La evolución del vuelo proporciona numerosos beneficios; facilita la caza y la búsqueda de alimentos. Muchas aves consumen insectos voladores, una fuente alimenticia abundante y altamente nutritiva. El vuelo también permite escapar rápidamente de los depredadores terrestres y migrar a grandes distancias para explotar diferentes fuentes de alimentos y áreas estacionales de reproducción.

El vuelo requiere un gran gasto de energía proveniente de un activo metabolismo. Las aves son endotérmicas: usan su propio calor metabólico para mantener una temperatura corporal alta y constante. Las plumas y, en algunas especies, una capa de grasa, proporcionan el aislamiento que permite mantener el calor corporal. Un sistema respiratorio eficiente y un sistema circulatorio con un corazón de cuatro cámaras mantienen los tejidos con una adecuada provisión de oxígeno y nutrientes, lo que respalda así la elevada tasa metabólica. Los pulmones presentan diminutos bronquios que se comunican en ambos sentidos con sacos aéreos elásticos que ayudan a disipar el calor y a reducir la densidad corporal.

El vuelo también requiere una visión aguda y un control fino de la actividad muscular. Las aves tienen un excelente sentido de la vista, quizá el mejor entre los vertebrados. Las áreas visuales del cerebro están bien desarrolladas, al igual que las áreas motoras. El cerebro aviar es, proporcionalmente, más grande que el de los anfibios y otros reptiles.

Las aves generalmente presentan comportamientos muy complejos, en particular, durante la estación reproductiva, cuando desarrollan elaborados rituales de cortejo. Debido a que los huevos tienen cáscara en el momento de la puesta, la fecundación debe ser interna. La copulación usualmente implica el contacto entre los orificios cloacales de la pareja. Después de poner los huevos, la madre, el padre o ambos los empollan, manteniendo así la temperatura que requiere el embrión.

El origen de las aves

Los análisis cladísticos de las aves y de los fósiles reptilianos sugieren que las aves pertenecen al grupo de saurisquios bípedos denominados terópodos. Desde finales de la década de 1990, los paleontólogos chinos han desenterrado un tesoro espectacular de fósiles de terópodos plumados; estos descubrimientos están dando luz sobre el origen de las aves. Algunas especies de dinosaurios relacionados cercanamente con las aves tenían plumas con vexilos, mientras que un amplio grupo de especies presentaba plumas filamentosas. Estos hallazgos indican que las plumas evolucionaron mucho antes que el vuelo propulsado. Entre las funciones de estas plumas iniciales estaban el aislamiento, el camuflaje y los rituales del cortejo.

Los científicos han investigado dos posibles formas mediante las que el vuelo propulsado puede haber evolucionado en los terópodos. Según una de estas hipótesis, las plumas pueden haber permitido que pequeños dinosaurios corredores ganen



▲ Fig. 34-29. Reconstrucción artística de Archaeopteryx, el ave más antigua conocida. La evidencia fósil indica que Archaeopteryx era capaz de vuelo propulsado, aunque retenía muchas características de los dinosaurios no ligados a las aves.

altura cuando saltaban, mientras perseguían presas o escapaban de sus depredadores. Según la otra, algunos dinosaurios podían trepar a los árboles y luego planear ayudados por la plumas.

Hace 150 millones de años, los terópodos plumados evolucionaron a las aves. *Archaeopteryx*, que fue descubierto en una cantera de piedra caliza de Alemania en 1861, continúa siendo el ave más antigua conocida (fig. 34-29). Este animal tenía alas con plumas, pero conservaba caracteres primitivos, como son los dientes, dedos con garras en las alas y una larga cola. Muchos expertos están de acuerdo en que, en el mejor de los casos, *Archaeopteryx* fue un débil volador. Los fósiles de otras aves del período Cretácico muestran una pérdida gradual de ciertas características de la anatomía de los dinosaurios, como los dientes. También adquirieron innovaciones que comparten con las aves actuales, por ejemplo, una cola corta cubierta por un abanico de plumas.

Aves actuales

Se puede encontrar clara evidencia de Neornithes, el clado que incluye los 28 órdenes de aves vivientes la frontera entre el Cretácico el Paleoceno, hace 65,5 millones de años. La mayoría de las aves puede volar, pero existen algunos órdenes que incluyen una o dos especies no voladoras. Las aves corredoras o rátidas (orden Struthioniformes), que incluyen el avestruz, el ñandú, el kiwi, el casuario y el emú, son aves no voladoras. En las rátidas (del latín ratitus, parte inferior plana), la cresta esternal está ausente y los músculos pectorales están poco desarrollados (fig. 34-30a). Los pingüinos componen el orden de aves no voladoras Sphenisciformes pero, al igual que las voladoras, presentan poderosos músculos pectorales que usan para nadar. Ciertas especies de ascones, patos y palomas tampoco vuelan.

Las demandas del vuelo han ocasionado que la forma del cuerpo de las aves voladoras sea muy uniforme, aunque los observadores experimentados de estos animales pueden distinguir diferentes especies por su perfil corporal, estilo de vuelo, compor-

▼ Fig. 34-30. Una pequeña muestra de las aves actuales.



(a) Emú (Dromaius navaehollandiae). Este ave corredora vive en Australia.



(b) Ánade real (Anas platyrhynchos). Al igual que muchas especies de aves, los ánades reales muestran pronunciadas diferencias de color entre ambos sexos.



(c) Albatros de Laysan (Phoebastria immutabilis). Como muchas otras aves, el albatros de Laysan tiene comportamientos de apareamiento específicos, como este ritual de cortejo.



(d) Golondrina común (Hirundo rustica). La golondrina común pertenece al orden Passeriformes, cuyas especies presentan en las patas dedos que pueden cerrarse alrededor de una rama o un alambre. Así, estas aves pueden descansar en esos sitios durante largos períodos, lo que les ha valido la denominación de aves posadoras.



Ave paseriforme (como el cardenal)





Ave rapaz (como el águila calva)



Ave nadadora (como el pato)

Fig. 34-31. Diversidad de formas y funciones de los pies de las aves.

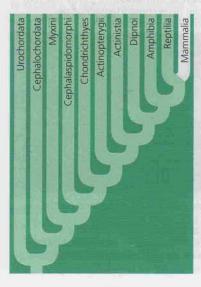
tamiento, color de plumas y forma del pico (figs. 34-30b, c y d). El pico ha demostrado ser una estructura muy adaptable durante la evolución aviar, al adoptar una gran variedad de formas acordes con los diferentes tipos de dieta. La estructura de los pies también muestra considerable variación (fig. 34-31). Muchas aves usan sus pies para posarse en las ramas, tomar alimentos, defenderse, nadar, caminar e incluso el cortejo (fig. 24-4e).

Evaluación de conceptos

- Defienda o refute la siguiente afirmación: el huevo amniótico de un reptil es un sistema cerrado en el cual el embrión se desarrolla de forma aislada del ambiente exterior.
- Identifique cuatro adaptaciones de las aves para el vuelo.
 Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 34-7

Los mamíferos son amniotas que tienen pelo y producen leche



Los reptiles (aves incluidas) representan uno de los dos grandes linajes de amniotas. El otro, al que pertenecemos, lo constituyen los mamíferos (clase Mammalia), que está representado en la actualidad por más de 5 000 especies.

Caracteres derivados de los mamíferos

Las glándulas mamarias, que producen leche para las crías, son un carácter distintivo de los mamíferos. Todas las hembras mamíferas nutren a su prole con leche, una dieta equilibrada rica en lípidos, azúcares, proteínas, minerales y vitaminas. El pelo, otra característica de los mamíferos, y una capa de tejido adiposo bajo la piel ayudan al cuerpo a mantener el calor. Al igual que las aves, los mamíferos son endotérmicos y la mayoría tiene una alta tasa metabólica. El metabolismo está respaldado por los eficientes sistemas respiratorio y circulatorio (que incluye un corazón de cuatro cámaras). Un músculo plano denominado diafragma ayuda a ventilar los pulmones.

Los mamíferos presentan, por lo general, un cerebro más grande que el de otros vertebrados de igual tamaño, y

muchas especies presentan gran capacidad de aprendizaje. El tiempo de cuidado parental relativamente largo extiende el período que tienen las crías para aprender comportamientos importantes para su supervivencia mediante la observación de sus padres.

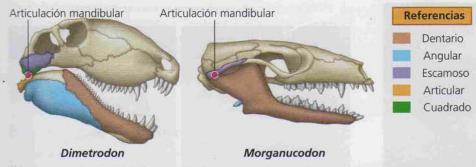
La diferenciación de los dientes es otro carácter importante de los mamíferos. Mientras que los dientes de los reptiles son, generalmente, cónicos y uniformes en tamaño, los de los mamíferos presentan una variedad de tamaños y formas que los adapta a la masticación de diferentes tipos de alimentos. Los seres humanos, por ejemplo, presentan dientes modificados para cortar (caninos e incisivos) y para aplastar y triturar (premolares y molares).

Evolución temprana de los mamíferos

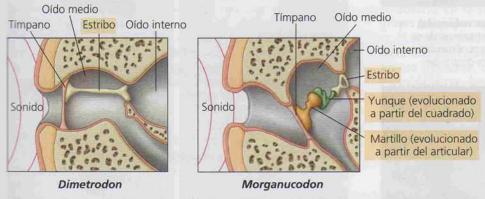
Los mamíferos pertenecen a un grupo de amniotas conocido como sinápsidos. Los sinápsidos no mamíferos carecían de pelo, caminaban con las patas extendidas hacia afuera y ponían huevos. Una característica distintiva del grupo es la ventana temporal, un orificio detrás de la cavidad orbitaria a cada lado de la cabeza. Los seres humanos mantenemos esta característica: nuestros músculos mandibulares pasan a través de la ventana temporal y se fijan en la sien. Durante la evolución de los mamíferos a partir de sinápsidos no mamíferos, la mandibula se remodeló y dos de los huesos que antes constituían la articulación mandibular quedaron incorporados al oído medio (fig. 34-32).

Los sinápsidos dieron lugar a grandes herbívoros y carnívoros durante el período Pérmico y fueron, durante un tiempo, los tetrápodos dominantes. Sin embargo, las extinciones del Pérmico y el Triásico incidieron fuertemente en ellos y su diversidad disminuyó durante el Triásico. A finales de este último período, hace 200 millones de años, surgieron los sinápsidos de tipo mamífero. Aunque no eran verdaderos mamíferos, estos sinápsidos habían adquirido una serie de caracteres derivados que distinguen a los mamíferos de otros amniotas. Eran pequeños, probablemente tenían pelo y se supone que se alimentaban de insectos por la noche. Es posible que tuvieran un metabolismo más elevado que otros sinápsidos, pero todavía ponían huevos.

Durante el período Jurásico aparecieron los primeros mamíferos verdaderos y se diversificaron en una gran cantidad de linajes, muchos de los cuáles están actualmente extinguidos. Sin embargo, durante el resto de la era Mesozoica, casi todos los mamíferos conservaron el tamaño de una musaraña actual.



(a) La mandíbula inferior de *Dimetrodon* se compone de varios huesos fusionados; dos pequeños huesos, el cuadrado y el articular, forman parte de la articulación mandibular. En *Morganucodon* la mandíbula inferior se reduce a un solo hueso, el dentario, y ha cambiado la localización de la articulación mandibular.



(b) Durante la remodelación evolutiva del cráneo de los mamíferos, los huesos articular y cuadrado fueron incorporados en el oído medio como dos de los tres huesillos que transmiten el sonido desde el tímpano hasta el oído interno. Los pasos de esta remodelación evolutiva son evidentes en una sucesión de fósiles.

▲ Fig. 34-32. Evolución de la mandíbula y los huesillos del oído en los mamíferos. Dimetrodon fue un sinápsido temprano, un linaje similar al de los reptiles que finalmente originó a los mamíferos. Morganucodon fue un protomamífero, un pariente cercano de los mamíferos actuales que vivió hace 200 millones de años.

Una explicación posible de su pequeña talla es que los dinosaurios ocupaban los nichos ecológicos de animales con elevada masa corporal. Los tres linajes principales que surgieron durante esta era son los monotremas (mamíferos que ponen huevos), marsupiales (mamíferos con marsupio) y euterios (mamíferos placentados). Después de la extinción de los grandes dinosaurios, pterosaurios y reptiles marinos durante el Cretácico tardío, los mamíferos sufrieron una dispersión adaptativa que dio origen a grandes depredadores y herbívoros, así como a especies acuáticas y voladoras.

Monotremas

Los monotremas se encuentran solo en Australia y Nueva Guinea; se compone de una especie de ornitorrinco y dos especies de equidnas (osos hormigueros espinosos). Estos animales ponen huevos, un carácter primitivo de los amniotas que mantienen la mayor parte de los reptiles (fig. 34-33). Como todos los mamíferos, los monotremas tienen pelo y producen leche, pero carecen de pezones. La leche es secretada por glándulas ubicadas en la parte ventral de la madre. Tras la eclosión del huevo, las crías succionan la leche directamente del pelaje materno.

Marsupiales

Las zarigüeyas, los canguros y los koalas son ejemplos de marsupiales. Tanto los marsupiales como los euterios comparten caracteres derivados que no se encuentran en los monotremas: tienen una elevada tasa metabólica, poseen pezones que proporcionan leche y son vivíparos. El embrión se desarrolla dentro del útero materno; la cubierta interna del útero y las membranas extraembrionarias que surgen del embrión forman la placenta, una estructura a través de la cual los nutrientes se difunden desde la sangre materna hacia el embrión.

Los marsupiales nacen en etapas tempranas de su desarrollo y lo completan mientras son amamantados. En la mayoría de las especies, las crías son mantenidas en una bolsa cutánea materna denominada marsupio (fig. 34-34a). El canguro rojo, por ejemplo, tiene el tamaño de una abeja cuando nace, justo 33 días después de la fecundación. Sus miembros posteriores son apenas esbozos, pero los anteriores son suficientemente fuertes como para trepar desde la salida del tracto reproductor materno hasta el marsupio, que se abre frontalmente. El viaje dura solo unos pocos minutos. En otras especies, el marsupio se abre hacia la parte posterior del cuerpo materno; en el bandicut, esto protege a las crías mientras la madre cava madrigueras en el suelo (fig. 34-34b).



▲ Fig. 34-33. Equidna común (*Tachyglossus aculeatus*), un monotrema australiano. Los monotremas tienen pelo y producen leche, pero carecen de pezones. Son los únicos mamíferos que ponen huevos (foto pequeña).



(a) Cría de la zarigüeya australiana (Trichosurus vulpecula). Las crías de los marsupiales nacen en etapas muy tempranas de su desarrollo. Su crecimiento se completa mientras se alimentan, a partir de un pezón (en la mayoría de las especies dentro del marsupio materno).



(b) Bandicut de hocico largo (Perameles nasuta). La mayoría de los bandicutes cavan madrigueras y se alimentan principalmente de insectos, aunque también de pequeños vertebrados y material vegetal. La apertura hacia atrás de su marsupio ayuda a proteger a las crías de la tierra mientras la madre cava. Otros marsupiales, como los canguros, tienen marsupios que se abren en la zona frontal.

▲ Fig. 34-34. Marsupiales australianos.

Los marsupiales existían en todo el mundo durante la era Mesozoica, pero hoy en día se encuentran solamente en la región de Australia y en Norteamérica y Sudamérica. La biogeografía de los marsupiales es un ejemplo de la interacción entre evolución biológica y geográfica (véase cap. 26). Tras la división de Pangea, Sudamérica y Australia se convirtieron en continentes-islas y sus marsupiales se diversificaron aisladamente de los euterios, que iniciaron una dispersión adaptativa en los continentes nórdicos. Australia no ha estado en contacto con otro continente desde principios de la era Cenozoica, hace casi 65 millones de años. En este continente, la evolución convergente ha dado lugar a una diversidad de marsupiales que recuerda a los euterios que ocupan nichos ecológicos similares en otras partes del mundo (fig. 34-35). Aunque Sudamérica tuvo una fauna marsupial diversa durante el Paleoceno, experimentó varias migraciones de euterios.



▲ Fig. 34-35. Convergencia evolutiva de los marsupiales y los euterios (mamíferos placentarios) (los dibujos no están realizados a escala).

Una de las más importantes tuvo lugar hace 3 millones de años, cuando Norteamérica y Sudamérica se unieron en el istmo de Panamá y se produjo un intenso tránsito de animales en ambos sentidos a través del puente continental. Actualmente, solo tres familias de marsupiales viven fuera de la región australiana y en Norteamérica solo existe una especie, la zarigüeya.

Euterios (mamíferos placentarios)

Los euterios se denominan habitualmente mamíferos placentarios porque sus placentas son más complejas que las de los marsupiales. En comparación con estos últimos, los euterios tienen un período más prolongado de gestación. Los embriones completan su desarrollo dentro del útero, unidos a su madre mediante la placenta, que proporciona una asociación íntima y duradera entre ambos.

Los órdenes actuales de euterios se originaron en el Cretácico tardío. La **figura 34-36**, en las dos páginas siguientes, explora los órdenes más importantes de euterios y las posibles relaciones filogenéticas entre ellos, los monotremas y los marsupiales.

Primates

El orden Primates incluye los lémures, los társidos, los monos y los simios. Los seres humanos son miembros del grupo de los simios.

Caracteres derivados de los primates. Muchos primates tienen manos y pies adaptados para la prensión, con uñas plamas en los dedos en lugar de las garras de otros mamíferos. Existen otros atributos característicos de las manos y los pies, como las crestas cutáneas de los dedos (lo que explica las huellas digitales humanas). En relación con otros mamíferos, los primates tienen un cerebro grande y pequeñas mandíbulas que dan como resultado una cara plana. Sus ojos están situados uno cerca del otro en la parte frontal de la cara. Estos animales también presentan un comportamiento de cuidado parental relativamente bien desarrollado y un comportamiento social complejo.

Los primeros primates probablemente eran arborícolas. Muchas de las características de estos animales son adaptaciones a las demandas de la vida en los árboles, como las manos y los pies prensiles que les permiten colgarse de las ramas. Todos los primates modernos, excepto los seres humanos, presentan en los pies un gran pulgar ampliamente separado de los dedos restantes, lo que les permite agarrarse a las ramas con los pies. Además, poseen un pulgar relativamente móvil y separado de los demás dedos, pero los antropoides (monos, simios y seres humanos) poseen un pulgar oponible. Esto ultimo significa que estos animales pueden tocar la superficie ventral (del lado de las huellas digitales) de la punta de los otros cuatro dedos con la superficie ventral del pulgar de la misma mano. En los monos y los simios, el pulgar oponible permite una prensión poderosa pero, en los seres humanos, una estructura ósea distintiva en la base del pulgar le permite al individuo emplear el pulgar para una manipulación más precisa. Así, la destreza propia de los seres humanos es la herencia modificada de nuestros ancestros arborícolas. Maniobrar entre los árboles también requiere una excelente coordinación oculomanual. Los campos visuales superponibles de ambos ojos aumentan la percepción de la profundidad, una ventaja obvia cuando el animal se traslada en los árboles agarrándose de rama en rama.

Primates actuales. Actualmente, hay tres grupos principales de primates: los lémures de Madagascar (fig. 34-37) y los loris y potos de África tropical y sur de Asia; los társidos del sudeste asiático; y los antropoides, que incluyen monos y hominoideos, distribuidos mundialmente. Los lémures, loris y potos, probablemente, se parecen a los primates arborícolas tempranos. Los fósiles de antropoides más antiguos conocidos, descubiertos en China en estratos del Eoceno medio (45 millones de años de antigüedad), indican que los társidos se relacionan más cercanamente con los antropoides (fig. 34-38). Como se observa en la figura 34-38, los monos no constituyen un grupo monofilético.

Él registro fósil indica que los monos aparecieron por primera vez en el Nuevo Mundo (Sudamérica) durante el Oligoceno. En ese momento, Sudamérica y África ya se habían separado. Probablemente, los primeros monos evolucionaron en el Viejo Mundo (África y Asia) y pueden haber llegado a Sudamérica desde África usando troncos u otros materiales a modo de balsa. Lo que se sabe con certeza es que tanto los monos del Viejo Mundo como los del Nuevo Mundo sufrieron variaciones adaptativas independientes durante los muchos millones de años de separación (fig. 34-39). Todas las especies de monos del Nuevo Mundo son arborícolas, mientras que el Viejo Mundo tiene algunas especies que viven en el suelo y otras, arborícolas. La mayoría de los monos de ambos grupos son diurnos y, usualmente, viven en grupos cuya cohesión se basa en el comportamiento social.

El otro grupo de antropoides, los **hominoideos**, está formado por los primates informalmente llamados simios **(fig. 34-40)**. Este grupo incluye los géneros *Hylobates* (gibones),



Fig. 34-37. Sifaka de Coquerel (Propithecus vereauxi coquereli), un tipo de lémur.

Exploración de la diversidad de los mamíferos

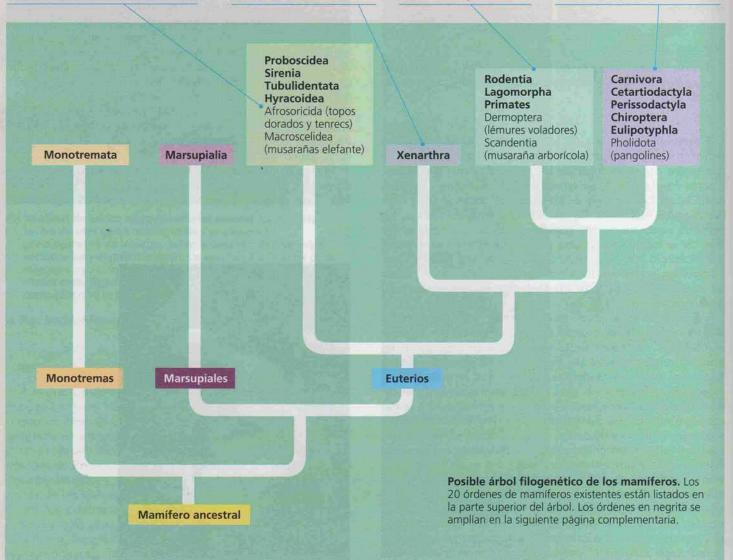
RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS MAMÍFEROS

Las evidencias provenientes de numerosos fósiles y de análisis moleculares indican que los monotremas se separaron del resto de los mamíferos hace 200 millones de años. A su vez, los marsupiales se separaron de los euterios (mamíferos placentados) hace 180 millones de años. La sistemática molecular ha contribuido a aclarar las

relaciones evolutivas entre los órdenes de euterios, aunque aún no se ha logrado un amplio consenso respecto al árbol filogenético. Una hipótesis actual, representada en el árbol que vemos a continuación, agrupa a los órdenes de euterios en cuatro clados principales.

Este clado de euterios evolucionó en África cuando el continente estaba aislado de las restantes masas continentales. Incluye desde el más grande de los mamíferos terrestres actuales (el elefante africano), hasta especies que pesan menos de 10 g. Todos los miembros de este clado, que sufrió una radiación adaptativa en Sudamérica, pertenecen al orden Xenarthra. Una de sus especies, *Dasypus novemcinctus* (armadillo de nueve bandas), vive en el sur de los Estados Unidos.

Éste es el clado más grande de euterios. Incluye a los roedores, por lejos el orden más extenso de mamíferos, con aproximadamente 1770 especies. Los seres humanos pertenecen al orden de los primates. Este clado variado incluye mamíferos terrestres y marinos, los murciélagos, los únicos mamíferos voladores. Un conjunto importante de evidencias, que incluye fósiles del Eoceno de ballenas con extremidades, da la inclusión de las ballenas en el mismo orden que los cerdos, las vacas y los hipopótamos (Cetartiodactyla).



PRINCIPALES

CARACTERÍSTICAS

El embrión completa su

materno

termitas

desarrollo en el marsupio

Los dientes se componen

cementados juntos; se ali-

de numerosos túbulos

mentan de hormigas y

Miembros y cola cortos;

herbívoros; estómago

complejo policavitario

Incisivos de crecimiento

cincel usados para roer, lo

que produce su desgaste;

Pulgares oponibles; ojos

en la parte frontal de la

desarrollada; omnívoros

cara; corteza cerebral bien

continuo con forma de

herbívoros

Método de investigación Marcadores radioactivos

ÓRDENES Y EJEMPLOS

Monotremata Ornitorrincos,

equidnas

Proboscidea

Elefantes



Tachyglossus aculeatus (equidna)

PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS

de la piel materna

Loxodonta africana (elefante africano)

Sirenia Manaties. dugongs



Trichechus manatus (manatí)

anteriores en forma de aletas y ausencia de miembros posteriores; herbivoros

Xenarthra Perezosos, osos hormigueros, armadillos

Tamandua tetradactyla (tamanduá)

Lagomorpha





Lepus californicus (liebre de cola negra)

Carnivora Perros, lobos, osos,

Cetartiodactyla

gatos, comadrejas, nutrias, focas,

Canis latrans (coyote)

Caninos y molares puntiados para el corte;

Artiodáctilos Ovejas, cerdos, vacas, ciervos,

Ovis canadensis (borrego cimarrón)

Cetáceos

Ballenas. delfines. marsopas



Lagenorhynchus obliquidens (delfín de flancos blancos del Pacífico)

Ponen huevos; carecen de pezones: las crías succionan la leche directamente

Tronco largo y muscular; piel gruesa y laxa; incisivos superiores alargados, que forman los colmillos

Vida acuatica; miembros

Dientes ausentes o reducidos; herbívoros (perezosos) o carnívoros (osos hormigueros y armadillos)

Incisivos en forma de cincel; miembros posteriores más largos que los anteriores, adaptados a la carrera y al salto

gudos y afilados, adaptacarnivoros

Pezuñas con un número par de dedos en cada miembro; herbivoros

Vida acuática; cuerpo de forma hidrodinámica: miembros anteriores con forma de remo y ausencia de miembros posteriores; gruesa capa aislante de grasa; carnívoros

ÓRDENES Y EJEMPLOS

Marsupialia Canguros,

zarigūeyas, koalas



Phascolarctos cinereus (koala)

Tubulidentata

Cerdo hormiguero



Orycteropus afer (cerdo hormiguero)

Hyracoidea

Damanes



Procavia capensis (damán de El Cabo)

Rodentia

Ardillas. castores, ratas, puercoespines, ratones

Tamiasciurus hudsonicus (ardilla roja)

Primates

Lémures, monos, simios. seres humanos

> Leontopithecus rosalia (tití león dorado)

Perissodactyla

Caballos, cebras, tapires, rinocerontes

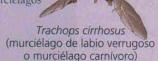


Cascos o pezuñas con número impar de dedos en cada miembro; herbívoros

Rhinoceros unicornis (rinoceronte indio)

Chiroptera

Murciélagos



o murciélago carnívoro)

Eulipotyphla

Insectivoros algunos topos, algunas musarañas

> Condylura cristata (topo de nariz estrellada)

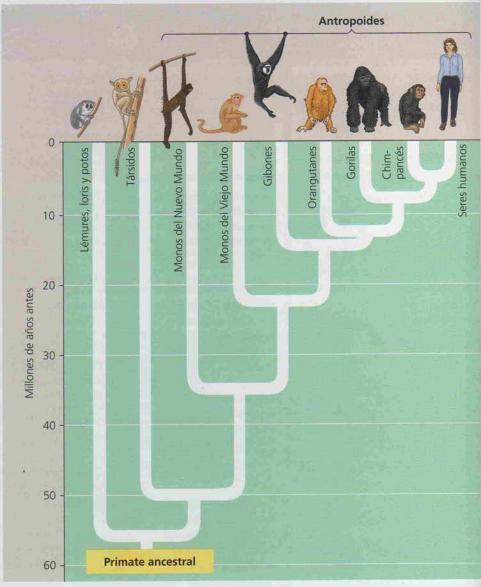
Adaptados al vuelo; amplio pliegue cutáneo que se extiende desde los dedos alargados hasta el tronco y miembros inferiores; carnívoros o herbívoros

Su dieta consiste principalmente en insectos y otros pequeños invertebrados

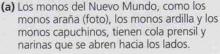


▶ Fig. 34-38. Árbol filogenético de los primates. El registro fósil indica que los antropoides comenzaron a separarse de los otros primates hace aproximadamente 50 millones de años. Los monos del Nuevo Mundo, los del Viejo Mundo y los hominoideos (clado que incluye gibones, orangutanes, gorilas, chimpancés y seres humanos) han evolucionado como linajes separados durante más de 30 millones de años. Los linajes que llevaron a los seres humanos se separaron de los otros hominoideos hace 5 a 7 millones de años.

Pongo (orangutanes), Gorilla (gorilas), Pan (chimpancés y bonobos) y Homo (seres humanos). Los hominoideos se separaron de otros monos del Viejo Mundo, hace unos 20-25 millones de años. En nuestros días, los hominoideos no humanos se encuentran exclusivamente en regiones tropicales del Viejo Mundo. Con excepción de los gibones, los hominoideos actuales son más grandes que los monos. Todos ellos tienen brazos relativamente largos, piernas cortas y carecen de cola. Aunque todos los hominoideos no humanos pasan tiempo en los árboles, solo los gibones y los orangutanes son principalmente arborícolas. La organización social de estos animales varía entre los géneros; los gibones y los chimpancés son muy sociales. Dado que los hominoideos tienen un cerebro más grande en relación con su tamaño corporal que otros primates su conducta es más flexible.









(b) Los monos del Viejo Mundo carecen de cola prensil y sus narinas se abren hacia abajo. Este grupo incluye a los macacos (foto), los mandriles, los babuinos y los monos rhesus.

► Fig. 34-39. Monos del Nuevo Mundo y del Viejo Mundo.



(a) Los gibones, como este gibón de Muller (Hylobates muelleri), se encuentran solo en el sudeste de Asia. Sus brazos muy largos y sus dedos son adaptaciones para moverse entre las ramas.

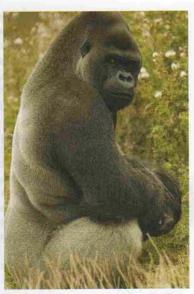


(b) Los orangutanes (Pongo pygmaens) son simios solitarios y tímidos que viven en las selvas de Sumatra y Borneo; pasan la mayor parte de su tiempo en los árboles. Nótense los pies adaptados para la prensión y el pulgar oponible.

paniscus) son

pero son más

del Congo.



(c) Los gorilas (Gorilla) son los simios de mayor tamaño: algunos machos miden casi 2 m de altura y pesan alrededor de 200 kg. Encontrados solo en África, estos herbívoros viven usualmente en grupos de hasta unos 20 individuos.



(d) Los chimpancés (Pan raglodytes) viven en el área tropical de África. Se alimentan y duermen en árboles, pero también pasan una buena parte de su tiempo en el suelo. Estos simios son inteligentes, comunicativos y sociales.

▲ Fig. 34-40. Hominoideos (simios).



Evaluación de conceptos

1. Compare a los monotremas, marsupiales y euterios en relación a su desarrollo embrionario y la forma en que nacen sus crías.

2. Identifique como mínimo cinco caracteres derivados de los primates.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

de 160 000 años de edad. Si tenemos en cuenta que la vida en nuestro planeta ha existido al menos durante 3 500 millones de años, resulta obvio que, desde el punto de vista evolutivo, somos recién llegados.

Concepto 34-3

Los seres humanos son hominoides bípedos con un cerebro de gran tamaño

En nuestro viaje por la biodiversidad de la Tierra llegamos finalmente a nuestra propia especie, Homo sapiens, que tiene cerca

Caracteres derivados de los seres humanos

Varios caracteres distinguen a los seres humanos de otros hominoideos. El más evidente es la postura erecta con marcha sobre los miembros posteriores. Los seres humanos tienen un cerebro mucho más grande que los demás hominoideos y tienen las facultades de lenguaje, pensamiento simbólico y manufactura y uso de herramientas complejas. Otras características son la reducción de las mandíbulas y sus músculos, junto con un tracto digestivo más corto. La lista de caracteres derivados a nivel molecular continúa creciendo a medida que los científicos comparan el genoma humano con el de los chimpancés. Aunque ambos genomas son idénticos en un 99%, una disparidad del 1% puede traducirse en un gran número de diferencias en un genoma que contiene 3 000 millones de pares de bases.

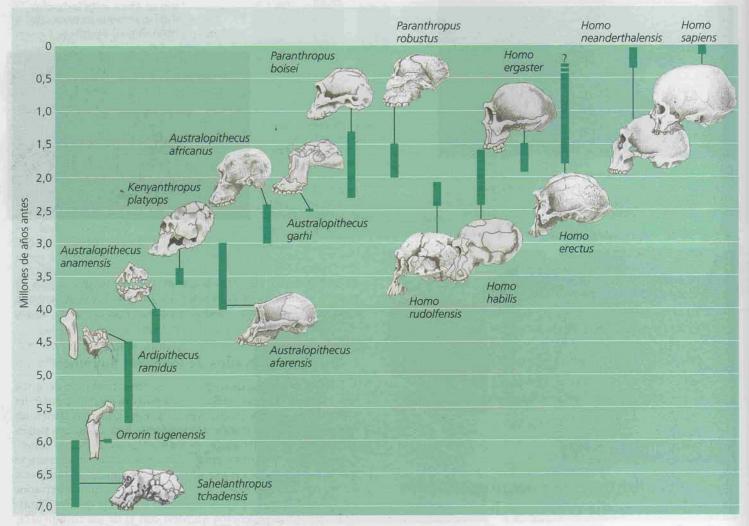
Tengamos en cuenta que estas diferencias genómicas (y los caracteres derivados fenotípicos que codifican) separan a los seres humanos de otros homínidos actuales. Pero muchos de estos nuevos caracteres emergieron por primera vez en nuestros ancestros, mucho antes de que apareciera nuestra propia especie. A continuación consideraremos algunos de esos ancestros para ver cómo se originaron estos caracteres.

Los homínidos más primitivos

El estudio del origen humano se conoce como paleoantropología. Los paleoantropólogos han desenterrado fósiles de aproximadamente 20 especies de hominoides extintos que se relacionan en forma más estrecha con los seres humanos que con los chimpancés. Estas especies se conocen como homínidos (fig. 34-41). Desde 1994 se han descubierto fósiles de cuatro especies de homínidos que datan de hace más de 4 millones de años. El más antiguo de estos homínidos, *Sahelanthropus tchadensis*, vivió hace 6-7 millones de años; sus fósiles se descubrieron en 2002.

Sahelanthropus y otros homínidos tempranos compartían algunos de los caracteres derivados de los seres humanos. Por ejemplo, tenían dientes caninos reducidos y algunos fósiles sugieren que tenían caras relativamente planas. También muestran signos de haber sido más erectos y bípedos que otros hominoideos. Una pista de su postura erecta puede encontrarse en el foramen magno, el orificio en la base del cráneo a través del cual sale la médula espinal. En los chimpancés, el foramen magno está relativamente alejado en la parte trasera del cráneo, mientras que en los homínidos tempranos (y en los seres humanos) se ubica en la parte basal del cráneo. Esta posición derivada nos permite mantener la cabeza directamente sobre nuestro cuerpo y aparentemente así era también en los homínidos primitivos. Los huesos de los miembros posteriores de Australopithecus anamensis, un homínido que vivió hace 4-4,5 millones de años, también sugieren que los homínidos primitivos fueron cada vez más bípedos (retomaremos el tema de la bipedestación más adelante).

Los caracteres que distinguen a los seres humanos de otros hominoideos actuales no evolucionaron juntos y al unísono. Mientras los primeros homínidos mostraban signos de bipeda-



▲ Fig. 34-41. Cronología de algunas especies particulares de los homínidos. Muchos de estos fósiles provienen de localidades de África del este y del sur. Observe que en la mayor parte de la historia de los homínidos, dos o más especies fueron contemporáneas. Existe controversia acerca de los nombres de algunas especies, lo que refleja debates filogenéticos en torno a la interpretación de detalles esqueléticos y biogeográficos.

ción, su cerebro seguía siendo pequeño (con un volumen craneano de 400-450 cm³ en comparación con los 1 300 cm³ en promedio del *Homo sapiens*). Los homínidos más primitivos también eran pequeños (se estima que *Ardipithecus ramidus*, de 4,5 millones de años de antigüedad, pesaba solo 40 kg), tenían dientes relativamente largos y una mandíbula que se proyectaba más allá de la parte superior de la cara (compare su propia cara con la del chimpancé de la figura 34-40d). Las diferencias en el ritmo evolutivo de distintas características se conoce como evolución en mosaico.

Es importante evitar dos conceptos erróneos comunes respecto de estos homínidos primitivos. Una es pensar en ellos como chimpancés. Los chimpancés representan el extremo superior de una rama separada de la evolución de los hominoideos y han adquirido caracteres propios después de la divergencia de su ancestro común con los seres humanos.

El otro concepto incorrecto es la de imaginar la evolución humana como una escalera que lleva directamente desde un hominoideo ancestral hasta el Homo sapiens. A menudo, este error se ilustra como un desfile de homínidos fósiles que se vuelven progresivamente más parecidos a nosotros mismos a medida que avanzan a lo largo de la página. Si la evolución humana es un desfile, es bastante desordenado, con muchos grupos que se separan de la marcha para vagar por callejones sin salida. En algunos momentos coexistieron algunas especies de homínidos, pero todos los linajes excepto uno (el que dio lugar al Homo sapiens) terminaron en la extinción. Algunos paleoantropólogos sugieren que la convergencia era común en la evolución de los homínidos primitivos. Diferentes linajes de homínidos adquirieron diferentes combinaciones de caracteres derivados y mantuvieron diferentes conjuntos de caracteres primitivos. Se ha sugerido que algunos de los fósiles considerados como homínidos primitivos, como Orrorin tugenensis (fig. 34-41), están realmente fuera del clado homínido. Si así fuera, podrían haber adquirido independientemente algunos caracteres de tipo homínido.

Australopitecos

El registro fósil indica que la diversidad de los homínidos aumentó de forma espectacular hace de 2 a 4 millones de años. Muchos de los homínidos de este período se denominan colectivamente australopitecos o australopitécidos. Su filogenia permanece sin resolución en ciertos puntos, pero como grupo son casi con certeza parafiléticos. Australopithecus anamensis, mencionado con anterioridad, vincula a los australopitecos con los homínidos más antiguos, como Ardipithecus ramidus.

Los australopitecos reciben su nombre del descubrimiento en 1924 en Sudáfrica de Australopithecus africanus ("simio del sur de África"), que vivió hace de 2,4 a 3 millones de años. Con el descubrimiento de más fósiles quedó claro que A. africanus caminaba completamente erecto (era bípedo) y tenía manos y dientes similares a los de los seres humanos. Sin embargo, su cerebro tenía cerca de un tercio del tamaño del de un ser humano actual.

En 1974, en la región Afar de Etiopía, los paleoantropólogos descubrieron un 40% del esqueleto completo de una Australopithecus de 3,24 millones de años de antigüedad. Lucy", como fue llamado el fósil, era baja, de alrededor de 1 m de altura. Lucy y otros fósiles similares han sido considerados suficientemente diferentes de Australopithecus africanus como para constituir una especie separada, Australopithecus afarensis (de la región de Afar). Los fósiles descubiertos a principios de

la década de 1990 demuestran que A. afarensis existió como especie durante al menos 1 millón de años.

A riesgo de simplificar excesivamente, podría decirse que A. afarensis tenía menos caracteres derivados humanos por encima del cuello que por debajo. La cabeza de Lucy tenía el tamaño de una pelota de sóftbol (beisbol), lo que indica un cerebro del tamaño aproximado al de un chimpancé. Las cabezas de A. afarensis también tenían una larga mandíbula. Sus esqueletos sugieren capacidad para la locomoción arborícola, con brazos relativamente largos en proporción al tamaño corporal (en comparación con las proporciones humanas). Sin embargo, fragmentos de huesos de la pelvis y el cráneo indican que A. afarensis caminaba sobre sus dos piernas. Huellas de pies fosilizadas, encontradas en Laetoli, Tanzania, corroboran la evidencia esquelética sobre la bipedestación de los homínidos que vivían en los tiempos de A. afarensis (fig. 34-42).



(a) Lucy, un esqueleto de 3,24 millones de años de antigüedad, es un representante de la especie homínida Australopithecus afarensis.



(b) Las huellas plantares de Laetoli, con más de 3,5 millones de años de antigüedad, confirman que la postura erecta evolucionó bastante temprano en la historia de los homínidos.



(c) Reconstrucción artística del posible aspecto de A. afarensis.

▲ Fig. 34-42. La postura erecta precede al aumento de tamaño cerebral en la evolución humana.

Otro linaje está compuesto por los australopitecos "robustos". Estos homínidos, que incluyen especies como *Paranthropus boisei*, tenían cráneos fuertes con poderosas mandíbulas y dientes grandes, adaptados para moler y masticar alimentos duros. Estas especies contrastan con los australopitecos gráciles, como *A. afarensis* y *A. africanus*, que tenían dientes adaptados para comer alimentos más blandos.

Las evidencias provenientes de los primeros homínidos con el registro fósil de los australopitecos tardíos, mucho más rico, permiten considerar hipótesis referentes a tendencias importantes en la evolución de los homínidos. Consideraremos a continuación dos de ellas: el surgimiento de la bipedestación y el uso de herramientas.

Bipedestación

Nuestros ancestros antropoides de hace 30-35 millones de años todavía eran arborícolas. Pero hace unos 20 millones de años, la placa India colisionó con Asia originando la Cordillera del Himalaya (fig. 26-20). El clima se volvió más seco y las selvas de lo que hoy es África y Asia se redujeron. El resultado fue un incremento del área de sabanas, con menos árboles. Durante décadas, los paleoantropólogos han visto la fuerte conexión entre el surgimiento de las sabanas y el de los homínidos bípedos. De acuerdo con una hipótesis, los homínidos arborícolas ya no podían moverse entre las copas de los árboles y la selección natural favoreció las adaptaciones que facilitaban el movimiento por campo abierto.

Aunque algunos elementos de esta hipótesis sobreviven, la perspectiva es ahora un tanto más compleja. Si bien todos los fósiles de homínidos primitivos recientemente descubiertos muestran alguna indicación de bipedestación, ninguno de esos homínidos vivió en sabanas sino en hábitats mixtos, desde selvas hasta bosques abiertos. Una hipótesis alternativa es que la bipedestación fue una adaptación evolutiva que permitió a los primeros homínidos alcanzar las frutas que colgaban de las ramas bajas de los árboles.

Los homínidos no se volvieron bípedos de una forma simple y lineal. Los australopitecos parecen haber tenido varios estilos de locomoción, y algunos pasaban más tiempo en el suelo que otros. Solamente hace 1,9 millón de años, los homínidos comenzaron a recorrer largas distancias sobre sus dos piernas. Estos homínidos vivían en ambientes más áridos, donde la locomoción bípeda requiere menos energía que caminar usando los cuatro miembros.

Uso de herramientas

Como vimos antes, la manufactura y el uso de herramientas complejas es un carácter comportamental derivado de los seres humanos. Determinar el origen del uso de herramientas en la evolución de los homínidos es uno de grandes desafíos de los paleoantropólogos en la actualidad. Otros hominoideos son capaces de usar herramientas de forma sorprendentemente sofisticada. Los orangutanes, por ejemplo, pueden usar ramitas a modo de sonda para recolectar insectos de sus nidos. Los chimpancés son aun más sofisticados, ya que usan piedras para aplastar y abrir alimentos y colocan hojas en sus pies cuando caminan sobre terrenos espinosos. Es probable que los primeros homínidos fueran capaces de este tipo de uso simple de herramientas, pero encontrar fósiles de ramitas modificadas y hojas que fueron usadas como zapatos es prácticamente imposible.

La evidencia más antigua del uso de herramientas por homínidos que en general se acepta, son marcas de cortes en huesos de animales encontrados en Etiopía. Estas marcas sugieren que los homínidos separaban la carne de los huesos de los animales usando herramientas de piedra. Curiosamente, los homínidos cuyos fósiles fueron encontrados cerca del sitio donde se descubrieron los huesos tenían cerebros relativamente pequeños. Estos homínidos, que se han denominado Australopithecus garhi, fueron de hecho los creadores de las herramientas de piedra usadas en los huesos, lo que sugiere que el uso de herramientas de piedra se originó antes que la evolución de los grandes cerebros en los homínidos.

Homo primitivo

Los fósiles más antiguos que los paleoantropólogos ubican en nuestro género, *Homo*, son los de la especie *Homo habilis*. Estos fósiles, que tienen entre 1,6 a 2,4 millones de años, muestran claras evidencias de ciertos caracteres derivados de los homínidos por encima del cuello. En comparación con los australopitecos, *H. habilis* tenía una mandíbula más pequeña y un mayor volumen cerebral, de aproximadamente 600-750 cm³. Se han hallado herramientas de piedra afiladas cerca de algunos fósiles de este homínido.

Los fósiles de 1,6 a 1,9 millón de años marcan un nuevo estadio en la evolución de los homínidos. Una cierta cantidad de paleoantropólogos considera que estos fósiles pertenecen a una especie distinta, Homo ergaster. Este homínido presentaba un cerebro considerablemente más grande que el de H. habilis (más de 900 cm³), y también tenía piernas más largas y delgadas con articulaciones de la cadera bien adaptadas para hacer recorridos largos (fig. 34-43). Los dedos eran relativamente cortos y rectos, lo que sugiere que H. ergaster no trepaba a los árboles como los homínidos primitivos. H. ergaster se ha encontrado en ambientes mucho más áridos que los homínidos más primitivos y se ha asociado con herramientas de piedra más sofisticadas. Los dientes más pequeños también sugieren que este homínido comía diferentes alimentos que los australopitecos (más carne y menos material vegetal) o que preparaba algunos de ellos antes de masticarlos, cocinándolos o aplastándolos.

Homo ergaster marca un importante cambio en los tamaños relativos de los sexos. En los primates, la diferencia de tamaño entre machos y hembras es un componente importante del dimorfismo sexual (véase cap. 23). En promedio, los gorilas y los orangutanes macho son aproximadamente dos veces más pesados que las hembras de su especie. En los chimpancés y los bonobos, los machos son en promedio solo 1,35 vez más pesados que las hembras. En Australopithecus afarensis, los machos eran 1,5 vez más pesados que las hembras, pero, en los Homo tempranos, el dimorfismo sexual estaba significativamente reducido y esta tendencia continuó hasta nuestra propia especie: los hombres pesan en promedio 1,2 vez más que las mujeres.

El dimorfismo sexual reducido puede ofrecer algunas pistas sobre los sistemas sociales de homínidos extintos. En los primates actuales, el dimorfismo sexual extremo se asocia con intensa competencia entre los machos por múltiples hembras. En especies que experimentan mayores lazos afectivos de pareja (incluida la nuestra), el dimorfismo sexual es menos notorio. Machos y hembras de *H. ergaster* pueden, por tanto, haber tenido lazos afectivos más importantes que los homínidos anteriores. Este cambio puede haberse asociado con el cuidado





▼ Fig. 34-43. Fósil y reconstrucción artística de Homo ergaster. Este fósil hallado en Kenia, de 1,7 millón de años de antigüedad, pertenece a un joven Homo ergaster macho. Este individuo era alto, delgado, completamente bípedo y tenía un cerebro relativamente grande.

biparental de larga duración de los niños. Los niños humanos dependen de sus padres para su alimentación y protección mucho más de lo que requieren las crías de chimpancés y otros hominoideos.

En un principio, los fósiles que hoy se consideran como Homo ergaster fueron considerados como miembros tempranos de otra especie, Homo erectus, y algunos paleoantropólogos todavía sostienen esta posición. Homo erectus se originó en África y fue el primer homínido que migró fuera de este continente. Los fósiles más antiguos de homínidos fuera de África, que datan de hace 1,8 millón de años, fueron descubiertos en el año 2000 en la antigua república soviética de Georgia. Homo erectus finalmente migró hasta el archipiélago indonesio. Comparaciones de fósiles de Homo erectus con seres humanos y estudios de DNA humano indican que esta especie se extinguió en algún momento hace 200 000 años.

Neanderthales

En 1856, unos mineros descubrieron unos misteriosos fósiles humanos en una cueva del Valle de Neander, Alemania. Estos fósiles, de 40 000 años de antigüedad, pertenecían a un homínido pesado, de huesos gruesos y con una frente promi-

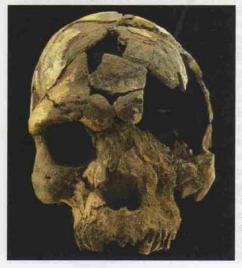
nente. Éste recibió el nombre de *Homo neanderthalensis*, vulgarmente, llamado neanderthal. En su momento, muchos paleo-antropólogos consideraron a los neanderthales como un estado de la evolución de *Homo erectus* hacia *Homo sapiens*, pero hoy, la mayoría de ellos ha abandonado esta postura. Los neanderthales parecen descender de una especie más antigua, *Homo heidelbergensis*, que se originó en África hace 600 000 años y luego se diseminó hacia Europa. Los neanderthales, que aparecieron en Europa y en el Cercano Oriente hace 200 000 años, tenían un cerebro tan grande como el de los seres humanos actuales y eran capaces de fabricar herramientas de caza de piedra y madera. Estos homínidos aparentemente se extinguieron hace 30 000 años, sin contribuir al pool genético de los seres humanos actuales.

Es posible hallar evidencias sobre la extinción de los neanderthales en su DNA. Los científicos extrajeron fragmentos de DNA de cuatro fósiles de neanderthales que vivieron en diferentes momentos en distintas localidades de Europa. Luego compararon el DNA neanderthal con el DNA de seres humanos actuales de Europa, África y Asia. Si los neanderthales hubiesen originado a los seres humanos europeos, ambos grupos deberían haber compartido un ancestro común con otros seres humanos relacionados más lejanamente. En cambio, el análisis del DNA reveló que los neanderthales forman un clado, mientras que los europeos actuales se relacionan en forma más estrecha con los asiáticos y los africanos actuales.

Homo sapiens

Evidencias provenientes de fósiles, reliquias arqueológicas y estudios de DNA están comenzando a confluir hacia una hipótesis convincente sobre cómo nuestra propia especie, *Homo sapiens*, emergió y se diseminó por todo el mundo.

Ahora está claro que los ancestros de los seres humanos se originaron en África. Especies más antiguas (quizá H. ergaster o H. erectus) dieron lugar a nuevas especies, como H. heidelbergensis y, finalmente, H. sapiens. En 2003, los investigadores que trabajaban en Etiopía informaron el descubrimiento de un fósil de H. sapiens de 160 000 años de antigüedad, el fósil más antiguo conocido de nuestra especie (fig. 34-44). Estos seres humanos tempranos carecían de los fuertes arcos superciliares



◄ Fig. 34-44. Fósil más antiguo conocido de Homo sapiens. Este cráneo difiere poco del de los seres humanos actuales.

de H. erectus y H. neanderthalensis, y eran más esbeltos que otros homínidos.

Los fósiles etíopes confirmaron las evidencias moleculares acerca del origen de los seres humanos. Como se mencionó antes, el análisis de DNA indica que todos los seres humanos actuales se relacionan más cercanamente entre ellos que con los neanderthales. Otros estudios de esta índole demuestran que europeos y asiáticos comparten un ancestro común relativamente reciente y que muchos linajes africanos originaron ramas más ancestrales del árbol familiar humano. Estos hallazgos sugieren que todos los seres humanos actuales tienen ancestros que se originaron en África, como *Homo sapiens*, lo que además se ha confirmado por análisis de DNA mitocondrial y de cromosomas Y de los miembros de varias poblaciones humanas.

El fósil mas antiguo de *Homo sapiens* encontrado fuera de África data de hace unos 50 000 años. Los estudios del cromosoma Y humano sugieren que los seres humanos se diseminaron más allá de África en una o más oleadas, primero hacia Asia y luego hacia Europa y Australia. La fecha de la primera llegada de seres humanos al Nuevo Mundo es todavía objeto de debate, aunque

la evidencia más antigua es de hace 15 000 años.

Los nuevos hallazgos actualizan de manera continua nuestra comprensión del contexto evolutivo de Homo sapiens. Por ejemplo, en octubre de 2004, Peter Brown, de la Universidad de Nueva Inglaterra, en Nueva Gales del Sur, Australia, Thomas Sutikna del Centro Indonesio de Arqueología y sus colegas documentaron un sorprendente hallazgo desenterrado en 2003: el esqueleto de un homínido adulto de 18 000 años de antigüedad, representante de una especie previamente desconocida y ahora denominada Homo floresiensis. Descubierto en una cueva de piedra caliza en la isla indonesia de Flores, el espécimen era mucho más bajo y tenía un cerebro mucho más pequeño que H. sapiens (era más similar, a un australopiteco). Sin embargo, el esqueleto también exhibía muchos caracteres derivados, como el grosor del cráneo y la forma y las proporciones de los dientes, que sugieren que desciende de H. erectus, de mayor tamaño. Una intrigante explicación para el aparente "encogimiento" de esta especie es que el aislamiento puede haber causado la selección de un tamaño muy reducido. Esta espectacular reducción de tamaño está bien estudiada en otras especies de mamíferos enanos, endémicas de las islas; éstas son los elefantes pigmeos primitivos, encontrados en la misma región donde se halló el espécimen de Homo floresiensis. Entre las apremiantes preguntas que todavía quedan por responder de la reserva de hallazgos arqueológicos y antropológicos de Flores están las relativas pistas adicionales sobre el origen de H. floresiensis, saber si los miembros de la especie usaban herramientas y si alguna vez contactaron con el H. sapiens, que coexistió con ellos en Indonesia en el Pleistoceno tardío.

La rápida expansión de nuestra especie (y la sustitución de los neanderthales) se propició por la evolución de la cognición humana, mientras H. sapiens evolucionaba en África. Aunque los neanderthales y otros homínidos eran capaces de producir herramientas complejas, por lo que sabemos tenían poca creatividad y poca capacidad para el pensamiento simbólico. Sin embargo, los investigadores están comenzando a encontrar evidencias de pensamiento cada vez más complejo a medida que H. sapiens evolucionaba. Por ejemplo, en 2002, algunos investigadores descubrieron piezas de arte (marcas geométricas grabadas en piezas de ocre) de 77 000 años de antigüedad, en África (fig. 34-45). En 2004, los arqueólogos que trabajaban en el sur y el este de África encontraron huevos de avestruz y



▲ Fig. 34-45. El arte, un atributo humano. Los grabados en esta pieza de ocre de 77 000 años de antigüedad, descubierta en la cueva de Blombos, Sudáfrica, se cuentan entre los signos más antiguos del pensamiento simbólico humano.

conchas de caracoles de hace 75 000 años con agujeros prolijamente taladrados. Por último, hace 36 000 años, los seres humanos ya producían espectaculares pinturas en las paredes de las cavernas.

El pensamiento simbólico puede haber surgido unido al lenguaje humano auténtico. Ambos pueden haber aumentado la aptitud reproductiva y de supervivencia de los seres humanos, permitiéndoles crear nuevas herramientas y enseñar a otros cómo construirlas. También comenzó el comercio a largo plazo de recursos escasos. Mientras la población en África aumentaba, las presiones poblacionales pueden haber conducido a los seres humanos a migrar hacia Asia y luego a Europa. Los neanderthales pueden haber llegado a la extinción por las presiones combinadas de la última glaciación y por la competencia con seres

humanos recién llegados.

En el genoma humano y en los hallazgos arqueológicos pueden encontrarse pistas acerca de la transformación cognitiva de la especie humana. En 2001, se identificó un gen conocido como FOXP2 que es esencial para el lenguaje humano. Las personas que heredan versiones mutadas del gen sufren una variedad de impedimentos en el lenguaje y poseen actividad reducida en el área cerebral de Broca (véase cap. 48). En 2002, los genetistas compararon el gen FOXP2 humano con el gen homólogo en otros mamíferos. Concluyeron que el gen experimentó una intensa selección natural después de que los ancestros de los seres humanos y los chimpancés se separaran. Mediante la comparación de mutaciones en las regiones que flanquean al gen, los investigadores estimaron que este embate de selección natural ocurrió dentro de los últimos 200 000 años. Por supuesto, la capacidad humana para desarrollar el lenguaje afecta a muchas regiones cerebrales y casi con certeza muchos otros genes son esenciales para éste. No obstante, el cambio evolutivo en el gen FOXP2 puede ser la primera pista genética para explicar el modo en que nuestra propia especie llegó a desempeñar un papel único en el planeta.

Nuestra discusión sobre los seres humanos culmina el conjunto de capítulos dedicados a la diversidad biológica. Pero esta organización no implica que la vida consista en una escalera que conduce desde los modestos microbios hasta la sublime humanidad. La diversidad biológica es producto de la ramificación filogenética, no de un "progreso" similar a una escalera, como

quiera que elijamos medirlo. El hecho de que hoy en día existan más especies de peces con aletas radiadas que de todos los demás vertebrados en conjunto es una clara indicación de que nuestros parientes radiados no son animales fracasados que no pudieron salir del agua. Los tetrápodos (anfibios, reptiles y mamíferos) son animales derivados de un linaje de vertebrados de aletas lobuladas. A medida que los tetrápodos se diversificaron en tierra, los peces continuaron su evolución ramificada en la mayor porción del volumen de la biosfera. De forma similar, la ubicuidad de diversos procariontes a lo largo de la biosfera actual es un recordatorio de la capacidad perdurable de estos organismos relativamente simples para mantenerse al día a través de la evolución

adaptativa. La biología exalta la diversidad de la vida del pasado y del presente.

Evaluación de conceptos

34-8

- 1. Compare los hominoideo con los hominidos.
- ¿De qué manera las características de Homo ergaster ilustran la evolución en mosaico?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 34

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto

Los cordados poseen una notocorda y un cordón nervioso dorsal hueco

- Caracteres derivados de los cordados (p. 673). Los caracteres de los cordados son la notocorda, un cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras o aberturas faríngeas y una cola muscular posanal.
- Tunicados (pp. 673, 674). Los tunicados (ascidias) son animales marinos que se alimentan de partículas en suspensión. Cuando son adultos pierden algunos de los caracteres derivados de los cordados
- Anfioxos (p. 674). Los anfioxos son animales marinos que se alimentan de partículas en suspensión. Cuando son adultos mantienen los caracteres principales del plan corporal de los cordados.
- Evolución temprana de los cordados (pp. 674, 675). El ciclo vital de los tunicados probablemente no refleja el de los cordados ancestrales. La expresión génica en los anfioxos da pistas sobre la evolución del cerebro de los cordados.

Concepto 34-2

Los craneados son cordados que tienen cabeza

- Caracteres derivados de los craneados (p. 676). Los craneados poseen una cabeza, que incluye el cráneo, el cerebro, los ojos y otros órganos sensoriales. Muchas estructuras de los craneados provienen parcialmente de una nueva población celular, la cresta neural.
- El origen de los craneados (p. 676). Los craneados evolucionaron hace al menos 530 millones de años, durante la explosión del Cámbrico.
- Mixinos (pp. 676, 677). Los mixinos son craneados marinos sin mandíbulas que presentan un cráneo cartilaginoso y una barra axial de cartílago derivada de la notocorda. Estos animales carecen de vértebras.

Concepto 34-3

Los vertebrados son craneados que tienen columna vertebral

Caracteres derivados de los vertebrados (p. 678). Los vertebrados poseen vértebras, un cráneo elaborado y, en las formas acuáticas, aletas radiadas.

- Lampreas (p. 678). Las lampreas son vertebrados sin mandíbulas que presentan segmentos de cartílago que rodean la notocorda y forman arcos parciales sobre el cordón nervioso.
- Fósiles de vertebrados primitivos (pp. 678, 679). Los conodontos fueron los primeros vertebrados con elementos esqueléticos mineralizados en sus bocas y faringes. Los vertebrados acorazados sin mandíbulas ("ostracodermos") presentaban placas de hueso defensivas sobre su piel.
- Origenes de los huesos y los dientes (p. 679). La mineralización parece haberse originado en las estructuras bucales de los vertebrados; el endoesqueleto de los vertebrados se mineralizó por completo mucho más tarde.

Concepto 34-4

Los gnatostomados son vertebrados mandibulados

- Caracteres derivados de los gnatostomados (pp. 679, 680). Los gnatostomados presentan mandíbulas que evolucionaron a partir del soporte esquelético de las aberturas faríngeas; también tienen sistemas sensoriales desarrollados, entre ellos, el sistema de la línea lateral, un endoesqueleto extensamente mineralizado y apéndices pareados.
- Gnatostomados fósiles (p. 680). Los placodermos fueron parientes cercanos de los gnatostomados actuales. Los acantodos se relacionaban cercanamente con los osteictios.
- Condrictios (tiburones, rayas y especies cercanas) (pp. 680, 682). Los condrictios, que incluyen los tiburones y las rayas, tienen un esqueleto cartilaginoso que evolucionó secundariamente de un esqueleto ancestral mineralizado.
- Peces de aletas radiadas y peces de aletas lobuladas (pp. 682-684). Los osteictios tienen un esqueleto reforzado por fosfato de calcio. Las formas acuáticas presentan coberturas óseas en las branquias y vejiga natatoria; algunos también tienen pulmones. Los peces de aletas radiadas presentan aletas maniobrables soportadas por largos radios. Los peces de aletas lobuladas incluyen a los celacantos, los peces pulmonados y los tetrápodos. Los representantes acuáticos del grupo poseen aletas musculares pectorales y pélvicas.

Concepto 34-5

Los tetrápodos son gnatostomados que tienen cuatro extremidades

Caracteres derivados de los tetrápodos (p. 684). Los tetrápodos poseen cuatro extremidades. También presentan otras adaptaciones para la vida en el medio terrestre, como los oídos.

- El origen de los tetrápodos (p. 684). La evidencia fósil sugiere que los miembros de los tetrápodos, que en la actualidad se utilizan principalmente para caminar sobre el suelo, inicialmente se usaban para remar en el agua.
- Anfibios (pp. 685, 686). Los anfibios incluyen a las salamandras, ranas y cecilias. Muchos de ellos tienen una piel húmeda que complementa a los pulmones en el intercambio gaseoso. Muchas ranas y algunas salamandras sufren una metamorfosis que transforma a la larva acuática en un adulto terrestre.

Concepto 346

Los amniotas son tetrápodos que ponen huevos adaptados al medio terrestre

- ► Caracteres derivados de los amniotas (p. 688). El huevo amniótico contiene membranas extraembrionarias que llevan a cabo una variedad de funciones, incluido el intercambio gaseoso y la protección. Los amniotas también presentan otras adaptaciones al medio terrestre, como su piel relativamente impermeable.
- Amniotas primitivos (p. 688). Los amniotas tempranos aparecieron en el período Carbonífero. Estos animales incluían grandes herbívoros y predadores.
- Reptiles (pp. 688, 691). Los reptiles abarcan los tuátaras, lagartos, serpientes, tortugas, crocodilios y aves. Las formas extinguidas incluyen a los pararreptiles, dinosaurios, pterosaurios y reptiles marinos. Muchos reptiles son ectotérmicos, aunque las aves son endotérmicas (los dinosaurios también pueden haberlo sido).
- ▶ Aves (pp. 691-694). Las aves probablemente descienden de un grupo de pequeños dinosaurios carnívoros conocidos como terópodos. Presentan una serie de adaptaciones que concuerdan perfectamente con un modo de vida que incluye al vuelo.

Concepto 34-7

Los mamíferos son amniotas que tienen pelo y producen leche

- Caracteres derivados de los mamíferos (p. 694). El pelo y las glándulas mamarias son dos caracteres derivados de los mamíferos.
- ▶ Evolución temprana de los mamíferos (pp. 694, 695). Los mamíferos evolucionaron de los sinápsidos en el período Triásico tardío. Los linajes actuales de mamíferos se originaron en el Jurásico pero no sufrieron una dispersión adaptativa significativa hasta el comienzo del Paleoceno.
- Monotremas (p. 695). Los monotremas son un grupo pequeño de mamíferos ponedores de huevos formado por los equidnas y el ornitorrinco.
- Marsupiales (pp. 695, 697). Los marsupiales incluyen las zarigüeyas, los canguros y los koalas. Las crías de los marsupiales comienzan su desarrollo en el útero materno, unidos a una placenta, pero lo completan dentro del marsupio.
- Euterios (mamíferos placentarios) (pp. 697, 700). Los euterios tienen crías que completan su desarrollo embrionario unidos a una placenta. Todos los primates tienen manos y, con excepción de los seres humanos, pies adaptados para la prensión. Los primates actuales incluyen los lémures y sus parientes, társidos y antropoides. Los antropoides se separaron temprano en monos del Viejo Mundo y del Nuevo Mundo. Los hominoideos (gibones, orangutanes, gorilas, chimpancés, bonobos y seres humanos) evolucionaron de los monos del Viejo Mundo.

Concepto

Los seres humanos son hominoideos bípedos con un cerebro de gran tamaño.

- Caracteres derivados de los seres humanos (pp. 701, 702). Los seres humanos tienen locomoción bípeda, una mandíbula acortada y un cerebro de gran tamaño.
- ▶ Los homínidos más primitivos (pp. 702, 703). Los homínidos se originaron en África hace al menos 6-7 millones de años. Los primeros homínidos tenían un cerebro pequeño, pero probablemente caminaban erguidos.
- ▶ Australopitecos (pp. 703, 704). Los australopitecos son un grupo parafilético de homínidos que vivieron hace 2 a 4 millones de años atrás. Algunas especies caminaban completamente erguidas y tenían manos y dientes semejantes a los de los seres humanos.
- Bipedestación (p. 704). Los homínidos comenzaron a recorrer largas distancias a pie hace casi 1,9 millones de años.
- Uso de herramientas (p. 704). La evidencia más antigua del uso de herramientas (marcas de cortes en huesos de animales) es de hace 2,5 millones de años.
- Homo primitivo (pp. 704, 705). Homo ergaster fue el primer homínido completamente bípedo y con un gran cerebro. Homo erectus fue el primer homínido en abandonar África.
- ▶ Neanderthales (p. 705). Los neanderthales vivieron en Europa y el Cercano Oriente hace 200 000 a 30 000 años. Se extinguieron unos pocos miles de años después de la llegada del *Homo sapiens* a Europa.
- Homo sapiens (pp. 705-707). Homo sapiens apareció en África hace al menos 160 000 años y se diseminó hacia otros continentes hace aproximadamente 50 000 años. Esta migración puede haber sido precedida por cambios en el cerebro que tornaron posible el pensamiento simbólico y otras innovaciones cognitivas. La investigación sobre los orígenes de Homo sapiens y sus contemporáneos es un área vívida de búsqueda y debate; un ejemplo es el reciente descubrimiento de una nueva especie, Homo floresiensis, que data del Pleistoceno.

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Autoevaluación

- 1. Los vertebrados y los tunicados comparten:
 - a. Mandíbulas adaptadas para la alimentación.
 - b. Un alto grado de cefalización.
 - c. La formación de estructuras mediante células de la cresta neural.
 - d. Un endoesqueleto que incluye un cráneo.
 - e. La notocorda y un cordón nervioso dorsal hueco.
- 2. Algunos animales que vivieron hace 530 millones de años se parecían a los anfioxos pero tenían encefalo y cráneo. Estos animales pueden representar a:
 - a. Los primeros cordados.
 - b. Un "eslabón perdido" entre los urocordados y los cefalocordados.
 - c. Los craneados tempranos.
 - d. Los marsupiales.
 - e. Los gnatostomados no tetrápodos.

- 3. Los condrictios pueden diferenciarse de los osteictios por:
 - a. La presencia de cráneo en los osteictios.
 - b. La presencia de un sistema de líneas laterales en los osteictios.
 - c. La presencia de aletas impares en los condrictios.
 - d. La ausencia de pulmones y vejiga natatoria en los condrictios.
 - e. La ausencia de órganos sensoriales pares en los condrictios.
- ¿Cuál de los siguientes puede considerarse el ancestro común más reciente de los tetrápodos?
 - a. Un pez habitante de aguas poco profundas, de aletas lobuladas, fuertes y con soportes esqueléticos similares a los de los vertebrados terrestres.
 - b. Un placodermo acorazado y mandibulado que presentaba dos grupos de apéndices pareados.
 - c. Un pez de aletas radiadas primitivo que desarrolló soportes esqueléticos óseos en sus aletas pareadas.
 - d. Una salamandra que presentaba miembros con soporte esquelético óseo pero se movía en forma similar a los peces.
 - e. Un ápodo terrestre temprano cuya carencia de miembros evolucionó secundariamente.
- 5. Los mamíferos y las aves actuales comparten todas las siguientes características excepto:
 - a. La endotermia.
 - b. La descendencia de un ancestro amniota común.
 - c. Un cordón nervioso dorsal hueco.
 - d. Un foramen detrás de la órbita a cada lado del cráneo.
 - e. El huevo amniótico.
- 6. A diferencia de los euterios, tanto monotremas como marsupiales
 - a. Carecen de pezones.
 - b. Presentan parte del desarrollo embrionario fuera del útero materno.
 - c. Ponen huevos.
 - d. Se encuentran en Australia y África.
 - e. Incluyen solo insectívoros y herbívoros.
- 7. ¿Cuál de las siguientes características es específica de los monos del Nuevo Mundo?
 - a. Cuidado parental bien desarrollado.
 - b. Ojos cercanos en la parte frontal de la cara.
 - c. Uso de la cola para colgarse de las ramas de los árboles.
 - d. Marcha bipeda ocasional.
 - e. Orientación de las narinas hacia abajo.
- 8. ¿Cuál de los siguientes clados no incluye a los seres humanos?
 - a. Sinápsidos.
 - b. Peces de aletas lobuladas.
 - c. Diápsidos.

- d. Craneados.
- e. Osteictios.
- 9. Mientras los seres humanos se separaban de otros primates, ¿cuál de las siguientes características apareció primero?
 - a. El desarrollo de tecnología.
 - b. Lenguaje.
 - c. Postura parcialmente erecta.
 - d. Fabricación de herramientas.
 - e. Cerebro agrandado.
- 10. Los estudios de DNA indican que
 - a. Homo erectus tuvo un origen asiático.
 - b. Homo sapiens se originó en África.
 - c. Los neanderthales son los ancestros de los seres humanos europeos actuales.
 - d. Los australopitecos migraron fuera de África.
 - e. Norteamérica tuvo la primera población de seres humanos modernos

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Identifique una característica que califique a los seres humanos como miembros de cada uno de los siguientes clados: eucariotas, animales, deuterostomados, cordados, vertebrados, gnatostomados, amniotas, mamíferos, primates.

Problemas científicos

La investigación científica a menudo implica tratar de encontrar sentido a una observación interesante. Una de estas observaciones concierne a la divergencia entre la morfología y los patrones genéticos en algunos grupos de vertebrados. Por ejemplo, los anfibios son morfológicamente muy similares, pero son mucho más diversos genéticamente que las aves morfológicamente diversas. Un patrón relacionado es evidente cuando se compara a los chimpancés con los seres humanos: las dos especies son bastante divergentes desde el punto de vista morfológico, pero mucho más similares desde el genético. Proponga una o más hipótesis que puedan explicar estos misteriosos patrones.

Ciencia, tecnología y sociedad

Aunque la evolución biológica humana es darwiniana, la evolución de la cultura humana puede caracterizarse como lamarckiana. Explique esta distinción después de repasar las ideas de Darwin y Lamarck en el capítulo 22.

Forma y funcionamiento de las plantas



ENTREVISTA CON

Natasha Raikhel

A partir de su primer trabajo como zoóloga especialista en invertebrados en la Universidad de Leningrado hasta su actual investigación como una de las biólogas vegetales más importantes de Norteamérica, Natasha Raikhel ha llegado muy lejos, tanto desde el punto de vista geográfico como científico. Hoy la Dra. Raikhel es una profesora distinguida de biología celular vegetal de la Universidad de California, Riverside (UCR), donde dirige el Centro de Biología Celular Vegetal. En el año 2003, la Sociedad Americana de Biología Celular reconoció los esfuerzos de la Profesora Raikhel otorgándole el "Women in Cell Biology Senior Career Recognition Award" (Premio al Reconocimiento de la Carrera de Biología Celular de las Mujeres), y al año siguiente recibió el Premio Stephen Hales de la Sociedad Americana de Biólogos Vegetales; éste es un premio que se otorga a los científicos que han servido de forma destacada a la ciencia de la biología vegetal. Uno de los intereses actuales de la Dra. Raikhel es desarrollar la biología de sistemas, formando equipos de investigación multidisciplinarios. El servicio de la Dra. Raikhel a la comunidad biológica y su generosidad como mentora de investigadores jóvenes es un ejemplo del espíritu de colaboración en el campo de la ciencia.

¿Cómo comenzó usted su carrera científica en lo que entonces era la Unión Soviética?

En realidad, yo no comencé a trabajar directamente como científica. Yo era música y quería ser pianista profesional. Pero en un determinado momento me di cuenta de que no iba a poder ser una de las mejores pianistas, y no quería tener esa limitación. Siempre me gustó la naturaleza y pude estudiar biología en la Universidad de Leningrado. Conocí a mi marido cuando ambos éramos estudiantes de zoología en Leningrado (hoy San Petersburgo), donde continuamos nuestro trabajo en la universidad como titulados hasta que adquirimos un puesto en la facultad.

En ese momento decidimos emigrar de la Unión Soviética.

¿Cuáles fueron las circunstancias de su emigración?

Fue a fines de la década de 1970 y, como judíos en la Unión Soviética, nuestras oportunidades profesionales como científicos eran muy limitadas, pero tuvimos la suerte de poder emigrar. Después de que naciera nuestro primer hijo en 1975, quisimos que tuviera mejores oportunidades, y por eso decidimos emigrar. En aquella época era difícil emigrar de la Unión Soviética. Pero circulaba una broma que decia que la administración de Carter en los Estados Unidos tenía una política de intercambio de granos por judíos: cuanto más trigo mandaban los Estados Unidos a la Unión Soviética, más judios obtenían el permiso para salir. Fuimos muy afortunados de poder salir de la Unión Soviética en esa época, en la que mucha gente hubiera querido emigrar.

¿Cómo consiguieron sus primeros puestos de trabajo aquí?

Era dificil para los científicos que emigraban de la Unión Soviética encontrar puestos de trabajo académicos, pues no teníamos referencias. Pero, una vez más, tuvimos suerte. El instituto de investigación (Instituto de Citología) donde yo trabajaba tenía gran interés en la biología moderna, y el profesor a cargo invitaba a profesores extranjeros a pasar un año sabático haciendo investigación en el instituto. Jerry Paulin, un profesor que había venido de la Universidad de Georgia con su familia, tenía su escritorio justo al lado del mio en el laboratorio. Nuestras familias se conocieron y trabamos amistad. En esa época era dificil para los visitantes Norteamericanos desenvolverse en la Unión Soviética, pues se les decía: "No pueden ir por aquí, no pueden ir por allá". Nosotros ayudamos a los Paulin durante su visita a Leningrado. Más tarde, cuando planificamos nuestra inmigración a los Estados Unidos, Jerry Paulin era el único profesor en los Estados Unidos que nos conocía y conocía nuestro trabajo como científicos, y nos ayudó a encontrar trabajo en la Universidad de Georgia. De este modo comenzamos nuevamente como investigadores haciendo un posdoctorado al llegar a este país.

En Leningrado trabajaron con protozoos-ciliados. Pero en Georgia comenzaron a trabajar con plantas. ¿Qué motivó este cambio?

Yo estoy interesada en el nivel celular básico, de modo que el cambio de organismos no fue demasiado difícil. Al llegar a los Estados Unidos me di cuenta de que sería dificil conseguir becas para la investigación de protozoos de vida libre que no producen enfermedades. En aquella época, la investigación sobre las plantas estaba comenzando a surgir en los Estados Unidos y Georgia era uno de los lugares clave, donde la biología vegetal estaba muy de moda. Yo percibí esto y quise formar parte de ese entorno, de modo que comencé a estudiar profundamente las plantas. Me reeduqué para hacer biología molecular. Los enfoques moleculares en biología vegetal estaban en sus comienzos. No fue necesario ponerme al día, pues comence a estudiar con muchas personas que también estaban comenzando a estudiar biología molecular. De modo que, una vez más, tuve la suerte de llegar en un buen momento.

Hablando de un buen momento, ¿por qué es éste un buen momento para dedicarse a la biología vegetal?

Un motivo es que hoy sabemos mucho sobre un organismo que se usa en la investigación, la planta Arabidopsis. Se ha descifrado la secuencia completa de su genoma y se han identificado muchas de sus proteínas. Si comprendemos las funciones de estas proteínas, cómo interactúan y cómo interactúan las vías de la célula, podemos comenzar a responder preguntas acerca del funcionamiento de la célula y de toda la planta. La biología de sistemas es posible, y eso hace que la biología vegetal sea mucho más emocionante.

¿Qué nos aportará la biología de sistemas vegetales?

La esencia de la biología de sistemas es poder obtener modelos de organismos, poder predecir el modo en que interactúan diversas vías en el organismo y cómo un cambio en una vía puede afectar a todo el organismo. Esto requiere un en-

loque más cuantitativo y mucho más integrado. Necesitamos adaptar a la biología vegetal disciplinas como la informática y la ingeniería, pero esto es difícil, pues la gente proviene de distintas culturas científicas. En este momento, muchos de nosotros estamos adquiriendo nuevos conocimientos para comprender campos como la bioinformática, pero será mucho mejor cuando essa experiencia multidisciplinaria sea parte de la formación normal de los biólogos. Es muy importante que la nueva generación de biólogos vegetales se familiarice con la bioinformática, y que ambién sean buenos biólogos. Llevará tiempo crear esta nueva generación de científicos. Pero mucha gente espera que la comunidad de investigadores de Arabidopsis logre hacer funcionar el enfoque de sistemas, pues esta comunidad es ejemplar en su apertura y en el modo de compartir el trabajo entre colegas.

El número de genes que codifican proteínas en *Arabidopsis* compite con el de los seres humanos y otros animales complejos. ¿Este descubrimiento le sorprendió?

Realmente no. Las plantas no pueden moverse, por lo tanto, tienen que ser muy versátiles en su capacidad de responder a las presiones del medio ambiente para poder sobrevivir. Las plantas deben exquisitas para sobrevivir porque no pueden correr. Esto requiere que dispongan de diferentes tipos de proteínas, muchas de ellas exclusivas de los vegetales.

¿Estos trabajos sobre Arabidopsis tienen aplicaciones importantes en la agricultura?

5i, Arabidopsis es un organismo modelo muy conveniente para estudiar procesos importantes en todas las plantas, incluidas las plantas cultivadas.

Por ejemplo, la resistencia al frío y la resistencia a los patógenos son dos características muy útiles en las plantas de cultivo. Pero es mucho más fácil analizar estas características en *Arabidopsis*. Por lo tanto, si identificamos ciertos genes y vías de regulación que pueden ayudar a *Arabidopsis* a resistir las presiones del medio ambiente, podemos usar parte de este conocimiento para mejorar las plantas de cultivo.

¿Cuál es el enfoque de su laboratorio de investigación?

Hace mucho tiempo que mi grupo de laboratorio está trabajando en el tráfico de moléculas a través de las vesículas y vacuolas de la célula. Y en los últimos años hemos agregado un nuevo proyecto, la síntesis de la pared celular en las plantas. Las vacuolas y las paredes celulares tienen funciones únicas específicas de las plantas y son esenciales para la vida de las plantas. Yo estoy muy interesada en comprender estos mecanismos.

En los últimos años, su influencia se ha extendido más allá de su propio laboratorio a un papel líder en la comunidad internacional de biólogos de la célula vegetal. ¿Por qué piensa usted que esta función extendida es importante en esta etapa de su carrera?

Ante todo quiero aclarar que mi investigación con mi grupo de laboratorio sigue siendo mi primera prioridad. Pero, con el tiempo, uno comienza a darse cuenta de que tiene una experiencia que le permite hacer más por la comunidad científica en su campo. He recibido mucho de la comunidad de biólogos vegetales, y ahora quiero devolver algo a la comunidad. En realidad, en un determinado momento de la carrera, uno tiene la obligación de dar más de lo que recibe. Por ejemplo, no busqué convertirme en directora de la revista Plant Physiology, pero mis colegas me convencieron de que aceptara ese trabajo. Esto ocupa gran parte de mi tiempo actual, pero la revista

se está desarrollando muy bien, y esto es muy reconfortante.

Otro ejemplo de "devolver algo a la comunidad" es su participación en un programa que ofrece oportunidades de investigación en cursos de verano en UCR para estudiantes de la universidad estatal. ¿Le gusta recibir a estos estudiantes en su laboratorio?

Me encanta estar rodeada de estos jóvenes, pues esto me mantiene joven. Al principio, cuando estos estudiantes se acercan al laboratorio, no conocen nada de lo que es la investigación y no saben cómo empezar. Pero una vez que se les enciende una chispa y se entusiasman. es lo más reconfortante que puede haber en el mundo. Por ejemplo, el verano pasado tuvimos un estudiante de San Bernardino Valley College, una universidad estatal cercana. Él amaba su proyecto y participará en un artículo que estamos escribiendo. Luego será trasladado a UCR, y continuará trabajando en mi laboratorio varias horas por semana, a pesar de que asiste a muchos cursos. Ahora este estudiante quiere convertirse en investigador en el área de las plantas -jes un converso! Y eso me da una gran satisfac-

Con dos científicos muy atareados en la familia, ¿cómo equilibran usted y su marido las exigencias de sus carreras con las responsabilidades y el disfrute de la vida familiar?

Quiero que los jóvenes que comienzan una carrera científica comprendan que no deben abandonar la vida familiar ni dejar de tener hijos por su trabajo. Lo más maravilloso que tengo en mi vida son mis dos hijos. No es fácil equilibrar la carrera y la vida familiar, pero es posible, pues tengo un marido maravilloso con el que tomo decisiones y hacemos cosas juntos. No se puede decir: "Tú te quedas en casa, eso es lo que compartiremos". Esto puede funcionar para algunas personas, pero en nuestro caso, ambos quisimos desarrollar una carrera científica.

¿Qué otro consejo le daría a los estudiantes que estén interesados en convertirse en científicos?

Por el modo en que está cambiando la biología, pienso que los estudiantes deberían buscar programas que ofrezcan enfoques interdisciplinarios. No deberían encerrarse en ciertas subáreas. Y deben aspirar a llegar muy alto. Se debe ser ambicioso y trabajar duro, y uno debe saber lo que quiere y no dejar que nada le detenga. Se puede crecer como científico aquí más que en cualquier otro lugar del mundo. Creo que yo soy un ejemplo de esto. ¡Es una vida fantástica!

Las plantas deben ser muy versátiles para poder sobrevivii, pues no pueden correr.



Estructura, crecimiento y desarrollo de las plantas



▲ Fig. 35-1. Cabomba (Cabomba caroliniana).

Conceptos clave

- **35-1** El cuerpo de la planta posee una jerarquía de órganos, tejidos y células
- 35-2 Los meristemas generan células que dan origen a nuevos órganos
- 35-3 El crecimiento primario aumenta la longitud de las raíces y de los brotes
- **35-4** El crecimiento secundario aumenta el grosor de los tallos y de las raíces en las plantas leñosas
- 35-5 El cuerpo de la planta se forma por crecimiento, morfogénesis y diferenciación

Panorama general

No existen dos plantas iguales

ara algunas personas, la planta de la figura 35-1 es una planta acuática intrusa que obstruye arroyos, ríos y lagos. Otros la consideran un agregado atractivo en un acuario. De cualquier modo, la cabomba (Cabomba caroliniana) es un notable ejemplo de plasticidad; esto es, la capacidad de un organismo de cambiar o "moldearse" en respuesta a las condiciones del ambiente que rodea. Las hojas sumergidas en el agua tienen una apariencia plumosa, adaptación que las protege de la tensión del agua en movimiento. Las hojas de la superficie, en cambio, son como planchas que le permiten flotar. Ambos tipos de hojas tienen células idénticas desde el punto de vista genético, pero según las condiciones ambientales se activan o desactivan diferentes genes que participan en la formación de las hojas. Esta extrema plasticidad en el desarrollo es mucho más frecuente en las plantas que en los animales, y les ayuda a compensar su falta de movilidad. Como puntualiza Natasha Raikhel en la entrevista que precede a este capítulo: "Las plantas deben ser muy versátiles para poder sobrevivir, pues no pueden correr". Debido a que cada planta adopta su forma según los factores genéticos y ambientales, no existen dos plantas exactamente iguales.

Además de las respuestas estructurales plásticas de cada plan-

ta individual a un ambiente en particular, existen características de morfología (forma externa) que no varían mucho en plantas de una misma especie. Estas características se han acumulado en cada especie por selección natural. Por ejemplo, en algunas especies de plantas de zonas desérticas, como el cactus, las hojas están reducidas a espinas, y el tronco es el órgano fotosintético primario. Esta disminución del tamaño y superficie de las hojas ayuda a evitar la pérdida de agua. Estas adaptaciones de las hojas aumentaron la posibilidad de supervivencia y de éxito reproductivo de este tipo de plantas en ambientes áridos.

En este capítulo veremos cómo se forma el cuerpo de la planta, que será la base para el estudio de la biología de los vegetales en los siguientes capítulos de esta unidad. En los capítulos 29 y 30 se describe la evolución y las características de las briofitas, las plantas vasculares sin semillas, las gimnospermas y las angiospermas. Además, en este capítulo y en la unidad seis en general nos ocupamos, sobre todo, de las plantas vasculares; en especial, las angiospermas, pues las plantas con flores abarcan aproximadamente el 90% de las especies vegetales y son la base de casi todas las cadenas alimentarias de la tierra. A medida que aumenta la población mundial, la necesidad de plantas que suministren alimento, combustible, fibras, medicamentos, madera y papel es cada vez mayor. Por eso es importante comprender cómo se desarrollan y crecen las plantas.

Concepto 35-1

El cuerpo de la planta posee una jerarquía de órganos, tejidos y células

Las plantas, al igual que los animales pluricelulares, poseen órganos compuestos por diferentes tejidos, que a su vez están constituidos por células. Un **tejido** es una agrupación de células que poseen la misma estructura o que cumplen una misma función o ambas cosas. Un **órgano** está formado por distintos tipos

de tejidos que juntos cumplen determinadas funciones. Al estudiar la jerarquía de los órganos, tejidos y células de las plantas, nos ocuparemos en primer lugar de los órganos, que son las características más fáciles de observar en la estructura de una planta.

Los tres órganos básicos de la planta son las raíces, los tallos y las hojas

La morfología básica de las plantas vasculares refleja su historia evolutiva como organismos terrestres que habitan y obtienen recursos de dos ambientes muy diferentes: uno por debajo del suelo y el otro sobre el suelo. Las plantas deben absorber agua y minerales de debajo de la tierra, y CO_2 y luz por encima de ésta. La respuesta evolutiva a esta separación de recursos fue el desarrollo de tres órganos básicos: raíces, tallos y hojas. Están organizados en un sistema radical y en un sistema de brotes. Este último está compuesto por tallos y hojas (fig. 35-2). Con algunas excepciones, las angiospermas y otras plantas vasculares dependen por completo de estos dos sistemas para sobrevivir. Las raíces no son fotosintéticas y no podrían subsistir sin los nutrientes orgánicos que reciben del sistema de brotes. Por otro lado, el sistema de brotes depende del agua y de los minerales que absorben las raíces del suelo.

Más adelante, en este capítulo, nos referiremos a la transición de brotes vegetativos (brotes no reproductivos) a brotes reproductivos. En las angiospermas, los brotes reproductivos son flo-

Brote reproductivo (flor) Yema terminal Nudo Internudo Yema terminal Sistema de brotes Brote vegetativo Limbo o lámina Pecíolo Yema axilar Tallo. Raíz principal Raices laterales radical

▲ Fig. 35-2. Esquema de una planta con flor. El cuerpo de la planta se divide en el sistema radicular y el sistema de brotes, que están conectados entre sí por tejido vascular (líneas violetas en este diagrama), que es continuo a lo largo de toda la planta. Se muestra una planta eudicotiledónea ideal.

res formadas por hojas muy modificadas para la reproducción sexual.

Las raíces, tallos y hojas son órganos evolutivos que permitieron a las plantas adaptarse a la vida sobre la tierra. Identificaremos algunas variaciones en estos órganos y nos concentraremos, sobre todo, en los dos grupos principales de angiospermas: monocotiledóneas y eudicotiledóneas (véase figura 30-12).

Raices

La raíz es el órgano que le permite a una planta vascular fijarse (casi siempre al suelo), absorber minerales, agua y, a menudo, almacenar nutrientes orgánicos. La mayoría de las eudicotiledóneas y gimnospermas poseen un sistema de raíz pivotante, formado por una raíz vertical principal (la raíz pivotante) que se desarrolla a partir de una raíz embrionaria. La raíz principal da origen a raíces laterales, llamadas también raíces secundarias (véase figura 35-2). En las angiospermas, la raíz pivotante almacena nutrientes orgánicos que la planta consume durante la producción de las flores y los frutos. Por este motivo, las raíces comestibles como la zanahoria, el nabo y la remolacha se cosechan antes de la floración. Los sistemas de raíces pivotantes, por lo general, penetran en el suelo en profundidad.

En las plantas vasculares sin semillas y en la mayoría de las monocotiledóneas, como el césped, la raíz embrionaria muere y no da origen a una raíz principal. En cambio, el tallo da origen a una gran cantidad de pequeñas raíces, y cada pequeña raíz forma sus propias raíces laterales. Como resultado se obtiene un sistema de raíz fibrosa, una maraña de raíces delgadas que se extiende por debajo de la superficie del suelo, sin una raíz principal (véase figura 30-12). Las raíces que se originan en el tallo se denominaron adventicias (del latín adventicius, ajeno), término que se utiliza para describir una parte de la planta que crece en una ubicación inusual. La raíz fibrosa, por lo general, es más superficial que el sistema de raíz pivotante. Las raíces del césped se concentran en los primeros centímetros del suelo. De este modo, ayudan a mantener la capa superficial del suelo en su sitio y son una cubierta excelente para prevenir la erosión. Las plantas monocotiledóneas de mayor tamaño, como la palmera y el bambú, están sostenidas por rizomas robustos que constituyen tallos subterráneos horizontales.

El sistema de raíces completo ayuda a la planta a fijarse al suelo pero, en la mayoría de las plantas, la absorción de agua y minerales se produce, sobre todo, cerca de los extremos de la raíz, donde existe gran número de diminutos pelos radiculares que aumentan enormemente la superficie de absorción (fig. 35-3).



■ Fig. 35-3. Pelos radiculares y el extremo de la raíz. Los pelos radiculares aumentan la superficie de absorción de agua y minerales en la raíz. Crecen de a miles por detrás de cada extremo de la raíz.

Un **pelo radicular** es una extensión de una célula de la raíz epidérmica (célula protectora de la superficie de la planta). No deben confundirse con las raíces laterales, que son órganos multicelulares. En muchos casos, las raíces de la planta forman relaciones simbióticas con hongos y bacterias, que aumentan la absorción, como veremos en los capítulos 36 y 37.

Muchas plantas poseen raíces modificadas. Algunas de ellas se originan en una raíz y otras son adventicias, desarrollandose a partir de tallos y, en casos raros, a partir de las hojas. Algunas raíces modificadas aportan, sobre todo, apoyo y fijación al suelo, y otras almacenan agua y nutrientes o absorben oxígeno o agua del aire (fig. 35-4).

▼ Fig. 35-4. Raíces modificadas. Las adaptaciones al medio ambiente pueden producir raíces modificadas para diversas funciones. Muchas raíces modificadas son raíces aéreas que crecen por encima del suelo durante el desarrollo normal.



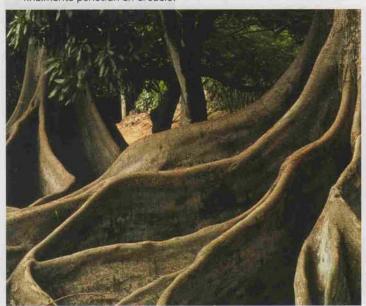
(a) Raíces de sostén. Las raíces aéreas que se muestran aquí, en la planta de maíz son ejemplos de raíces de sostén, llamadas así porque sostienen plantas altas y pesadas. Todas las raíces de una planta de maíz madura son adventicias después de que las raíces originales mueren. Las raíces emergentes que se observan en esta figura finalmente penetran en el suelo.



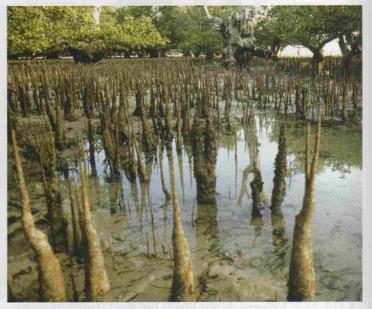
(b) Raíces de almacenamiento.
 Muchas plantas, como la batata, almacenan alimento y agua en sus raíces.



(c) Raíces aéreas "estranguladoras". Las semillas de esta higuera estranguladora germinan en las ramas de árboles altos y envían numerosas raíces aéreas hacia el suelo. Estas raíces serpenteantes envuelven poco a poco a sus huéspedes y a otros objetos, como las ruinas del templo camboyano que se muestran en esta figura. Por último, el árbol huésped muere por estrangulación y por no recibir luz.



(d) Raíces de apoyo. Raíces aéreas que parecen columnas que sostienen los altos troncos de algunos árboles tropicales, como este árbol de ceiba de América Central.



(e) Neumatóforos. Conocidos también como raíces de aireación, los neumatóforos se producen en los manglares, que habitan en los pantanos. Las raíces se proyectan hacia la superficie para obtener oxígeno, que no se encuentra en el espeso lodo inundado de agua.

Tallos

El tallo es un órgano formado por un sistema de nudos, que son los puntos de unión de las hojas, que alternan con internudos, los segmentos del tallo ubicados entre los nudos (véase figura 35-2). En el ángulo (axila) formado por cada hoja y el tallo se encuentra la yema axilar, una estructura que tiene el potencial de formar un brote lateral, llamado rama. La mayoría de las yemas axilares de un brote joven están latentes (no crecen). El alargamiento de un brote joven, por lo general, se concentra cerca de su extremo o ápice, formado por una yema terminal de la que se desarrollan las hojas y una serie compacta de nudos e internudos.

La proximidad de la yema terminal es responsable, en parte, de la inhibición del crecimiento de las yemas axilares. Este fenómeno se denomina dominancia apical. Al concentrar los recursos en el alargamiento, la dominancia apical es una respuesta adaptativa que aumenta la exposición de las plantas a la luz. Pero ¿qué ocurre si un animal se come el extremo del brote? ¿O si, debido a una obstrucción, la luz es más intensa en los costados de la planta que en su parte superior? En estas condiciones, las yemas axilares salen de su letargo; esto es, comienzan a crecer. Una yema axilar en crecimiento da origen a brotes laterales, que se completan formando su propia yema terminal, hojas y yemas axilares. Al cortar la yema terminal, por lo general, se estimula el crecimiento de las yemas axi-

lares, y aparecen más ramas laterales. Por esto, la poda de los árboles y matorrales y el recorte de las plantas hogareñas les permite volverse más frondosos o tupidos.

Muchas plantas han desarrollado tallos modificados como adaptaciones ambientales, que cumplen diversas funciones. Estos tallos modificados, como los estolones, rizomas, tubérculos y bulbos, muchas veces se confunden con raíces (fig. 35-5).

Hojas

La hoja es el principal órgano fotosintético de la mayoría de las plantas vasculares, aunque los tallos verdes también realizan fotosíntesis. Las hojas tienen formas muy diversas pero, por lo general, están formadas por una lámina o limbo aplanada y un pecíolo, que une la hoja a un nudo del tallo (véase figura 35-2). Entre las angiospermas, las gramíneas y muchas otras monocotiledóneas carecen de pecíolo; la base de la hoja forma una vaina que envuelve al tallo. Algunas monocotiledóneas, como la palmera, poseen pecíolos.

Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas tienen distinta disposición de las venas, el tejido vascular de las hojas. La mayoría de las monocotiledóneas poseen venas principales paralelas que atraviesan la longitud de la hoja. En cambio, las hojas de las dicotiledóneas poseen una red ramificada de venas principales (véase figura 30-12).



(b) Bulbos. Los bulbos son brotes verticales subterráneos formados, principalmente, por las bases agrandadas de hojas que almacenan alimento. Si cortamos un bulbo de cebolla a lo largo, podemos observar las distintas capas de hojas modificadas unidas al tallo corto.

(a) Estolones. Como se observa en esta planta de fresas, los estolones son tallos horizontales que crecen a lo largo de la superficie. Estos le permiten a la planta reproducirse de forma asexual, por formación de nuevas plántulas en los nudos de cada estolón.

Hojas de almacenamiento



(c) Tubérculos. Los tubérculos, como estos boniatos, son extremos agrandados de rizomas especializados para almacenar alimento. Los "ojos" dispuestos en forma de espiral alrededor del boniato son agrupaciones de yemas axilares que marcan los nudos.



Para identificar y clasificar a las angiospermas, los taxónomos se basan principalmente en la morfología de las flores, pero también utilizan las variaciones en la morfología de las hojas como la forma, la disposición espacial y el patrón de venación. En la **figura 35-6** se ilustra una diferencia en la forma de las hojas: hojas simples frente a hojas compuestas. La mayoría de las hojas grandes son compuestas o compuestas dobles. Esta adaptación estructural permite a las hojas grandes resistir al viento fuerte sin romperse y, además, hace que los patógenos que invaden las hojas se limiten a un solo sector y no se esparzan a toda la hoja.

La mayoría de las hojas están especializadas para realizar la fotosíntesis. Sin embargo, en algunas especies vegetales, las hojas se adaptaron en la evolución para otras funciones, como soporte, protección, almacenamiento o reproducción (fig. 35-7).

Los tres sistemas de tejidos: dérmico, vascular y fundamental

Cada órgano de la planta –raíz, tallo y hojas– posee tejido dérmico, vascular y fundamental. Un **sistema de tejidos** está forma-



▲ Fig. 35-6. Hojas simples frente a hojas compuestas. Se pueden distinguir las hojas simples de las hojas compuestas buscando las yemas axilares. Cada hoja posee una sola yema axilar, que es el sitio de unión del pecíolo al tallo.

▼ Fig. 35-7 Hojas modificadas.

(a) Zarcillos. Los zarcillos, mediante los cuales esta planta de quisantes trepa a un soporte, son hojas modificadas. Una vez que se enlaza al soporte, el zarcillo se enrolla y acerca la planta hacia el soporte. Los zarcillos son casi siempre hojas modificadas, pero, en algunos casos como en la uva, son tallos modificados.



(b) Espinas. Las espinas del cactus, como en este fruto espinoso, son hojas modificadas. En esta planta, la fotosíntesis se realiza en los tallos verdes y carnosos.

(c) Hojas almacenadoras. La mayoría de las plantas suculentas, como esta planta escarchada, poseen hojas modificadas que almacenan agua.



(d) Brácteas. En esta Flor de Pascua, las partes rojas se confunden con pétalos, pero son hojas modificadas llamadas brácteas, que rodean a un grupo de flores. Estas hojas de colores llamativos atraen a los insectos polinizadores.





no por uno o más tejidos organizados en una unidad funcional que conecta los órganos de la planta. Cada sistema de tejido coninúa a lo largo de todo el cuerpo de la planta, pero, en los distintos órganos, varían las características específicas de los tejidos las relaciones espaciales entre ellos (fig. 35-8).

El sistema de tejido dérmico es la cubierta protectora exter-Ma Al igual que nuestra piel, forma la primera línea de defensa contra el daño físico o contra agentes patógenos. En las plantas no leñosas, el tejido dérmico, por lo general, está formado por una sola capa de células compactadas llamada epidermis. En las plantas leñosas, un tejido protector llamado peridermo reemplaa la epidermis en las regiones más antiguas de tallos y raíces mediante un proceso al que nos referiremos más adelante en esz capítulo. Además de proteger a la planta de la desecación y de as enfermedades, la epidermis tiene características especializaen cada órgano. Por ejemplo, los pelos radiculares, tan importantes para la absorción de agua y minerales, son extensiones 🖢 las células epidérmicas cercanas a los extremos de la raíz. En epidermis de las hojas y de la mayoría de los tallos hay una cumenta cérea llamada cutícula que ayuda a evitar la pérdida de agua, una adaptación importante para la vida en el medio terres-Más adelante, estudiaremos las células especializadas de las bojas que regulan el intercambio de CO2. Los tricomas de las hoas, que son apéndices epidérmicos, son otro ejemplo de especiazación. Por ejemplo, los tricomas de las hojas aromáticas, como

Tejido dérmico Tejido fundamental Tejido vascular

▲ Fig. 35-8. Los tres sistemas de tejidos. El sistema de tejido dérmico (azul) cubre todo el cuerpo de la planta. El sistema de tejido vascular (violeta) es continuo en toda la planta, pero su disposición en cada órgano es diferente. El sistema de tejido fundamental (amarillo), responsable de la mayoría de las funciones metabólicas de la planta, está situado entre el tejido dérmico y el tejido vascular en cada órgano.

la menta, secretan aceites que protegen a las plantas de los animales herbívoros y de enfermedades.

El sistema de tejido vascular permite el transporte de sustancias a distancias alejadas entre las raíces y los brotes. Los dos tejidos vasculares son el xilema y el floema. El xilema transporta agua y minerales disueltos en dirección ascendente, desde las raíces hacia los brotes. El floema transporta nutrientes orgánicos como azúcares desde el sitio de elaboración (casi siempre en las hojas) hacia otras zonas, donde son utilizados; por lo general, las raíces y las zonas de crecimiento, como las hojas y frutos en desarrollo. El tejido vascular de una raíz o tallo se llama, de forma colectiva, estela. La disposición de la estela es variable, según la especie y el órgano. En las angiospermas, la estela de la raíz toma la forma de un cilindro central sólido, llamado cilindro vascular. En el tallo y las hojas, en cambio, la estela se divide en fascículos vasculares, bandas formadas por xilema y floema. Tanto el xilema como el floema están compuestos por una variedad de tipos celulares, entre ellas, células muy especializadas para el transporte.

Además del tejido dérmico y vascular, la planta posee un sistema de tejido fundamental. El tejido fundamental que se encuentra en el interior del tejido vascular se denomina médula, y el que se localiza por fuera del tejido vascular es la corteza. Este sistema es mucho más que un tejido de relleno. En él se encuentran diversas células especializadas que cumplen distintas funciones, como almacenamiento, fotosíntesis y sostén.

Tipos comunes de células vegetales

Al igual que todos los organismos pluricelulares, las plantas poseen diferenciación celular, esto es, sus células poseen una estructura y función especializadas. En las células vegetales, la diferenciación a veces es evidente en el protoplasto, el contenido celular exclusivo de la pared celular. Por ejemplo, en algunas células vegetales, los protoplastos poseen cloroplastos, mientras que otros tipos de células vegetales carecen de cloroplastos funcionales. Las modificaciones de la pared celular también cumplen una función en la diferenciación de las células vegetales. En la figura 35-9 se muestran algunos de los tipos principales de células vegetales: parénquima, colénquima, esclerénquima, células conductoras de agua del xilema y células conductoras de azúcar del floema. Observe las adaptaciones estructurales que posibilitan la función específica de cada tipo. En las figuras 6-9 y 6-28 se observan las estructuras básicas de las células vegetales.

Evaluación de conceptos

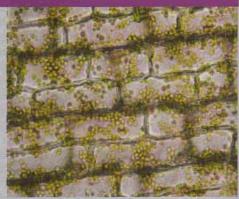
- 1. ¿De qué modo el sistema de tejido vascular le permite a las hojas y a las raíces combinar sus funciones para mantener el crecimiento y desarrollo de toda la planta?
- 2. Describa por lo menos tres especializaciones de los órganos y de las células de las plantas que constituyan adaptaciones a la vida en el medio terrestre.
- 3. Describa el papel de cada sistema de tejidos en la hoja.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Exploración: ejemplos de células vegetales diferenciadas

CÉLULAS PARENQUIMATOSAS

Las células parenquimatosas maduras poseen paredes primarias relativamente delgadas y flexibles y, en su mayoría, carecen de paredes secundarias (véase figura 6-28 para revisar las capas primaria y secundaria de las paredes celulares). El protoplasto, por lo general, posee una gran vacuola central. Las células parenquimatosas, a menudo se representan como células vegetales "típicas", pues son las menos especializadas en su estructura. Estas células realizan la mayor parte de las funciones metabólicas de la planta, sintetizando y almacenando diversos productos orgánicos. Por ejemplo, la fotosíntesis se realiza en los cloroplastos de las células parenquimatosas de la hoja, Algunas células parenquimatosas de los tallos y raíces poseen plástidos incoloros que almacenan almidón. El tejido carnoso de un fruto típico está compuesto, principalmente, por células parenquimatosas. La mayoría de las células parenquimatosas mantienen la capacidad de dividirse y diferenciarse en otros tipos de células vegetales en condiciones especiales; por ejemplo, durante la reparación y el reemplazo de un órgano tras un daño sufrido por la planta. En condiciones de laboratorio es posible regenerar una planta completa a partir de una sola célula parenquimatosa.

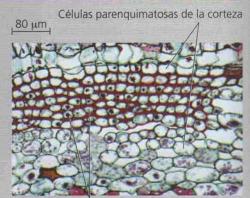


Células parenquimatosas con cloroplastos en una hoja de Elodea.

60 µm

CÉLULAS DEL COLÉNQUIMA

Las células del colénquima se agrupan en cadenas o en cilindros y ayudan a sostener las partes jóvenes de los brotes de la planta. Las células del colénquima poseen paredes primarias más gruesas que las células del parénquima, aunque su grosor no es uniforme. Los tallos jóvenes y los pecíolos a menudo poseen cadenas de células de colénquima por debajo de la epidermis (por ejemplo, las "cuerdas" del tallo del apio). Las células del colénquima carecen de paredes secundarias y sus paredes primarias no poseen lignina, una sustancia que produce endurecimiento. Por lo tanto, constituyen sostén flexible sin restringir el crecimiento. En la madurez funcional, las células del colénquima son células vivas y flexibles, y se alargan junto con los tallos y hojas que sostienen –a diferencia de las células del esclerénquima—, a las que nos referimos a continuación.



Células de colénquima (en la corteza de *Sambucus* (sauco) las paredes celulares están teñidas de rojo)

CÉLULAS DEL ESCLERÉNQUIMA

Las células del esclerénquima son mucho más rigidas que las células del colénquima. También funcionan como elementos de sostén en la planta, pero poseen paredes secundarias más gruesas, por lo general, fortificadas con lignina. Las células del esclerénquima maduras no pueden alargarse, y se encuentran en zonas de la planta en las que se detuvo el crecimiento en longitud. Las células esclerenquimáticas están tan especializadas para el sostén que muchas de ellas son células muertas en la madurez funcional pero, antes de morir, estas células producen paredes secundarias. Las paredes rigidas quedan como "esqueleto" que sostiene a la planta, en algunos casos, durante cientos de años. En las zonas de la planta que continúan elongándose, las paredes secundarias del esclerénquima inmaduro se depositan de manera irregular en forma de espiral o de anillos. Estas formas de engrosamiento de la pared celular permiten que ésta se estire como un resorte al alargarse la célula.

alargarse la célula. Existen dos tipos de células esclerenquimáticas, llamadas esclereidas y fibras, que se especializan en el apoyo y fortificación de la planta. Las esclereidas, más cortas que las fibras y de forma irregular, poseen paredes secundarias lignificadas, muy gruesas. Las esclereidas son las que le dan la dureza a la cáscara de la nuez y a los carozos de las semillas, y la textura arenosa a las peras. Las fibras, dispuestas, por lo general, en filamentos, son largas, delgadas y fusiformes. Algunas fibras tienen uso comercial, como las fibras de cáñamo para hacer sogas y las fibras de lino para los tejidos.



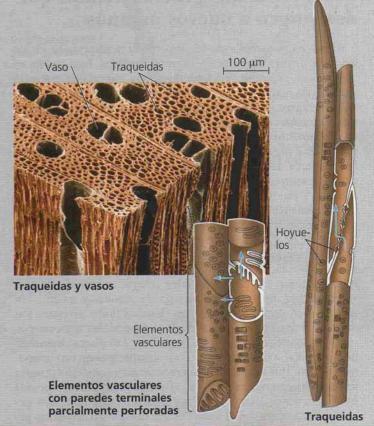
Fibras (corte transversal de un árbol de fresno)

CÉLULAS CONDUCTORAS DE AGUA DEL XILEMA

Los dos tipos de células conductoras de agua, las traqueidas y los elementos vasculares, son células tubulares alargadas, muertas en su madurez funcional. Las traqueidas se encuentran en el xilema de todas las plantas vasculares. Además de traqueidas, la mayoría de las angiospermas, algunas gimnospermas y ciertas plantas vasculares sin semillas, poseen elementos vasculares. Cuando el protoplasto de una traqueida o de un elemento vascular se desintegra, las paredes celulares gruesas de la célula permanecen, y forman un conducto muerto por el que circula el agua. Las paredes secundarias de las traqueidas y de los elementos vasculares a menudo son interrumpidas por hoyuelos, regiones más delgadas en las que solo hay paredes primarias (véase figura 6-28 para una revisión de las paredes primaria y secundaria). A través de estas regiones, el agua puede migrar en dirección lateral entre células vecinas.

Las traqueidas son células largas y delgadas con extremos fusiformes. El agua pasa de una célula a otra principalmente por medio de las puntuaciones, donde no tiene que atravesar las paredes secundarias gruesas. Las paredes secundarias de las traqueidas poseen lignina, y son más rígidas. Esto evita que se colapsen por la presión del agua y a su vez aporta sostén.

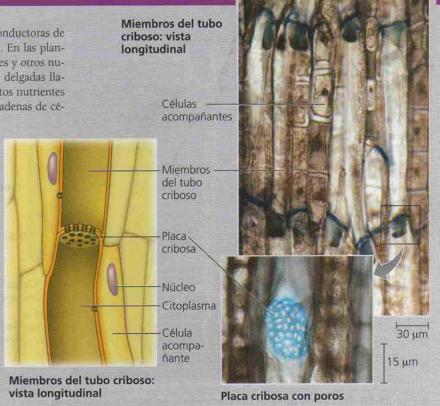
Los elementos de los vasos, por lo general, son más anchos, más cortos y de pared más delgada, y no tienen la forma de huso típica de las traqueidas. Se alinean uniendo sus extremos y forman microcanales largos conocidos como vasos. Las paredes de los extremos de los elementos vasculares poseen perforaciones, que permiten que el agua pase con libertad a trates de los vasos.



CÉLULAS CONDUCTORAS DE AZÚCARES DEL FLOEMA

A diferencia de las células conductoras de agua, las células las plantas vasculares sin semillas y en las gimnospermas, los aguacares y otros numentes orgánicos se transportan a través de células largas y delgadas llamadas células cribosas. En el floema de las angiospermas, estos nutrientes se transportan por medio de tubos cribosos, formados por cadenas de células llamadas miembros del tubo criboso.

Los miembros del tubo criboso son células vivas que carecen de núcleo, de ribosomas y de vacuola distinguible. Esa disminución del contenido celular permite que los numentes atraviesen la célula con facilidad. Las paredes terminales entre los miembros del tubo criboso, llamadas placa cribosa, poseen poros que facilitan el paso de líquido de una célula a otra a lo largo del tubo criboso. A los lados de cada miembro del tubo criboso hav una célula no conductora llamada célula acompañante, conectada con la célula del tubo criboso por numerosos canales, los plasmodesmos (vease figura 6-8). El núcleo y los ribosomas de las células compañantes pueden servir no solo a la propia célula sino ambién a las células adyacentes del tubo criboso. En alguplantas, las células acompañantes de las hojas también syudan a cargar los azúcares en los miembros de tubo criboso, que luego los transportan hacia otras zonas de la mlanta.



Concepto 35-2

Los meristemas generan células que dan origen a nuevos órganos

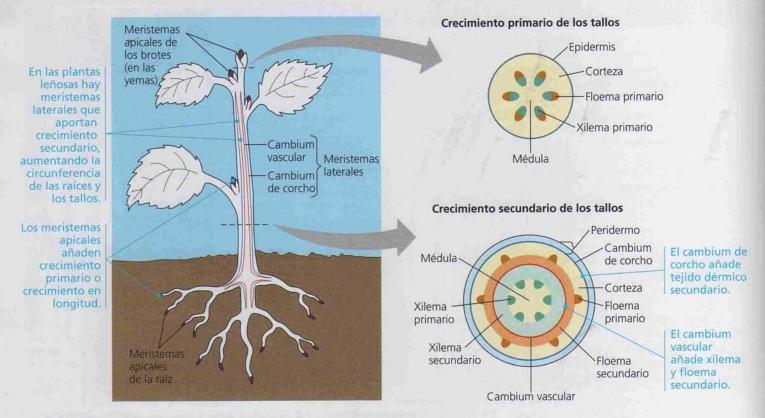
Hasta ahora hemos visto la estructura y la disposición de los tejidos y células vegetales en órganos maduros. Pero ¿cómo se origina esta organización? Una diferencia importante entre las plantas y la mayoría de los animales es que el crecimiento vegetal no se limita al período embrionario o juvenil. En las plantas, el crecimiento continúa durante toda la vida, lo que se denomina crecimiento indeterminado. En todo momento, una planta típica posee órganos embrionarios, órganos en desarrollo y órganos maduros. Excepto en los períodos de latencia, casi todas las plantas crecen de forma continua. En cambio, la mayoría de los animales y algunos órganos de las plantas, como las hojas, tienen un crecimiento determinado; esto es, el crecimiento cesa una vez que alcanzan cierto tamaño.

A pesar de que su crecimiento continúa a lo largo de toda la vida, las plantas también mueren. En función de la longitud de su ciclo de vida, las plantas con flores pueden ser anuales, bienales o perennes. Las plantas **anuales** completan su ciclo de vida –germinación, floración, producción de semillas y muerte– en un año o en períodos más breves. Muchas flores silvestres son anuales, al igual que los cultivos de alimentos más importantes, como los granos de cereal y las legumbres. Las plantas **bienales**, por lo general, viven dos años, y casi siempre poseen una temporada de frío (invierno) entre el crecimiento vegetativo (primera temporada primavera/verano) y la floración (segunda temporada primavera/verano). La remolacha y la zanahoria son bienales, pero rara vez se dejan en el suelo hasta la floración. Las plantas **pe**-

rennes, como los árboles, arbustos y algunos tipos de gramíneas, viven muchos años. Se cree que un tipo de hierba búfalo de las llanuras de América del Norte crece desde hace 10 000 años, a partir de semillas que brotaron al final de la última era glacial. Por lo general, la planta perenne no muere por su edad avanzada, sino debido a una infección o algún efecto ambiental adverso, como el fuego o la sequía intensa.

Las plantas tienen un crecimiento indeterminado, pues sus tejidos embrionarios, llamados meristemas, son perpetuos. Existen dos tipos principales: meristemas apicales y meristemas laterales. Los meristemas apicales, ubicados en los extremos de las raíces y en los brotes, proporcionan células adicionales que le permiten a la planta crecer en longitud, en un proceso llamado crecimiento primario. El crecimiento primario le permite a la raíz extenderse a través del suelo y a los brotes aumentar su exposición a la luz y al CO2. En las plantas herbáceas (no leñosas), el crecimiento primario produce casi la totalidad del cuerpo de la planta. En cambio, en las plantas leñosas, el crecimiento se produce aumentando la circunferencia en las zonas de los tallos y las raíces donde ha cesado el crecimiento primario. Este aumento del grosor, llamado crecimiento secundario, se produce por la actividad de los meristemas laterales, llamados cambium vascular y cambium de corcho. Estos cilindros de células en división se extienden a lo largo de las raíces y de los tallos (fig. 35-10). El cambium vascular aporta capas de tejido vascular llamadas xilema secundario (madera) y floema secundario. El cambium de corcho reemplaza a la epidermis por peridermis, que es más gruesa y rígida.

En las células del meristema, la división celular es frecuente y se generan células adicionales. Algunos productos de esta división quedan en el meristema y producen nuevas células, mientras que otros sufren diferenciación y se incorporan a los tejidos y órganos de la planta en crecimiento. Las células que quedan co-



▲ Fig. 35-10. Panorama general del crecimiento primario y secundario.

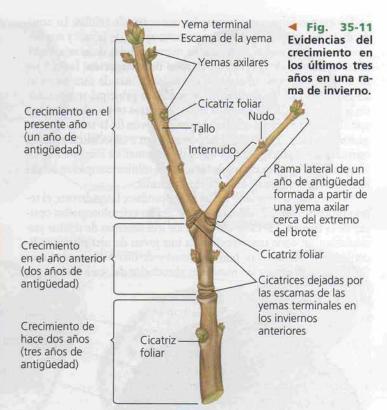
mo fuente de nuevas células se denominan iniciales. Las células nuevas desplazadas del meristema, llamadas derivadas, continúan su división hasta que las células a las que dan origen se especializan en los tejidos en desarrollo.

En las plantas leñosas, el crecimiento primario y secundario es simultáneo, pero ocurre en distintas zonas. Cada temporada, en la zona de los meristemas apicales se producen extensiones jóvenes de las raíces y de los brotes por crecimiento primario, mientras que los meristemas laterales producen crecimiento secundario que aumenta el grosor y fortalece las partes más antiguas de la planta (fig. 35-11). Las regiones más antiguas, como la base del tronco de un árbol, tienen la mayor acumulación de tejidos producidos por crecimiento secundario.

Evaluación de conceptos 35-2

- Las células de las capas inferiores de nuestra piel se dividen y reemplazan a las células muertas que se desprenden de la superficie. ¿Por qué no sería válido comparar estas regiones de división celular con el meristema de una planta?
- 2. Compare los tipos de crecimiento originados en los meristemas apicales y laterales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



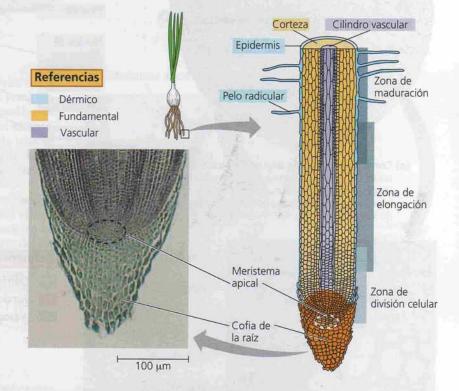
Concepto 35-3

El crecimiento primario aumenta la longitud de las raíces y de los brotes

El crecimiento primario produce el cuerpo primario de la planta, las partes del sistema radicular y de los brotes producidos por los meristemas apicales. En las plantas herbáceas, el cuerpo primario de la planta casi siempre es la planta completa. En las plantas leñosas, se compone solo de las partes más jóvenes de la planta, que aún no se han convertido en leñosas. Los meristemas apicales aumentan la longitud de las raíces y de los brotes, pero existen diferencias en el crecimiento primario entre estos dos sistemas.

Crecimiento primario de las raíces

El extremo de la raíz está cubierto por una cofia de la raíz, similar a un dedal, que protege al delicado meristema apical a medida que la raíz se abre paso a través del suelo abrasivo durante el crecimiento primario. La cofia también secreta una cubierta de polisacáridos que lubrica el suelo alrededor del extremo de la raíz. El crecimiento se produce en la zona contigua al extremo de la raíz, en tres zonas de células en estadios sucesivos de crecimiento primario. Si nos alejamos del extremo de la raíz, encontramos las zonas de división, alargamiento y maduración celular (fig. 35-12).



▲ Fig. 35-12. Crecimiento primario de una raíz. En el diagrama y en la microfotografía óptica se muestra el extremo de la raíz de una planta de cebolla. La mitosis se concentra en la zona de división celular, donde se ubica el meristema apical y sus productos inmediatos. El meristema apical mantiene también a la cofia de la raíz, generando nuevas células que reemplazan a las células que se desprenden. La mayor parte del crecimiento en longitud de la raíz se concentra en la zona de elongación. Las células adquieren la madurez funcional en la zona de maduración. No existen límites nítidos entre las distintas zonas.

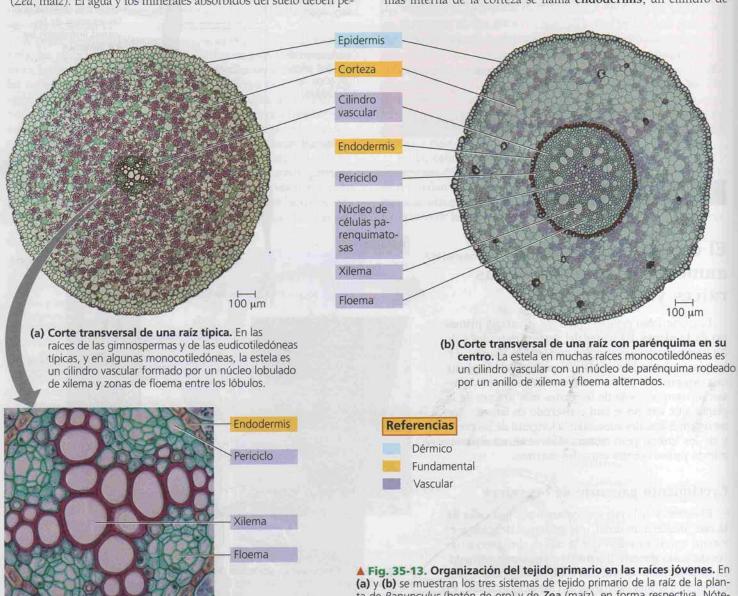
No existen límites netos entre las tres zonas de células. La zona de división celular incluye el meristema apical de la raíz y sus derivados. En esta región se producen nuevas células de la raíz, entre ellas, las células de la cofia. En la zona de elongación, las células de la raíz se alargan, en algunos casos, hasta más de diez veces su longitud original. La elongación celular es la principal responsable de la extensión de la raíz en el suelo. Mientras tanto, el meristema apical de la raíz agrega células al extremo joven de la zona de elongación. Muchas células de la raíz comienzan a especializarse en su estructura y función incluso antes de terminar su crecimiento en longitud. En la zona de maduración, las células completan su diferenciación y alcanzan la madurez funcional.

El crecimiento primario de las raíces produce la epidermis, el tejido fundamental y el tejido vascular. En las microfotografías ópticas de la **figura 35-13** se observan los tres sistemas de tejidos primarios en un corte transversal de la raíz joven de una planta eudicotiledónea (*Ranunculus*, botón de oro) y de una monocotiledónea (*Zea*, maíz). El agua y los minerales absorbidos del suelo deben pe-

netrar a través de la epidermis, una capa única de células que cubre la raíz. Los pelos radiculares aumentan el proceso de absorción, al aumentar la superficie de las células de la epidermis.

En la mayoría de las raíces, la estela es un cilindro vascular, un núcleo central sólido de xilema y floema (véase figura 35-13a). El xilema se irradia desde el centro en dos o más rayos, y en los espacios contenidos entre los rayos se ubica el floema. En muchas raíces monocotiledóneas, el tejido vascular está formado por un núcleo central de células parenquimatosas rodeado de anillos alternados de xilema y floema (véase figura 35-13b). La región central muchas veces se denomina médula, pero no debe confundirse con la médula de los tallos, que es tejido fundamental.

El tejido fundamental de las raíces, formado, sobre todo, por células parenquimatosas, llena la corteza, la zona ubicada entre el cilindro vascular y la epidermis. Las células del tejido fundamental almacenan nutrientes orgánicos y sus membranas plasmáticas absorben mínerales desde la solución del suelo. La capa más interna de la corteza se llama endodermis, un cilindro de



▲ Fig. 35-13. Organización del tejido primario en las raíces jóvenes. En (a) y (b) se muestran los tres sistemas de tejido primario de la raíz de la planta de Ranunculus (botón de oro) y de Zea (maíz), en forma respectiva. Nótese que la raíz del botón de oro posee un núcleo central de xilema y floema, mientras que la raíz del maíz posee un núcleo de células parenquimatosas. Estos son los dos patrones básicos de organización de la raíz, que presentan muchas variaciones en las distintas especies vegetales (todas son imágenes de MO).

50 µm

Fig. 35-14. Formación de una raíz lateral. La raíz lateral se origina en el periodo, la capa más externa del cilindro vascular de la raíz, y crece a través de la corteza y la epidermis. En esta serie de microfotografías se observa la raíz original en un corte transversal, y la raíz lateral en un corte longitudinal.

ma sola célula de espesor que forma el límite con el cilindro vascuar. En el capítulo 36 veremos cómo la endodermis constituye una harrera selectiva que regula el paso de sustancias desde la solución del suelo hacia el cilindro vascular.

Las raíces laterales se originan en el periciclo, la capa de células más externa del cilindro vascular véase figura 35-13). Una raíz lateral se alarga y se abre camino a tratés de la corteza y la epidermis másta que emerge de la raíz establecida (fig. 35-14). No puede originarse cerca de la superficie de la máz, pues debe mantenerse en conacto con el cilindro vascular de la máz establecida como parte del sistema de tejido vascular continuo.

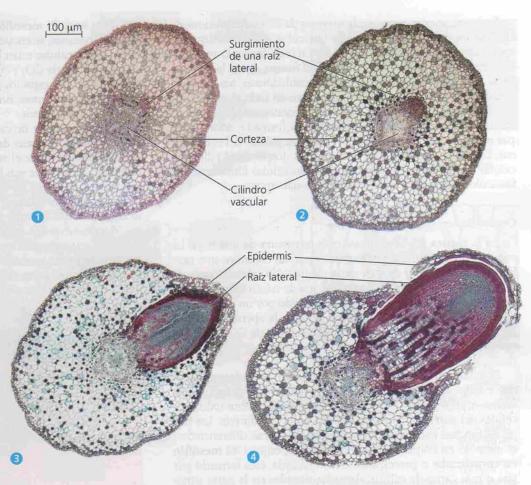
Crecimiento primario de los brotes

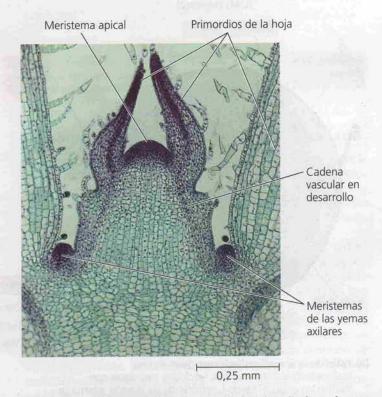
El meristema apical de los brotes es una masa de células en dirisión en forma de cúpula, situada en el extremo de la yema terminal (fig. 35-15). Las hojas se originan como primordios de bojas, que son proyecciones digitiformes a los lados del meristeapical. Las yemas axilares se desarrollan a partir de islas de celulas meristemáticas que deja el meristema apical en las bases de los primordios de las hojas. Luego, las yemas axilares pueden comar brotes laterales (véase la figura 35-2).

En una yema, los primordios de hojas están amontonados, pues los internudos son muy cortos. La mayor parte del alargamiento real de los brotes se produce gracias al crecimiento en longitud de internudos más antiguos ubicados por debajo del extemo del brote. Este crecimiento se debe tanto a la división celular como al alargamiento celular en el internudo. Algunas planes, entre ellas las gramíneas, poseen regiones meristemáticas, llamadas meristemas intercalares, en la base de cada hoja, y pueden largarse en toda la extensión del brote. Por ello, el césped puede continuar su crecimiento después de ser cortado.

Organización tisular de los tallos

La epidermis cubre a los tallos como parte del sistema de tejido dérmico continuo. El tejido vascular se extiende a lo largo del tallo en fascículos vasculares. A diferencia de las raíces laterales, que se originan en el tejido vascular en la profundidad de la raíz (véase figura 35-14), los brotes laterales se generan en yemas axilares preestentes sobre la superficie del tallo (véase figura 35-15). Los haces usculares del tallo convergen con el cilindro vascular de la raíz en zona de transición situada cerca de la superficie del suelo.





▲ Fig. 35-15. Yema terminal y crecimiento primario de un brote. Los primordios de las hojas se originan en los flancos de la cúpula apical. Éste es un corte longitudinal del extremo de un brote de *Coleus* (MO).

En las gimnospermas y en la mayoría de las eudicotiledóneas, el tejido vascular está formado por fascículos vasculares dispuestos en forma de anillo (fig. 35-16a). En cada fascículo vascular, el xilema se orienta hacia la médula y el floema, hacia la corteza. En la mayoría de los tallos de las monocotiledóneas, los haces no forman un anillo, sino que están dispersos en todo el tejido fundamental (fig. 35-16b). En los tallos de monocotiledóneas y eudicotiledóneas, el tejido fundamental está formado, sobre todo, por parénquima pero, en muchos casos, las células del colénquima, ubicadas por debajo de la epidermis, fortifican al tallo. Las células del esclerénquima, en especial, las células fibrosas de los fascículos vasculares, también proporcionan apoyo.

Organización tisular de las hojas

En la **figura 35-17** se muestra la estructura de una hoja. La barrera epidérmica está interrumpida por los **estomas**, que permiten el intercambio de CO₂ entre el aire y las células fotosintéticas de la hoja. El término *estoma* se puede referir solo a los poros o a todo el complejo estomático formado por un poro rodeado de dos **células guardianas**, que regulan la apertura y el cierre del poro. Además de regular el intercambio de CO₂, los estomas son el sitio principal de la pérdida de agua por evaporación, como veremos en el capítulo 36.

El tejido fundamental está encerrado entre la epidermis superior e inferior, en una zona llamada mesófilo (del griego mesos, medio, y phyll, hoja). El mesófilo está formado, sobre todo, por células del parénquima especializadas en la fotosíntesis. Las hojas de muchas eudicotiledóneas poseen dos zonas diferenciadas: el mesófilo en empalizada y el mesófilo esponjoso. El mesófilo en empalizada, o parénquima en empalizada, está formado por una o más capas de células alargadas situadas en la parte supe-

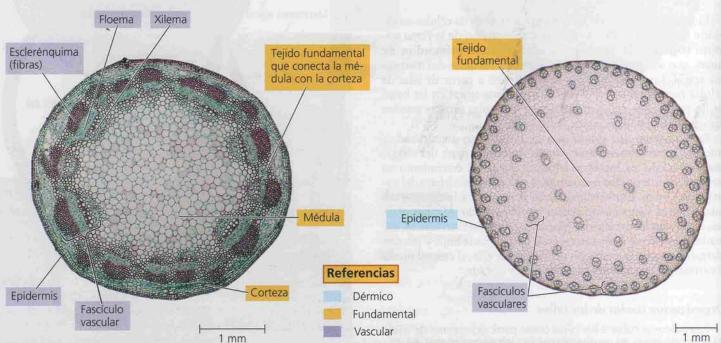
rior de la hoja. El **mesófilo esponjoso**, llamado también parénquima esponjoso, se encuentra por debajo del mesófilo en empalizada. Estas células están separadas entre sí por espacios de aire en los que circula ${\rm CO_2}$ y oxígeno, que también llega a la zona en empalizada. Los espacios aéreos son más grandes en las zonas cercanas a los estomas, donde se produce el intercambio de gases con el aire exterior.

El tejido vascular de cada hoja se continúa con el tejido vascular del tallo. El trazo de la hoja es un pequeño haz vascular que se extiende desde el tallo a través del pecíolo y se introduce en la hoja. Las venas son los haces vasculares de la hoja, que se subdividen de forma repetida y se ramifican por medio del mesófilo. A través de esta red, el tejido fotosintético entra en contacto con el xilema, del que recibe agua y minerales, y con el floema, donde vierte los azúcares y otras sustancias orgánicas para que sean transportadas a otras partes de la planta. La estructura vascular funciona también como un esqueleto, que le da forma a la hoja. Cada vena está cubierta por una vaina fascicular protectora, formada por una o más capas de células, por lo general, parenquimatosas.

Evaluación de conceptos 🥭

- Describa en qué se diferencia la ramificación de las raíces de la ramificación de los brotes.
- Compare el crecimiento primario en las raíces y en los brotes.
- 3. Describa las funciones de los haces vasculares de las hojas.

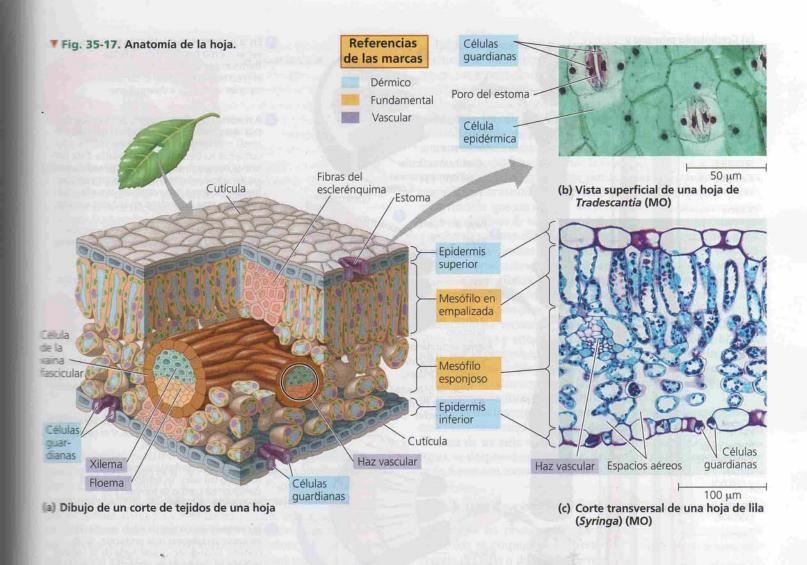
Véanse las respuestas en el Apéndice A.



(a) Tallo de una eudicotiledónea. Tallo de una eudicotiledónea (girasol), con fascículos vasculares que forman un anillo. El tejido fundamental de la parte interna se llama médula, y el tejido fundamental de la parte externa se llama corteza (MO de corte transversal.)

(b) Tallo de una monocotiledónea. Tallo de una monocotiledónea (maíz) en fascículos vasculares dispersos en el tejido básico. En esta disposición, el tejido fundamental no está dividido en médula y corteza (MO de corte transversal.)

▲ Fig. 35-16. Organización de los tejidos primarios en un tallo joven.



Concepto 35-4

El crecimiento secundario aumenta el grosor de los tallos y de las raíces en las plantas leñosas

El crecimiento secundario, crecimiento en grosor producido por los meristemas laterales, se produce en los tallos y en las raíces de las plantas leñosas, pero rara vez en las hojas. El cuerpo secundario de la planta está formado por tejidos producidos por el cambium vascular y por el cambium de corcho. El cambium vascular agrega xilema secundario (madera) y floema secundario. El cambium de corcho produce una cubierta gruesa y robusta formada, ante todo, por células de corcho.

El crecimiento primario y secundario se producen de forma simultánea pero en distintas regiones. Mientras el meristema apical de un tallo o una raíz se alarga por crecimiento primario, en las zonas en las que se detuvo el crecimiento primario comienza el crecimiento secundario, que ocurre en todas las especies de gimnospermas y en muchas plantas eudicotiledóneas, en las regiones más antiguas de la planta. En las plantas monocotiledóneas, el crecimiento secundario es más raro. El proceso es similar en el tallo y en la raíz, que tendrán la misma apariencia des-

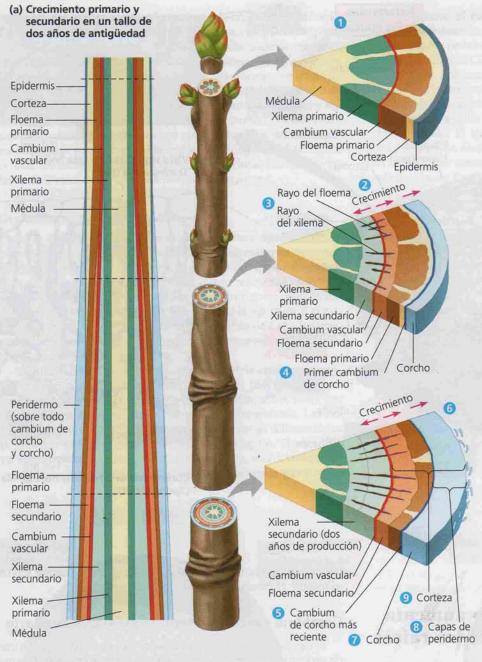
pués de un crecimiento secundario extenso. En la **figura 35-18** se resume el crecimiento en un tallo leñoso.

Cambium vascular y tejido vascular secundario

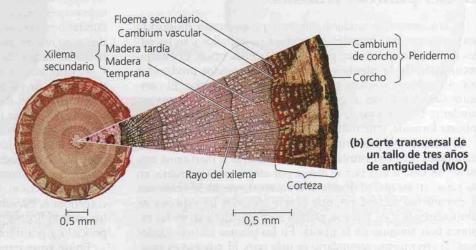
El cambium vascular es un cilindro de células meristemáticas de una sola célula de espesor. Aumenta la circunferencia y forma capas sucesivas de xilema secundario en su interior y floema secundario en su parte externa, de manera que cada capa tiene un diámetro mayor que la capa anterior (véase figura 35-18). De este modo, aumentan el grosor de la raíz o del tallo.

El cambium vascular se desarrolla a partir de células indiferenciadas y de células del parénquima que recuperan la capacidad de dividirse. En el tallo de una gimnosperma o de una planta eudicotiledónea típica, el cambium vascular se forma en una capa situada entre el xilema primario y el floema primario de cada fascículo vascular y en el tejido fundamental ubicado entre los fascículos. Las bandas meristemáticas ubicadas dentro y entre los fascículos vasculares se unen y forman un cilindro continuo de células en división. En la raíz de las gimnospermas y de las eudicotiledóneas leñosas, el cambium vascular se forma en segmentos entre el floema primario, los lóbulos del xilema primario y el periciclo y, por último, se convierte en cilindro.

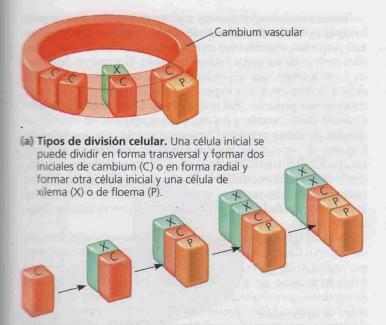
En un corte transversal, el cambium vascular es un anillo en el que se intercalan regiones de células llamadas iniciales fusifor-



- 1 En la parte más joven del tallo podemos ver el cuerpo primario de la planta, formado por el meristema apical durante el crecimiento primario. El cambium vascular comienza a desarrollarse.
- 2 A medida que el crecimiento primario continúa alargando el tallo, la porción del tallo formada más temprano durante ese mismo año comienza su crecimiento secundario. Esta porción aumenta su circunferencia a medida que los iniciales fusiformes del cambium vascular forman el xilema secundario en la parte interna y el floema secundario en la parte externa.
- 3 Los iniciales radicales del cambium vascular dan origen a los rayos del xilema y del floema.
- 4 Al aumentar el diámetro del cambium vascular, el floema secundario y otros tejidos externos al cambium no pueden seguir el ritmo de la expansión, pues las células dejan de dividirse. En consecuencia, estos tejidos, incluyendo la epidermis, se rompen. A partir de las células del parénquima en la corteza se desarrolla un meristema lateral secundario, el cambium de corcho. El cambium de corcho produce células de corcho, que reemplazan a la epidermis.
- En el segundo año del crecimiento secundario, el cambium vascular se agrega al xilema y al floema secundarios, y el cambium de corcho produce corcho.
- 6 A medida que continúa aumentando el diámetro del tallo, los tejidos externos al cambium de corcho se rompen y se desprenden del tallo.
- El cambium de corcho se sigue generando en capas progresivas más profundas de la corteza. Cuando no queda nada de la corteza original, el cambium de corcho se desarrolla a partir de células parenquimatosas en el floema secundario.
- 8 Cada cambium de corcho y los tejidos producidos por él forman una capa de peridermo.
- La corteza está formada por todos los tejidos externos al cambium vascular.



▲ Fig. 35-18. Crecimiento primario y secundario de un tallo. Podemos observar el progreso del crecimiento secundario al examinar los cortes de secuencias de zonas más antiguas del tallo (si observamos la región más joven, cercana al ápice, durante los próximos tres años, veríamos los mismos cambios).



(b) Acumulación de crecimiento secundario. En este dibujo se muestra el agregado alternativo de xilema y floema pero, en realidad, una célula inicial de cambium produce mucho más xilema.

▲ Fig. 35-19. División celular en el cambium vascular.

mes e iniciales radiales. Al dividirse estas células iniciales, aumentan la circunferencia del cambium y agregan xilema secundario a la parte interna del cambium y floema secundario a la parte externa (fig. 35-19). Las células iniciales fusiformes producen células alargadas como las traqueidas, los elementos de vaso y las fibras del xilema, y producen también miembros del tubo criboso, células acompañantes, parénquima y fibras del floe-Poseen extremos fusiformes y se orientan paralelas al eje del allo o de la raíz. Las células iniciales radiales, más cortas y perpendiculares al eje del tallo o de la raíz, producen rayos vasculafilas radiales, formadas, sobre todo, por células parenquimaassas. Los rayos vasculares son vías vivientes que transportan y nutrientes entre el xilema secundario y el floema secundario. También almacenan almidón y otros nutrientes orgánicos. La porción de un rayo vascular que se sitúa en el xilema secundario se conoce como rayo del xilema. La porción ubicada en el Soema secundario se denomina rayo del floema.

A medida que continúa el crecimiento secundario a través de los años, se acumulan capas de xilema secundario (madera) formadas por traqueidas, elementos vasculares y fibras (véase figu-= 35-9). Las gimnospermas poseen traqueidas, mientras que las angiospermas poseen traqueidas y elementos vasculares. Ambos mos de células son células muertas en la madurez funcional y poseen paredes gruesas lignificadas que confieren dureza y fuera la madera. Las traqueidas y los elementos vasculares que se desarrollan al comenzar la época de crecimiento, típico al comienzo de la primavera, se conocen como madera temprana y tienen diámetros relativamente grandes y paredes celulares deladas (véase figura 35-18b). Esta estructura maximiza el transporte de agua hacia las hojas nuevas en expansión. Las traqueides y los elementos vasculares que se producen más tarde, durante el verano o a comienzos del otoño, se conocen como madera tardía. Son células de paredes gruesas que no transportan tanta agua pero aportan mayor soporte que las células tempranas de paredes delgadas.

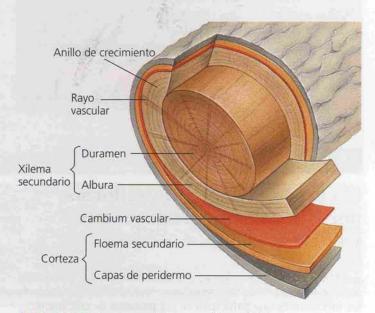
En zonas templadas, el crecimiento secundario de las plantas perennes se interrumpe cada año, pues el cambium vascular entra en un estado de latencia durante los meses de invierno. Al reanudarse el crecimiento en la primavera siguiente se forma un anillo en el límite entre las células grandes de la nueva madera temprana y las células pequeñas de la madera tardía de la temporada de crecimiento anterior, que se puede distinguir en un corte transversal de la mayoría de los troncos y raíces de los árboles. Por lo tanto, podemos estimar la edad de un árbol si contamos sus anillos anuales. Los anillos pueden tener diferentes grosores, que reflejan la cantidad de crecimiento de cada estación.

A medida que un árbol o un arbusto leñoso envejece, las capas más antiguas de xilema secundario dejan de transportar agua y minerales (savia del xilema). Esas capas se denominan duramen, y se ubican cerca del centro del tallo o de la raíz (fig. 35-20). Las capas más externas aún transportan savia del xilema y se denominan albura. Esto le permite a un árbol grande sobrevivir, aunque el centro de su tronco sea hueco. Cada nueva capa de xilema secundario posee una circunferencia mayor; por lo tanto, el crecimiento secundario le permite al xilema transportar más savia cada año y abastecer a mayor cantidad de hojas. El duramen, por lo general, es más oscuro que la albura debido a la presencia de resina y otros compuestos que obstruyen las cavidades celulares y ayudan a proteger la parte central del árbol del ataque de hongos y de insectos perforadores de la madera.

Solo el floema secundario más joven, cercano al cambium vascular, funciona en el transporte de azúcar. Al aumentar la circunferencia de un tallo o de una raíz, el floema secundario, más antiguo, se desprende. Por esto, el floema secundario no se acumula de forma tan extensa como el xilema secundario.

Cambium de corcho y producción del peridermo

Durante las primeras etapas del crecimiento secundario, la epidermis se empuja hacia fuera, y se divide, se seca y se desprende del tallo o de la raíz. Es reemplazada por dos tejidos producidos por el primer cambium de corcho, originados en la corteza externa del tallo (véase figura 35-18a) y en la capa externa del periciclo en las raíces. Un tejido, llamado felodermo, es una capa fina de células parenquimatosas que se forman hacia el in-



▲ Fig. 35-20. Anatomía del tronco de un árbol.

terior del cambium de corcho. El otro tejido está formado por células de corcho que se acumulan hacia el exterior del cambium de corcho. A medida que las células de corcho maduran, depositan una sustancia cérea llamada *suberina* en sus paredes y mueren. El tejido de corcho funciona como una barrera que ayuda a proteger al tallo y a la raíz de la pérdida de agua, del daño físico y de la acción de patógenos. El cambium de corcho y los tejidos que éste produce incluyen una capa de peridermo.

Las células de corcho poseen suberina y están compactadas, por lo que casi todo el peridermo es impermeable al agua y a los gases, a diferencia de la epidermis. Por lo tanto, en la mayoría de las plantas, la absorción de agua y minerales se produce, sobre todo, en las partes más jóvenes de la raíz, los pelos de la raíz. Las partes más antiguas sirven para fijar la planta al suelo y para transportar agua y solutos entre las raíces y los brotes. Sobre el peridermo se observan puntos dispersos, pequeñas áreas elevadas llamadas lenticelas, en las que las células de corcho están más espaciadas. Estas zonas permiten el intercambio de gases entre las células vivas del tallo o de la raíz y el aire exterior.

A diferencia del cambium vascular, las células del cambium de corcho no se dividen; por lo tanto, no aumenta su circunferencia. El engrosamiento del tallo o de la raíz separa al primer cambium de corcho, que pierde su actividad meristemática y se diferencia en células de corcho. Se forma un nuevo cambium de corcho hacia el interior, que da origen a una nueva capa de peridermo. A medida que este proceso continúa, las capas de peridermo más antiguas se desprenden, como se puede observar en la corteza de los troncos de los árboles.

La corteza no es solo la cubierta externa protectora del tallo o de la raíz de una planta leñosa. La **corteza** se compone de todos los tejidos externos al cambium vascular. De adentro hacia fuera, está compuesta por el floema secundario (producido por el cambium vascular), el peridermo más reciente y todas las capas más antiguas de peridermo (véase figura 35-20).

Evaluación de conceptos

- Se hace una marca en un árbol a 2 m de su base. Si el árbol tiene 10 m de altura y se alarga 1 m por año, ¿a qué altura estará la marca después de 10 años?
- 2. Un árbol puede sobrevivir incluso aunque se cave un túnel en su centro. Sin embargo, si se le quita un anillo completo de la corteza que cubre el tronco (un proceso que se denomina anillado), el árbol muere. Explique por qué.

Véanse las respuestas en el Apêndice A.

Concepto 35-5

El cuerpo de la planta se forma por crecimiento, morfogénesis y diferenciación

Hasta este momento hemos descrito el desarrollo del cuerpo de la planta a partir de los meristemas. Nos ocuparemos ahora de los mecanismos que participan en los procesos de crecimiento y desarrollo de la planta.

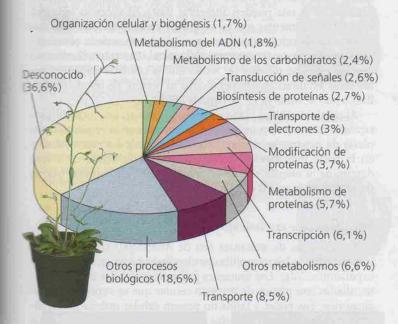
Tomemos como ejemplo una maleza anual típica. Puede estar formada por miles de millones de células, algunas grandes, otras más pequeñas, algunas muy especializadas y otras no, pero todas ellas derivan de un único óvulo fecundado. El aumento de la masa, o crecimiento, que se produce durante la vida de la planta, se debe a la división y a la expansión celular. Pero ¿qué es lo que controla este proceso? ¿Por qué las hojas dejan de crecer cuando alcanzan cierto tamaño y los meristemas apicales, en cambio, se dividen de forma perpetua? Veremos también que los miles de millones de células de nuestra hipotética maleza no son una agrupación indiferenciada de células. Están organizadas en tejidos y órganos reconocibles. Las hojas se originan en nudos; las raíces no (salvo las raíces adventicias). La epidermis se forma en la parte externa de la hoja, y el tejido vascular en su interior, nunca a la inversa.

La morfogénesis es el desarrollo de la forma y organización del cuerpo. Cada célula del cuerpo de la planta contiene el mismo conjunto de genes, copias exactas del genoma que posee el óvulo fecundado. La diferenciación se debe a distintos patrones de expresión genética entre las células, lo que produce una diversidad de tipos celulares (véase capítulo 21). Los tres procesos del desarrollo: crecimiento, morfogénesis y diferenciación celular, actúan en conjunto y transforman el óvulo fecundado en una planta.

Biología molecular: una revolución en el estudio de las plantas

Gracias a las técnicas moleculares modernas, los biólogos pueden explorar el modo en que el crecimiento, la morfogénesis y la diferenciación celular dan origen a una planta. El renacimiento actual de la biología vegetal ha acelerado una explosión en la investigación, gracias a la aparición de nuevos métodos de laboratorio asociados con la buena elección de organismos experimentales. Un foco de investigación es Arabidopsis thaliana, una maleza pequeña de la familia de la mostaza. Por su pequeño tamaño es posible cultivar miles de ejemplares de esta planta en pocos metros cuadrados (fig. 35-21). Arabidopsis tiene un lapso de vida breve, unas seis semanas desde la germinación hasta la floración, por lo que constituye un excelente modelo para estudios genéticos. Esta planta posee uno de los genomas más pequeños entre las plantas, una cantidad diminuta de DNA por célula. Arabidopsis fue la primera planta de la que se logró obtener la secuencia del genoma completo, gracias a un esfuerzo multinacional realizado durante seis años.

Arabidopsis posee unos 26 000 genes, muchos de los cuales están duplicados. Debe haber menos de 15 000 tipos diferentes de genes, con un nivel de complejidad similar al de la mosca Drosophila. El conocimiento de la acción de algunos de los genes de Arabidopsis ha permitido expandir nuestra comprensión del desarrollo de las plantas (véase figura 35-21). Los biólogos han desarrollado un ambicioso proyecto que permitirá determinar la función de cada uno de los genes de la planta hacia el año 2010. Para ello, se intenta crear mutantes de cada gen del genoma de la planta. Nos referiremos a algunos de estos mutantes más adelante, al estudiar más de cerca los mecanismos moleculares del crecimiento, la morfogénesis y la diferenciación celular. Al identificar la función de cada gen y rastrear cada vía química, los investigadores tratan de establecer el "molde" sobre el cual se construyen las plantas. Éste es uno de los principales objetivos de la biología de sistemas, como explica Natasha Raikhel en la entrevista de las páginas 710 y 711. Algún día será posible crear por ordenador una "planta virtual" que permita a los investigadores visualizar los genes que se activan en las distintas partes de la planta durante todo su desarrollo.



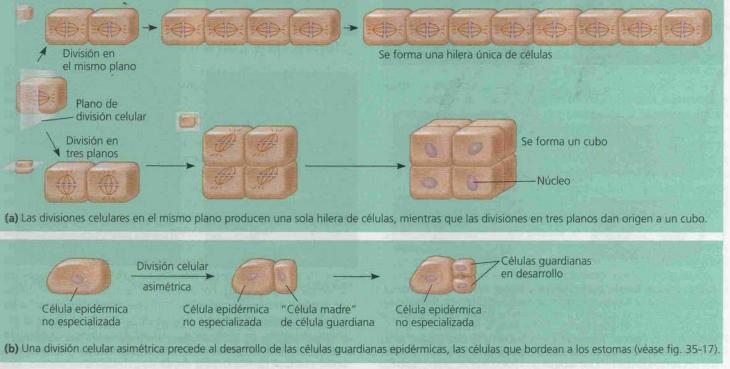
▲ Fig. 35-21. Arabidopsis thaliana. Por su pequeño tamaño, su ciclo de vida breve y su pequeño genoma, Arabidopsis fue la primera planta de la que se determinó la secuencia completa del genoma (unos 26 000 genes). En el gráfico de sectores (o diagrama de torta) se representa la proporción de genes de Arabidopsis en las distintas categorías funcionales (datos de TAIR, The Arabidopsis Informaţion Resource, 2004).

Crecimiento: división celular y expansión celular

La división celular en el meristema incrementa el potencial de crecimiento, al aumentar el número de células. Sin embargo, el aumento de la masa de la planta se debe a la expansión celular. El proceso de división de la célula vegetal se describe con mayor detalle en el capítulo 12 (véase figura 12-10), y el proceso de alargamiento celular, en el capítulo 39 (véase figura 39-8). En este capítulo nos referimos al modo en que estos procesos contribuyen a la forma de la planta.

El plano y la simetría de la división celular

El plano (dirección) y la simetría de la división celular son muy importantes para determinar la forma que tendrá una planta. Imaginemos una sola célula que se divide por mitosis. Si los planos de división de sus descendientes son paralelos al plano de la primera división, se obtendrá una sola hilera de células (fig. 35-22a). En el otro extremo, si los planos varían en forma aleatoria, obtendremos una agrupación de células desorganizada. Además, aunque los cromosomas se distribuyen uniforme en las células hijas en la mitosis, el citoplasma puede dividirse de forma asimétrica. La división celular asimétrica, en la que una célula hija recibe más citoplasma que la otra durante la mitosis, es muy frecuente en las células vegetales y, por lo general, supone un evento clave en el desarrollo. Por ejemplo, la formación de células guardianas implica una división celular asimétrica y un cambio en el plano de división celular. Una célula epidérmica se divide de forma asimétrica y forma una célula de mayor tamaño que continúa como célula epidérmica no especializada y una célula más pequeña que se convierte en la "célula madre" de la célula guardiana. Las células guardianas se forman por división de esta pequeña célula madre en un plano perpendicular al de la primera división celular (fig. 35-22b).

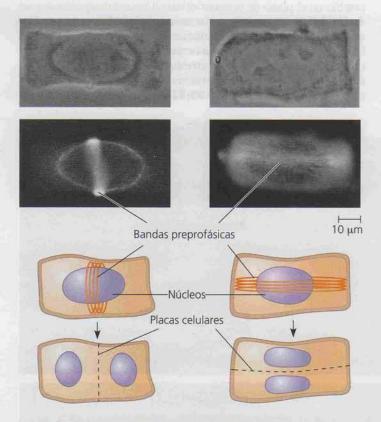


▲ Fig. 35-22. El plano y la simetría de la división celular influyen en el desarrollo de la forma.

El plano de división de una célula se determina en la interfase tardía. El primer signo de esta orientación espacial es un reordenamiento del citoesqueleto. Los microtúbulos del citoesqueleto se concentran en un anillo llamado banda preprofásica (fig. 35-23). La banda desaparece antes de la metafase, pero predice el plano futuro de división celular. La "impronta" consiste en una disposición ordenada de los microfilamentos de actina que se mantienen luego de la dispersión de los microtúbulos.

Orientación de la expansión celular

Antes de referirnos al modo en que la expansión celular contribuye a la forma de la planta, debemos considerar la diferencia en la expansión celular entre las plantas y los animales. La célula animal crece sobre todo por síntesis de citoplasma rico en proteínas, un proceso que implica un gran gasto metabólico. El crecimiento de la célula vegetal también produce sustancias adicionales ricas en proteínas en el citoplasma, pero el 90% de la expansión se debe a la absorción de agua. La mayor parte de este agua se almacena en una gran vacuola central que se forma por coalescencia de muchas vacuolas pequeñas a medida que la célula crece. Una planta puede crecer rápido y con poco gasto de energía porque la captación de agua le permite que una pequeña porción de citoplasma recorra una gran distancia. Los brotes de bambú, por ejemplo, pueden alargarse más de 2 m por semana. La extensión rápida de los brotes y de las raíces aumenta la ex-



▲ Fig. 35-23. Banda preprofásica y plano de división celular. La localización de la banda preprofásica predice el plano de división celular. Las células de la izquierda y de la derecha tienen forma similar, pero se dividirán en distintos planos. Cada célula se representa en dos microfotografías ópticas, una (arriba) sin tinción y la otra (abajo) teñida con colorante fluorescente que se une específicamente a los microtúbulos. Los microtúbulos teñidos forman un "halo" (banda preprofásica) alrededor del núcleo en la parte externa del citoplasma.

posición a la luz y al suelo, lo que constituye una importante adaptación evolutiva al tipo de vida inmóvil de las plantas.

Las células vegetales rara vez se expanden de forma similar en todas las direcciones. La mayor expansión se produce a lo largo del eje principal de la planta. Por ejemplo, las células cercanas al extremo de la raíz pueden aumentar hasta 20 veces su longitud original, sin aumentar mucho su grosor. La orientación de las microfibrillas de celulosa en las capas más internas de la pared celular produce este crecimiento diferencial. Las microfibrillas no pueden estirarse mucho, de modo que la célula se expande, sobre todo, en dirección perpendicular al "grano" de las microfibrillas, como se observa en la **figura 35-24**.

Al igual que con el plano de división celular, los microtúbulos también desempeñan un papel fundamental en la regulación del plano de expansión celular. La orientación de los microtúbulos en la parte más externa del citoplasma de la célula es la que determina la orientación de las microfibrillas de celulosa que se depositan en la pared celular.

Microtúbulos y crecimiento vegetal

Los estudios de mutantes fass de Arabidopsis confirmaron la importancia de los microtúbulos citoplasmáticos en la división y expansión celular. Los mutantes fass poseen células inusualmente infladas con planos de división celular que se supone que son aleatorios. Sus raíces y tallos no poseen células ordenadas en hileras o capas. A pesar de estas anormalidades, los mutantes fass dan origen a plantas adultas diminutas, pero sus órganos están comprimidos de forma longitudinal (fig. 35-25).

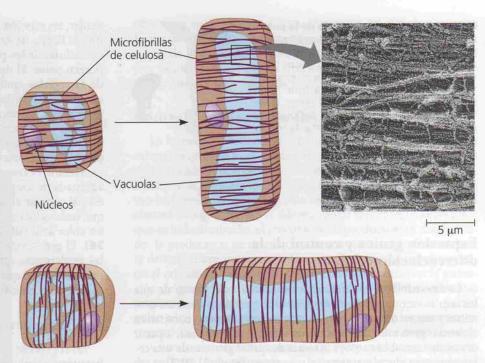
La forma redondeada y la disposición desorganizada de los tejidos puede deberse a la organización anormal de los microtúbulos. Durante la interfase, los microtúbulos se ubican aleatoriamente, y no se forman las bandas preprofásicas antes de la mitosis (véase figura 35-23). Como consecuencia de esto, no existe un "grano" ordenado de microfibrillas de celulosa en la pared celular que determine la dirección del alargamiento (véase figura 35-24). Este defecto da origen a células que se expanden en todas las direcciones y se dividen de forma aleatoria.

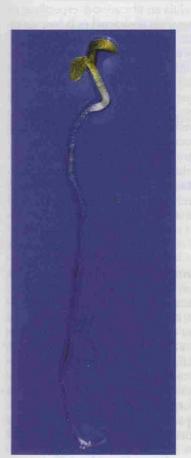
Morfogénesis y formación de patrones

El cuerpo de una planta es mucho más que un conjunto de células en división y en expansión. La morfogénesis es necesaria para que el desarrollo se realice de forma adecuada; esto es, las células deben estar organizadas en una disposición multicelular como tejidos y órganos. El desarrollo de estructuras específicas en ubicaciones específicas se denomina patrón de formación.

Muchos biólogos del desarrollo postulan que el patrón de formación está determinado por la información posicional, en forma de señales que indican de manera constante a cada célula su ubicación en la estructura en desarrollo. De acuerdo con esta idea, cada célula de un órgano en desarrollo responde a la información posicional de las células vecinas, diferenciándose en un tipo celular en particular. Los biólogos del desarrollo están acumulando evidencias que indican que los gradientes de moléculas específicas, por lo general, proteínas o mRNA, son los que dan información posicional. Por ejemplo, una sustancia que se difunde desde el meristema apical de un brote puede "informar" a las células ubicadas por debajo de éste de su distancia desde el extremo del brote. Es probable que las células calibren su posición radial dentro del órgano en desarrollo, detectando una segunda señal química que se irradia desde las células más externas. Los gradientes de estas dos sustancias serían suficientes para que ca-

Fig. 35-24. Orientación de la expansión de la célula vegetal. La célula vegetal en crecimiento se expande, sobre todo, por captación de agua. En una célula en crecimiento, las enzimas debilitan las uniones cruzadas de la pared celular y esto le permite a la célula expandirse a medida que el agua difunde dentro de la vacuola por ósmosis. Como se observa en estos dos ejemplos de distintas orientaciones, el crecimiento celular se orienta, por lo general, en el plano perpendicular a la orientación de las microfibrillas de celulosa de la pared. Las microfibrillas están embebidas en una matriz de otros polisacáridos (no de celulosa), algunos de los cuales forman las uniones cruzadas visibles en la microfotografía (MET). Los iones de hidrógeno secretados por la célula activan a las enzimas de la pared celular, que rompen las uniones cruzadas entre los polímeros. Esto hace que la pared se vuelva más laxa. De esta manera disminuye el control en la célula, que puede captar más agua y expandirse. Las pequeñas vacuolas, que acumulan la mayor parte del agua, se unen y forman una vacuola central.





(a) Plántula de tipo salvaje



(b) Plántula con mutación fass



(c) Planta con mutación fass madura

▲ Fig. 35-25. El mutante fass de Arabidopsis confirma la importancia de los microtúbulos citoplasmáticos en el crecimiento de la planta. El cuerpo redondeado del mutante fass se debe a que la orientación de la división y al alargamiento celular se producen aleatoriamente y no en la dirección del eje normal de la planta.

da célula pueda ubicarse en su posición en relación con los ejes longitudinal y radial del órgano en desarrollo. Esta idea de la difusión de señales químicas es una de las hipótesis que están evaluando los biólogos del desarrollo.

Un tipo de información posicional se asocia con la **polaridad**; o sea, las diferencias estructurales en los extremos opuestos de un organismo. Las plantas poseen un eje, con un extremo en la raíz y otro en los brotes. Esta polaridad es más obvia en las diferencias morfológicas, pero también se manifiesta en propiedades fisiológicas, como el movimiento unidireccional de la hormona auxina (véase el capítulo 39) y en la aparición de raíces y brotes adventicios en zonas donde se realiza un "corte". En un corte de un tallo se forman raíces adventicias en el extremo próximo a la raíz, y en un corte de una raíz se forman brotes adventicios en el extremo próximo al tallo.

La primera división del cigoto de una planta es asimétrica, y así comienza la polarización del cuerpo de la planta en brotes y raíces. Una vez inducida esta polaridad, es muy difícil invertir-la experimentalmente. Por lo tanto, el correcto establecimiento de la polaridad axial es un paso crítico en la morfogénesis de una planta. En el mutante *gnom* de *Arabidopsis*, el establecimiento de la polaridad es defectuoso. La primera división celular del cigoto es anormal porque es simétrica, y la planta resultante, de forma redondeada, no posee ni raíces ni hojas (fig. 35-26).

La morfogénesis en las plantas, al igual que en otros organismos multicelulares, se controla por genes reguladores llamados homeóticos que intervienen en muchos de los acontecimientos principales en el desarrollo del individuo, como la iniciación de la formación de un órgano (véase capítulo 21). Por ejemplo, el producto proteico del gen homeótico KNOTTED-1, que se encuentra en muchas especies de plantas, es importante para el desarrollo de la morfología de la hoja y para la producción de hojas compuestas. Si hay una sobreexpresión del gen KNOTTED-1 en una planta de tomates, las hojas compuestas de forma normal se vuelven "super-compuestas" (fig. 35-27).

▶ Fig. 35-26. Establecimiento de la polaridad axial. La planta de Arabidopsis (izquierda) presenta un extremo radicular y un extremo apical de brotes. En el mutante gnom (derecha), la primera división del cigoto no es asimétrica; en consecuencia, la planta tiene forma redondeada y carece de hojas y raíces. El defecto de los mutantes gnom se ha localizado en una incapacidad para transportar la hormona auxina de forma polar.



Expresión génica y control de la diferenciación celular

Lo fascinante de la diferenciación celular es el hecho de que las células de un organismo en desarrollo sintetizan distintas proteínas y tienen diferente estructura y función, aunque comparten el mismo genoma. La clonación de una planta completa, a partir de células somáticas, apoya la teoría de que el genoma de una célula diferenciada se mantiene intacto (véase figura 21-5). Una célula madura extraída de una raíz o de una hoja se puede desdiferenciar en un cultivo de tejido y dar origen a los distintos tipos celulares de la planta. Esto significa que debe poseer todos los genes necesarios para dar origen a cualquier tipo de célula vegetal. Por lo tanto, la diferenciación celular depende, en gran medida, del control de la expresión génica: la regulación de la transcripción y la traducción que conduce a la síntesis de proteínas específicas. Las células expresan en forma selectiva ciertos genes en momentos específicos durante su diferenciación. Una célula guardiana posee los genes que programan la autodestrucción del protoplasto de un elemento vascular, pero no expresa dichos genes. Un elemento de vaso del xilema expresa dichos genes, pero solo en un momento determinado de su diferenciación, una vez que la célula se ha alargado y ha producido su pared secundaria. Los investigadores han comenzado a descifrar los mecanismos moleculares que activan y desactivan a los genes específicos en momentos críticos durante el desarrollo de la célula (véanse los capítulos 19 y 21).

La diferenciación celular depende en gran medida de la información posicional, el sitio en que está situada una célula, en par-





▲ Fig. 35-27. Sobreexpresión de un gen homeótico en la formación de las hojas. KNOTTED-1 es un gen homeótico que participa en la formación de las hojas. Su sobreexpresión en las plantas de tomate produce hojas "supercompuestas" (derecha) comparadas con las hojas normales (izquierda).

ticular, en relación con otras células. Por ejemplo, en la epidermis de la raíz de Arabidopsis se forman dos tipos celulares distintos: células de los pelos radiculares y células epidérmicas que no poseen pelos. El destino de cada célula se asocia con la posición de las células epidérmicas. Las células epidérmicas inmaduras que están en contacto con dos células subyacentes de la corteza de la raíz se diferencian en células de los pelos radiculares, y las células epidérmicas inmaduras que están en contacto sólo con una célula cortical se diferencian en células maduras carentes de pelos. Es necesaria la expresión diferenciada de un gen homeótico llamado GLABRA-2 (del latín glaber, calvo) para la distribución adecuada de los pelos de la raíz. Los investigadores demostraron esto al acoplar el gen GLABRA-2 a un "gen informador" que hace que cada célula de la raíz que expresa al gen GLABRA-2 adquiera un color azul pálido después de un cierto tratamiento (fig. 35-28). El gen GLABRA-2, por lo general, se expresa solo en las células epidérmicas que no desarrollarán pelos radiculares. Si una mutación hace que el gen GLABRA-2 pierda su función, todas las células epidérmicas de la raíz desarrollarán pelos radiculares.

Localización y destino del desarrollo de una célula

En el proceso de formación de un órgano rudimentario, la diferenciación celular depende de patrones de división y de expansión celular que colocan a la célula en ubicaciones específicas en relación con otras. Así, la información posicional es la base de todos los procesos del desarrollo: crecimiento, morfogénesis y diferenciación. Un enfoque para el estudio de las relaciones entre estos procesos es el análisis clonal, en el cual se elabora un mapa de los linajes celulares (clones) derivados de cada célula en el meristema apical, a medida que se desarrollan los órganos. Los investigadores pueden hacer esto mediante el uso de radiación o de sustancias químicas que inducen mutaciones somáticas que alterarán el número de cromosomas, o bien marcando a una célula de modo de poder distinguirla de las células vecinas en el extremo del brote. El linaje de células derivadas por mitosis y división celular de la célula meristemática mutante estará también "marcado". Por ejemplo, una célula única en el meristema apical de un brote puede sufrir una mutación que impide la producción de clorofila. Esta célula y todas sus descendientes serán "albinas" y se verán como una hilera de células incoloras a lo largo del eje longitudinal del brote verde.

¿En qué momento se determina el destino del desarrollo de una célula según su posición en una estructura embrionaria? En cierto modo, el destino del desarrollo de las células en el extremo de un brote es predecible. Por ejemplo, el mapeo clonal ha demostrado que casi todas las células derivadas de las células meristemáticas externas pasan a formar parte del tejido dérmico. Sin embargo, no podemos señalar cuáles serán las células meristemáticas que darán origen a tejidos y órganos específicos. Los cambios aparentemente aleatorios en la velocidad y en los planos de división celular pueden reorganizar el meristema. Por ejemplo, las células más externas, por lo general, se dividen de forma perpendicular a la superficie del extremo del brote, y aumentan el número de células de la capa superficial. Pero, en algunas ocasiones, una de las células más externas se divide de forma paralela a la superficie del extremo del brote, y una célula hija queda ubicada debajo de la superficie, entre otras células derivadas de distintos linajes. Estas excepciones indican que las células meristemáticas no se dedican a formar tejidos y órganos específicos en etapas tempranas. La posición final de la célula en un determinado órgano es la que determina su último destino, quizás como

consecuencia de la información posicional.

Cuando las células epidérmicas rodean a una sola célula cortical, se expresa en forma selectiva el gen homeótico GLABRA-2 y estas células no desarrollarán pelos radiculares (en esta microfotografía óptica el color azul indica las células que expresan GLABRA-2).



▲ Fig. 35-28. Control de la diferenciación de un pelo radicular por un gen homeótico.

epidérmica está compuesto por células de la cofia de la raiz que se desprenderá a medida que comiencen a diferenciarse

los pelos radiculares.

Modificaciones en el desarrollo: cambios de fase

Los organismos pluricelulares, por lo general, atraviesan distintas fases en su desarrollo. En el ser humano, éstas son la lactancia, infancia, adolescencia y adultez. La pubertad es la línea divisoria entre las fases no reproductiva y reproductiva. Las plantas también atraviesan por distintas fases, comenzando con una fase juvenil, otra adulta vegetativa y, por último, una fase adulta reproductiva. En los animales, estos cambios en el desarrollo se producen en todo el organismo, por ejemplo, cuando una larva se desarrolla y se convierte en un animal adulto. En las plantas, por su parte, estos cambios se producen en una sola región, el meristema apical de los brotes. Los cambios morfológicos que surgen de estas transiciones en la actividad del meristema apical de un brote se llaman cambios de fase. Durante la transición de una fase juvenil a una fase adulta, los cambios morfológicos más obvios se observan en el tamaño y en la forma de la hoja (fig. 35-29). Una vez que el meristema apical establece nudos e internudos juveniles, éstos se mantienen incluso después de que el brote continúa alargándose y el meristema apical del brote ha pasado a la fase adulta. Por lo tanto, las hojas nuevas que se desarrollan en las ramas emergentes de las yemas axilares en los nudos juveniles también serán juveniles, aunque el meristema apical haya dado origen a nudos maduros durante años.

Los cambios de fase son ejemplos de la plasticidad del desarrollo de las plantas. La transición de hojas juveniles a hojas adultas es solo un tipo de cambio de fase. Otro ejemplo es la transición en la cabomba (véase figura 35-1) entre las hojas en forma de plumas sumergidas bajo el agua y las hojas flotantes en forma de abanico. Examinaremos a continuación un cambio de fase frecuente: la transición entre un meristema apical de un brote vegetativo y un meristema floral.

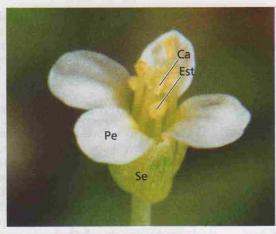
Control genético de la floración

La formación de flores implica un cambio de fase de un crecimiento vegetativo a un crecimiento reproductivo. Esta transición se desencadena gracias a una combinación de factores ambientales, como la duración de las horas del día, y señales internas, como las hormonas (en el capítulo 39 estudiaremos más acerca del control de la floración). A diferencia del crecimiento vegetativo, que es indeterminado, el crecimiento reproductivo es determinado: la producción de una flor en un meristema apical de un brote detiene el crecimiento primario de ese brote. La transición entre el crecimiento vegetativo y la floración se asocia con la activación de genes de identidad del meristema floral. Las proteínas producidas por estos genes son factores de transcripción que regulan a los genes necesarios para la conversión de los meristemas vegetativos indeterminados en meristemas florales determinados.

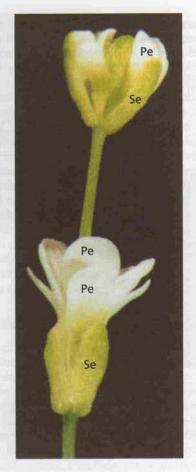
Cuando el meristema apical de un brote es inducido para producir flores, cada primordio de hoja que se forma se convertirá



▲ Fig. 35-29. Cambio de fase en el sistema de brotes de Acacia koa. Esta planta nativa de Hawai posee hojas compuestas jóvenes, formadas por muchos folíolos pequeños (foliólulos) y "hojas" maduras en forma de hoz (pecíolos muy modificados). Este follaje dual refleja un cambio de fase en el desarrollo del meristema apical de cada brote. En la fase vegetativa juvenil de un meristema apical, en cada nudo se desarrollan hojas compuestas. En la fase vegetativa adulta de un meristema apical se producen hojas en forma de hoz. Una vez que se forma un nudo se fija la fase del desarrollo, juvenil o adulta. Esto significa que las hojas compuestas no se convierten en "hojas" en forma de hoz.



(a) Flor normal de *Arabidopsis*. La flor de *Arabidopsis* posee cuatro verticilos: sépalos (Se), pétalos (Pe), estambres (Est) y carpelos (Ca).



(b) Flor anormal de Arabidopsis. Los

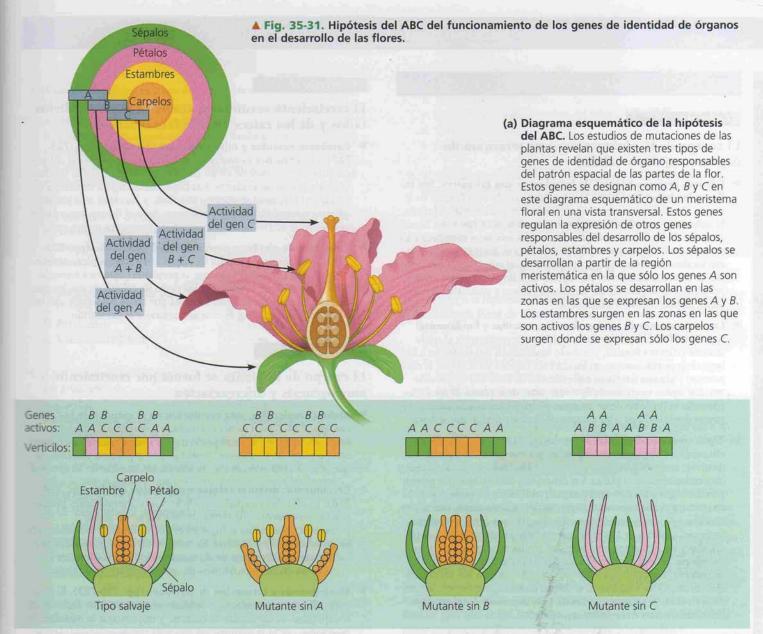
investigadores han identificado varias mutaciones en genes de identidad de órgano que provocan el desarrollo de flores anormales. Esta flor posee un juego de pétalos extra en lugar de estambres y una flor interna en el sitio normal de los carpelos.

▲ Fig. 35-30. Genes de identidad de órgano y patrones de formación en el desarrollo de las flores.

en un tipo específico de órgano floral en función de su posición relativa, estambres, carpelos, sépalos o pétalos (en la figura 30-7 se hace una revisión de la estructura básica de la flor). Vistos desde arriba, los órganos florales se desarrollan en cuatro círculos concéntricos o verticilos: los sépalos forman el cuarto círculo, el más externo; los pétalos forman el tercero; los estambres el segundo, y los carpelos el primero, el más interno. Los biólogos de plantas han podido identificar varios genes de identidad de órganos, que regulan el desarrollo de este patrón característico de las flores. Los genes de identidad de órganos, llamados también genes homeóticos de las plantas, codifican factores de transcripción. La información posicional determina qué genes de identidad de los órganos se expresarán en un primordio de un determinado órgano floral. Como resultado de esto, la hoja en desarrollo se convierte en un órgano floral específico, como un pétalo o un estambre. Del mismo modo que una mutación en un gen homeótico de la mosca de la fruta puede hacer que crezcan patas en lugar de antenas, una mutación en un gen de identidad de los órganos de una planta puede producir un desarrollo anormal de la floración, como pétalos en lugar de estambres, como se muestra en la figura 35-30.

Mediante la recolección y el estudio de mutantes con flores anormales, los investigadores han podido identificar y clonar tres clases de genes de identidad de los órganos florales, y han comenzado a determinar el modo de acción de estos genes. El modelo ABC de formación de la flor, que se exhibe en la figura 35-31a, identifica el modo en que estos genes dirigen la formación de los cuatro tipos de órganos florales. El modelo ABC propone que cada clase de genes de identidad de los órganos se activa en dos verticilos específicos del meristema floral. Normalmente, los genes A se activan en los dos círculos externos (sépalos y pétalos), los genes B se activan en los dos círculos del medio (pétalos y estambres), y los genes C se activan en los dos círculos internos (estambres y carpelos). Los sépalos se originan en las partes del meristema floral donde están activos solo los genes A, los pétalos en las zonas donde están activos los genes A y B, los estambres, en la zona donde están activos los genes B y C, y los carpelos en la zona donde están activos solo los genes C. El modelo ABC permite explicar los fenotipos de mutantes que carecen de actividad del gen A, B o C, con un agregado: la presencia de actividad del gen A inhibe al gen C y viceversa. Si falta A, C toma su lugar, y si falta C, A toma su lugar. En la figura 35-31b se muestran los patrones florales de mutantes que carecen de una de las tres clases de genes de identidad de órgano y se ilustra el modo en que este modelo explica los fenotipos florales. Mediante esta hipótesis y los experimentos diseñados para probarla, los investigadores tratan de rastrear la base genética del desarrollo de las plantas.

Al diseccionar una planta para examinar sus componentes, como hemos hecho en este capítulo, debemos recordar que la



(b) Vista lateral de flores con mutación de genes de identidad de órgano. Combinando el modelo que se muestra en la parte (a) con la regla que dice que si falta la actividad del gen A o C se manifiesta la

actividad del otro gen en los cuatro verticilos, podemos explicar los fenotipos de los mutantes que carecen de un gen de identidad de órgano funcional A, B o C.

planta funciona como un organismo integrado. En los siguientes capítulos veremos más acerca del modo en que las plantas vasculares transportan sustancias (capítulo 36), cómo obtienen sus nutrientes (capítulo 37), cómo se reproducen (capítulo 38, referido a las plantas con flores), y cómo se coordinan las distintas funciones de la planta (capítulo 39). Para comprender mejor el funcionamiento de las plantas, recordemos que la estructura se adapta a la función y que la anatomía y fisiología de la planta reflejan las adaptaciones evolutivas a los problemas de la vida en el medio terrestre.

Evaluación de conceptos

- ¿Cómo es posible que dos células de una misma planta tengan una estructura tan distinta aunque posean el mismo genoma?
- 2. Explique cómo una mutación fass en Arabidopsis produce una planta en forma redondeada en lugar de una planta alargada normal.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

×

Revisión del capítulo 35

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 35-1

El cuerpo de la planta posee una jerarquía de órganos, tejidos y células

- Los tres órganos básicos de las plantas son las raíces, los tallos y las hojas (pp. 713-716). Las raíces ayudan a la fijación de la planta, absorben y conducen agua y minerales y almacenan alimento. El sistema de brotes está formado por los tallos, las hojas y (en las angiospermas) las flores. Las hojas están unidas mediante el pecíolo a los nudos del tallo, que están separados por internudos. Las yemas axilares, localizadas en las axilas de los pecíolos y el tallo, tienen el potencial de extenderse como brotes vegetativos o florales. Los dos grupos principales de angiospermas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas, tienen distintos detalles anatómicos.
- Los tres sistemas de tejidos: dérmico, vascular y fundamental (pp. 716-717). El tejido dérmico (epidermis y peridermis), el tejido vascular (xilema y floema), y el tejido fundamental son continuos a lo largo de la planta, aunque, en los distintos órganos de la planta, la disposición y algunas funciones especializadas de estos tres tejidos difieren. Los tejidos vasculares integran las partes de la planta. El agua y los minerales se trasladan desde las raíces por el xilema. Los azúcares se exportan desde las hojas o los órganos de almacenamiento por el floema.
- Tipos comunes de células vegetales (p. 717). Las células del parénquima, células poco especializadas que mantienen la capacidad de dividirse, realizan la mayoría de las funciones metabólicas de síntesis y almacenamiento de la planta. Las células del colénquima, que poseen paredes engrosadas en forma desigual, sostienen a las partes jóvenes en crecimiento de la planta. Las células del esclerénquima –fibras y esclereidas— poseen paredes gruesas lignificadas que ayudan a sostener las partes maduras de la planta, que no están en crecimiento. Las traqueidas y los elementos vasculares, las células conductoras de agua del xilema, poseen paredes gruesas y son células muertas al alcanzar la madurez funcional. Los miembros del tubo criboso son las células que conducen los azúcares en el floema en las angiospermas. Son células vivas en su madurez funcional, pero dependen de los servicios de células vecinas acompañantes.

Concepto 35-2

Los meristemas generan células que dan origen a nuevos órganos

Los meristemas apicales alargan los brotes y las raíces por crecimiento primario. Los meristemas laterales aumentan la circunferencia de las plantas leñosas por crecimiento secundario (pp. 720-721).

Concepto 35-3

El crecimiento primario aumenta la longitud de las raíces y de los brotes

- Crecimiento primario de las raíces (p. 721-723). Los meristemas apicales producen células que continúan dividiéndose como células meristemáticas. En las raíces, el meristema apical se localiza cerca del extremo, donde regenera la cofia de la raíz.
- Crecimiento primario de los brotes (p. 723-724). El meristema apical de un brote se ubica en la yema terminal, donde da origen a una sucesión de internudos y nudos con hojas.

Concepto 35-4

El crecimiento secundario aumenta el grosor de los tallos y de las raíces en las plantas leñosas

- ▶ Cambium vascular y tejido vascular secundario (pp. 725-727). El cambium vascular se desarrolla a partir de células del parénquima y se convierte en un cilindro meristemático que produce xilema y floema secundarios. Las capas más antiguas de xilema secundario (duramen) se vuelven inactivas, y las capas más jóvenes (albura) continúan transportando agua. Solo el floema secundario más joven es activo en la conducción de nutrientes orgánicos.
- ▶ Cambium de corcho y producción del peridermo (pp. 727-728). El cambium de corcho da origen a la cubierta protectora secundaria del cuerpo de la planta, o peridermo, que está formado por el cambium de corcho más las capas de células de corcho que éste produce. La corteza está formada por todos los tejidos externos al cambium vascular: el floema secundario y el peridermo.



El cuerpo de la planta se forma por crecimiento, morfogénesis y diferenciación

- Biología molecular: una revolución en el estudio de las plantas (pp. 728-729). Las nuevas técnicas y sistemas de modelos, como Arabidopsis, están catalizando un progreso explosivo en nuestra comprensión de las plantas. Arabidopsis es la primera planta de la que se ha logrado determinar la secuencia completa de su genoma.
- Crecimiento: división celular y expansión celular (pp. 729-730). La división y expansión celulares son determinantes primarios del crecimiento y la forma de las plantas. La banda preprofásica determina el lugar en el que se formará una placa celular en una célula en división. La orientación del citoesqueleto también afecta a la dirección de alargamiento celular al controlar la orientación de las microfibrillas de celulosa en la pared celular.
- Morfogénesis y formación de patrones (pp. 730-732). El desarrollo de tejidos y órganos en localizaciones especificas depende de la capacidad de las células de detectar y responder a la información posicional, como la información asociada con la polaridad. Los genes homeóticos a menudo controlan la morfogénesis.
- Expresión génica y control de la diferenciación celular (p. 732). El desafío de la comprensión de la diferenciación celular consiste en explicar cómo las células con genomas idénticos divergen en distintos tipos celulares.
- Localización y destino del desarrollo de una célula (p. 732). La localización de una célula en un órgano en desarrollo determina su vía de diferenciación.
- ▶ Modificaciones en el desarrollo: cambios de fase (p. 733).

 Una planta puede cambiar de una fase de desarrollo a otra en respuesta a señales internas o ambientales, por ejemplo, del desarrollo de hojas juveniles al desarrollo de hojas maduras. Estos cambios morfológicos se denominan cambios de fase.
- Control genético de la floración (pp. 733-735). La investigación sobre los genes de identidad de órgano en las flores en desarrollo nos ofrece un importante sistema de modelo para el estudio de la formación de patrones. El modelo ABC de formación de la flor identifica el modo en que tres clases de genes de identidad de órgano controlan la formación de sépalos, pétalos, estambres y carpelos.

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de los siguientes pares de estructura y sistema de tejidos es incorrecto?
 - a. Pelos radiculares tejido dérmico.
 - b. Parénquima en empalizada tejido fundamental.
 - c. Célula guardiana tejido dérmico.
 - d. Célula acompañante tejido fundamental.
 - e. Traqueidas tejido vascular.
- 2. ¿En qué zona de crecimiento de una raíz es probable que un elemento vascular pierda su protoplasto?
 - a. Zona de división celular.
- c. Zona de maduración.
- b. Zona de elongación.
- d. Cofia de la raíz. e. Meristema apical.
- 3. La madera está formada por
 - a. Corteza.

d. Floema secundario.

b. Peridermo.

- e. Corcho.
- c. Xilema secundario.
- 4. ¿Cuál de los siguientes elementos no forman parte de la corteza de un árbol añoso?
 - a Corcho

- d. Xilema secundario.
- b. Cambium de corcho.
- e. Floema secundario.

- c. Lenticelas.
- 5. El cambio de fase de un meristema apical de la fase vegetativa juvenil a la fase vegetativa madura a menudo está señalizado por
 - a. Un cambio en la morfología de las hojas producidas.
 - b. La iniciación del crecimiento secundario.
 - c. La formación de raíces laterales.
 - d. Un cambio en la prientación de las bandas preprofásicas y de los microtúbulos citoplasmáticos en los meristemas laterales.
 - e. La activación de genes de identidad del meristema floral.
- 6. ¿Cuál de las siguientes estructuras se produce por actividad meriste
 - a. Xilema secundario.
 - b. Hojas.
 - c. Tricomas.
 - d. Tubérculos.
 - e. Todos los anteriores.
- 7. Si se podan los extremos de la "boca de dragón", la planta produce más flores que si se la deja crecer con normalidad. ¿Por qué al quitarle el extremo a la planta ésta produce más flores?
 - a. La eliminación del meristema apical produce una transición de la fase de desarrollo vegetativo al desarrollo floral.
 - b. La eliminación del meristema apical produce una desorganización en la división celular similar al mutante fass de Arabidopsis.
 - c. La eliminación del meristema apical permite transportar más nutrientes a los meristemas florales.
 - d. La eliminación del meristema apical produce el brote de yemas laterales que desarrollan nuevas ramas, que luego producirán flores.

- e. La eliminación del meristema apical permite que el peridermo produzca nuevas ramas laterales.
- es al xilema como ____ es al floema.
 - a. Célula del esclerénquima; célula del parénquima.
 - b. Meristema apical; cambium vascular.
 - c. Elemento de vaso: miembro del tubo criboso.
 - d. Corteza: médula.
 - e. Cambium vascular: cambium de corcho.
- 9. El tipo de célula madura en que se convertirá una célula vegetal embrionaria está determinado principalmente por:
 - a. La pérdida selectiva de genes.
 - b. La posición final de la célula en un órgano en desarrollo.
 - c. El patrón de migración de la célula.
 - d. La edad de la célula.
 - e. El linaje meristemático concreto de la célula.
- 10. En base a la hipótesis presentada en la figura 35-31, prediga la morfología floral de un mutante que carece de actividad de los ge
 - a. Carpelo-pétalo-pétalo-carpelo.
 - b. Pétalo-pétalo-pétalo.
 - c. Sépalo-sépalo-carpelo-carpelo.
 - d. Sépalo-carpelo-carpelo-sépalo.
 - e. Carpelo-carpelo-carpelo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La evolución de la estructura de una planta se puede explorar observando estrategias de crecimiento alternativas de plantas relacionadas en distintos ambientes. Darwin fue uno de los primeros que observó que muchas especies de plantas herbáceas de zonas continentales tienen parientes leñosos, arbóreos, en islas oceánicas remotas. En las islas hawaianas, por ejemplo, se pueden encontrar árboles de lobelias y plantas de violetas altas y leñosas. En América del Norte, estas plantas son pequeñas hierbas. Sugiera una hipótesis evolutiva para esta tendencia: ¿por qué es tan frecuente que árboles leñosos evolucionen a partir de ancestros herbáceos que colonizan islas remotas?

Problemas científicos

Explique en un párrafo por qué ciertos mutantes son tan útiles a los científicos que investigan la regulación del desarrollo de las plantas. En su párrafo debe incluir, por lo menos, un ejemplo específico.

Ciencia, tecnología y sociedad

Haga una lista de plantas y productos vegetales que utilizamos a diario. ¿Cómo utiliza usted estos productos vegetales? ¿Cree usted que en el último siglo ha aumentado o disminuido el número de plantas y productos vegetales que se utilizan en la vida diaria? ¿Cree usted que este número aumentará o disminuirá en el futuro? ¿por qué?

Transporte en las plantas vasculares



▲ Fig. 36-1. Sequoyas costeras (Sequoia sempervirens).

Conceptos clave

- **36-1** El transporte de sustancias en las plantas a diferentes distancias es impulsado por procesos físicos
- 36-2 Las raíces absorben agua y minerales del suelo
- **36-3** El agua y los minerales ascienden desde la raíz hasta los tallos a través del xilema
- **36-4** Los estomas ayudan a regular la tasa de transpiración
- **36-5** Los nutrientes orgánicos se translocan a través del floema

Panorama general

Vías para la supervivencia

as algas, antecesoras de las plantas, absorbían el agua, los minerales y el CO₂ directamente del agua en la que estaban sumergidas; ninguna de sus células estaban lejos de estos ingredientes. A su vez, las briofitas carecen de un sistema de transporte extenso, por lo que deben vivir en ambientes muy húmedos. En cambio, las plantas vasculares en el viaje evolutivo hacia el medio terrestre implicó la diferenciación del cuerpo de la planta en raíces y brotes. Las raíces absorben agua y minerales del suelo, y los brotes absorben luz y CO₂ atmosférico para realizar la fotosíntesis.

El xilema transporta agua y minerales desde las raíces hacia los brotes. El floema transporta hidratos de carbono desde el sitio en que se producen o almacenan hacia el sitio donde se utilizan para el crecimiento y el metabolismo. Este transporte, necesario para el funcionamiento de la planta como una unidad, puede producirse a grandes distancias. Por ejemplo, las hojas más altas de algunos árboles de sequoya de la costa están a más de 100 m de distancia de las raíces (fig. 36-1). ¿Qué es lo que le permite a una planta vascular conducir agua, minerales y nutrientes orgánicos a distancias tan largas? En este capítulo nos referiremos a los mecanismos responsables del transporte interno.

Concepto 36-1

El transporte de sustancias en las plantas a diferentes distancias es impulsado por procesos físicos

El transporte en las plantas vasculares se produce en tres escalas: 1) transporte de agua y solutos en las células individuales, como los pelos radiculares, 2) transporte de sustancias a corta distancia de una célula a otra a nivel de tejidos y órganos, como el transporte de azúcar desde las células fotosintéticas de la hoja hacia los tubos cribosos del floema, y 3) transporte a largas distancias en el xilema y el floema en toda la planta. En estos tres tipos de transporte participan múltiples procesos físicos. En la **figura 36-2** se resume el transporte a grandes distancias en una planta vascular.

Permeabilidad selectiva de membranas: revisión

En el capítulo 7 nos referimos al transporte de solutos y agua a través de las membranas biológicas. Aquí reexaminamos parte de este proceso de transporte en el contexto específico de la célula vegetal. La permeabilidad selectiva de la membrana plasmática de una célula vegetal controla el movimiento de solutos hacia dentro y fuera de la célula. Recordemos (capítulo 7) que estos solutos tienden a difundirse a favor de sus gradientes de concentración, y que la difusión a través de la membrana se denomina transporte pasivo porque se produce sin gasto directo de energía metabólica en la célula. El transporte activo es el bombeo de solutos a través de las membranas en contra de sus gradientes electroquímicos, es decir, los efectos combinados del gradiente de concentración del soluto y del voltaje (diferencia de cargas eléctricas) a través de la membrana. Se denomina "activo" porque la célula debe gastar energía, casi siempre en forma de ATP, para transportar un soluto "hacia arriba", en contra de la dirección neta de difusión del soluto.

4 Por medio de los estomas, las hojas incorporan CO₂ y expelen O₂. El CO₂ proporciona carbono para la fotosíntesis. Parte del O₂ producido por la fotosíntesis se utiliza para la respiración celular.

5 Los hidratos de carbono se producen por fotosíntesis en las hojas.

3 La transpiración o pérdida de agua a través de las hojas principalmente por los estomas), crea una fuerza dentro de las hojas que atrae la savia del xilema hacia arriba.

H₂O

Hidratos
de carbono

O₂

H₂O

Minerales

CO₂

O₂

CO₂

6 Los hidratos de carbono se transportan como savia del floema hacia las raíces y otras partes de la planta.

 Las raíces absorben agua y minerales disueltos del suelo.

2 El agua y los minerales se transportan hacia

arriba desde las raíces hacia los brotes como savia del xilema.

> Las raíces intercambian gases con los espacios de aire del suelo, incorporan O₂ y entregan CO₂. En la respiración celular, el O₂ se utiliza para la degradación de los hidratos de carbono.

▲ Fig. 36-2. Panorama del transporte de una planta vascular.

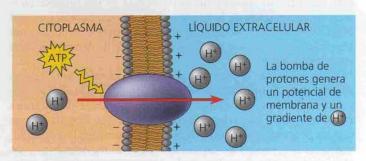
La mayoría de los solutos no pueden atravesar la bicapa lipídica de la membrana; deben pasar por medio de **proteínas** transportadoras embebidas en la membrana. Algunas proteínas transportadoras se unen de forma selectiva a un soluto en un lado de la membrana y liberan el soluto en el lado opuesto. Otras proteínas transportadoras proporcionan canales selectivos a través de la membrana. Por ejemplo, las membranas de la mayoría de las células vegetales poseen canales de potasio que permiten el paso de iones potasio (K+), pero no dejan pasar otros iones, como el sodio (Na+). En otro apartado de este capítulo veremos cómo funcionan los canales de K+ de las células guardianas en la apertura y cierre de los estomas. Algunos canales poseen compuertas que se abren o se cierran en respuesta a ciertos estímulos.

El papel fundamental de las bombas de protones

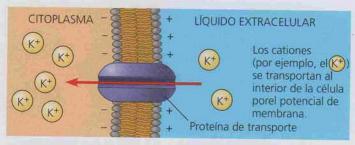
La proteína más importante que participa en el transporte activo en la membrana plasmática de las células vegetales es la bomba de protones, que utiliza energía en forma de ATP para bombear iones de hidrógeno (H+) fuera de la célula. Esto produce un gradiente de protones con mayor concentración de H+ fuera de la célula que dentro de ella (fig. 36-3). Este gradiente es una forma de energía potencial (almacenada) pues los iones hidrógeno tienden a difundirse "hacia abajo", es decir, hacia dentro de la célula, y este "flujo" de H+ se puede aprovechar para realizar trabajo. La bomba de protones mueve cargas positivas, en

forma de H+, hacia fuera de la célula, y, de este modo, contribuye también al voltaje conocido como **potencial de membrana**, una separación de cargas opuestas a través de la membrana. La bomba de protones hace que el interior de la célula vegetal tenga carga negativa con respecto al exterior. Este voltaje se denomina potencial de membrana porque la separación de las cargas es una forma de energía potencial que la célula puede aprovechar para realizar trabajo.

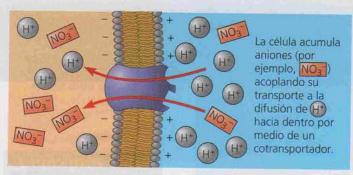
Las células vegetales utilizan la energía almacenada en el gradiente de protones y en el potencial de membrana para guiar el transporte de muchos tipos de solutos diferentes. Por ejemplo, el potencial de membrana generado por las bombas de protones



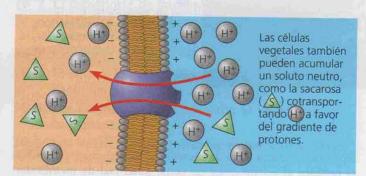
▲ Fig. 36-3. La bomba de protones proporciona energía para el transporte de solutos. Al bombear H+ hacia fuera de la célula, la bomba de protones produce un gradiente de H+ y una separación de cargas llamada potencial de membrana. Estas dos formas de energía potencial pueden utilizarse para impulsar el transporte de solutos.



(a) Potencial de membrana y captación de cationes



(b) Cotransporte de aniones



(c) Cotransporte de un soluto neutro

▲ Fig. 36-4 Transporte de solutos en las células vegetales.

contribuye a la captación de K⁺ en las células de la raíz (**fig. 36-4a**). Mediante el mecanismo llamado cotransporte, una proteína transportadora acopla el paso hacia abajo de un soluto (H⁺) con el paso hacia arriba de otro (NO₃, en el caso de la **figura 36-4b**). El efecto de arrastre del cotransporte es responsable también de la captación de la sacarosa por parte de la célula vegetal (**fig. 36-4c**). Una proteína de membrana cotransporta sacarosa con el H⁺ que se mueve a favor del gradiente de concentración a través de la misma.

El papel de las bombas de protones en el transporte es una aplicación de la quimioósmosis (véase figura 9-15). La característica clave de la quimioósmosis es un gradiente de protones transmembrana, que relaciona los procesos que liberan energía con los procesos que consumen energía en la célula. Por ejemplo, como hemos visto en los capítulos 9 y 10, las mitocondrias y los cloroplastos utilizan gradientes de protones generados por cadenas transportadoras de electrones (que liberan energía) para guiar la síntesis de ATP (que consume energía). Las ATP sintetasas que acoplan la difusión de H+ con la síntesis de ATP durante la respiración celular y la fotosíntesis funcionan de manera simi-

lar a las bombas de protones en las células vegetales. Pero, a diferencia de las ATP sintetasas, la bomba de protones funciona hacia atrás, utilizando la energía del ATP para bombear H+ en contra de su gradiente de concentración. En ambos casos, los gradientes de protones permiten que un proceso guíe al otro.

Efectos de las diferencias en el potencial de agua

Para sobrevivir, las plantas deben equilibrar la captación y la pérdida de agua. La captación o pérdida neta de agua en la célula se produce por **ósmosis**, transporte pasivo de agua a través de la membrana (véase figura 7-12). ¿Cómo podemos predecir la dirección de la ósmosis si una célula está rodeada por una solución determinada? En el caso de una célula animal, si la membrana plasmática es impermeable a los solutos, es suficiente con saber si la solución extracelular tiene mayor o menor concentración de soluto en relación a la célula. El agua se trasladará por ósmosis desde la solución con menor concentración de soluto hacia la solución con mayor concentración de soluto. Pero la célula vegetal posee una pared celular que agrega otro factor a la ósmosis: la presión física. Los efectos combinados de la concentración de soluto y de la presión física se incorporan en una medición llamada **potencial de agua**, que se abrevia con la letra griega psi (ψ).

El potencial de agua determina la dirección del movimiento del agua. Lo más importante que se debe recordar es que el agua libre, no unida a ningún soluto ni a ninguna superficie, se traslada desde una zona de mayor potencial de agua hacia una zona de menor potencial de agua si no existe ninguna barrera que la frene. Por ejemplo, si una célula vegetal está inmersa en una solución que tiene un mayor potencial de agua que la célula, la célula captará agua y se hinchará. Al moverse, el agua realiza un trabajo, como es la expansión de la célula. El "potencial" contenido en el potencial de agua es la energía potencial del agua —la capacidad del agua para realizar trabajo al moverse desde una región de mayor ψ a una región de menor ψ . El potencial de agua es un caso especial de la tendencia general de los sistemas a cambiar espontáneamente a un estado de menor energía libre (véase figura 8-5).

Los biólogos vegetales miden ψ en unidades de presión llamadas **megapascales** (que se abrevian como **MPa**). Los físicos le asignan valor cero al potencial de agua del agua pura en un recipiente abierto a la atmósfera (ψ = 0 MPa) en condiciones estándar (a nível del mar y a temperatura ambiente). Un MPa es igual a 10 atmósferas de presión (una atmósfera es la presión que ejerce a nível del mar una columna imaginaria de aire que se extiende por toda la altura de la atmósfera, cerca de 1 kg de presión por centímetro cuadrado). Algunos ejemplos nos darán una idea de la magnitud de un megapascal: nuestros pulmones ejercen menos de 0,1 MPa. El neumático de un coche se infla a unos 0,2 MPa. La presión del agua de las cañerías de una casa es de alrededor de 0,25 MPa. La mayoría de las células vegetales, en cambio, tienen una presión aproximada de 1 MPa.

Cómo afectan los solutos y la presión al potencial de agua

La presión y la concentración de solutos afectan al potencial de agua, como se expresa en la siguiente ecuación del potencial de agua:

$$\Psi = \Psi_S + \Psi_P$$

donde ψ es el potencial de agua, ψ_s es el potencial del soluto

(potencial osmótico) y ψ_{p} es el potencial de presión.

El potencial del soluto (ψ_s) de una solución es proporcional al número de moléculas del soluto disueltas. El potencial del soluto también se llama potencial osmótico porque el soluto afecta a la dirección de la ósmosis. Un soluto puede ser cualquier tipo de sustancia química disuelta. Por definición, el ψ_s del agua pura es cero. ¿Qué ocurre cuando se agrega un soluto al agua pura? Los solutos se unen a las moléculas de agua, y disminuyen el número de moléculas de agua libre y la capacidad del agua de realizar un trabajo. Así, al agregar un soluto, siempre disminuye el potencial de agua, y el ψ_s de una solución es siempre negativo. Por ejemplo, una solución 0,1 molar (0,1 M) de un azúcar, tiene un ψ_s de -0,23 MPa.

El potencial de presión (ψ_p) es la presión física que se ejerce sobre una solución. A diferencia del ψ_s , el ψ_p puede ser positivo o negativo. Por ejemplo, el agua en las células muertas del xilema de una planta que transpira a menudo tiene una presión (tensión) negativa menor de -2 MPa. Por el contrario, como el aire contenido en un globo, el agua en las células vivas, por lo general, está bajo presión positiva. El contenido celular presiona la membrana plasmática contra la pared celular y produce lo que se

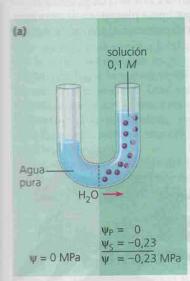
llama presión de turgencia.

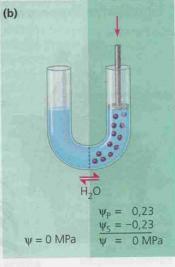
Análisis cuantitativo del potencial de agua

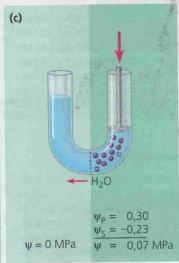
Hemos presentado la ecuación del potencial de agua y sus componentes. Ahora veremos cómo se utiliza. En primer lugar observaremos el movimiento de agua en un sistema artificial. Luego aplicaremos la ecuación a una célula vegetal viva.

El modelo artificial representado en la **figura 36-5** muestra el movimiento del agua dentro de un tubo en forma de U que tieuna membrana que separa sus dos brazos. La membrana es permeable al agua pero no a los solutos. ¿Qué ocurre si llenamos el brazo derecho del tubo con una solución 0,1 M (ψ_s = -0,23 MPa) y el brazo izquierdo con agua pura (ψ_s = 0)? En ausencia de presión física (esto es, cuando $\psi_s = 0$), el potencial de agua ψ será igual a ψ_s . Así, el ψ del brazo izquierdo del tubo (agua pura) será 0, mientras que el ψ del brazo derecho será -0,23 MPa. El agua siempre se mueve desde una zona de mayor potencial de agua hacia una zona de menor potencial de agua; por lo tanto, el movimiento neto de agua en este caso será desde el brazo izquierdo del tubo hacia el brazo derecho (fig. 36-5a). Pero si aplicamos ahora una presión física de +0,23 MPa a la solución del brazo derecho, aumentaremos su potencial de agua de un valor negativo a 0 MPa ($\psi = -0.23 + 0.23$). Ahora no habrá flujo neto entre esta solución presurizada y el compartimento de agua pura (fig. 36-5b). En realidad, al aumentar ψ_P a +0,30 MPa, la solución tendrá un potencial de agua de +0.07 MPa ($\psi = -0.23$ + 0,30), y esta solución cederá agua hacia el compartimento que contiene agua pura (fig. 36-5c). Por último, imaginemos que utilizamos un pistón para tirar el agua pura hacia arriba, en lugar de empujar la solución hacia abajo. Una presión (tensión) negativa de -0,30 MPa en el compartimento del agua será suficiente para atraer agua de la solución que tiene un potencial de agua de -0,23 MPa (fig. 36-5d). Una vez más, tengamos en cuenta el punto clave: el agua se mueve desde la zona de mayor potencial de agua hacia la zona de menor potencial de agua.

Consideremos ahora cómo el potencial de agua afecta a la captación y pérdida de agua en las células vegetales. Imaginemos en primer lugar una célula **fláccida** con una ψ_P de 0. Supongamos que esta célula fláccida se coloca en una solución de mayor concentración de soluto (potencial de soluto más negativo) que la célula **(fig. 36-6a)**. El potencial de agua de la solución externa es menor (más negativo), por lo tanto, el agua saldrá de la célula por ósmosis, y el protoplasto de la célula sufrirá **plasmólisis**, o se encogerá y se alejará de la pared. Coloquemos ahora la misma célula fláccida en agua pura (ψ = 0) **(fig. 36-6b)**. El poten-







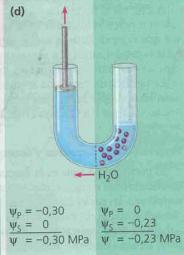
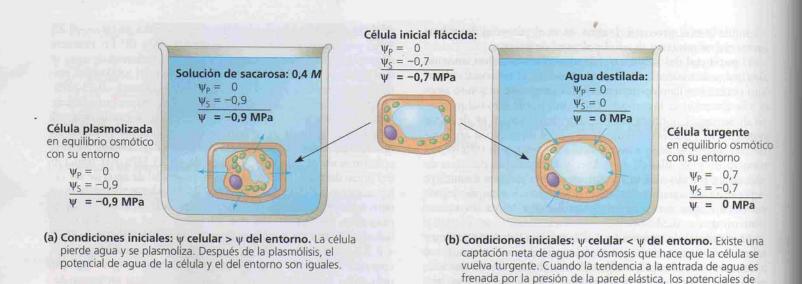


Fig. 36-5. Potencial de agua y movimiento de agua: modelo artificial. En esta parato en forma de U, una membrana de permeabilidad selectiva separa al agua pura de una solución 0,1 M que contiene un soluto particular que no puede atravesar libremente la membrana. El agua atraviesa una membrana de permeabilidad selectiva

desde el sitio de mayor potencial de agua hacia el sitio de menor potencial. El potencial de agua (ψ) del agua pura a presión atmosférica es de 0 MPa. Si conocemos los valores del potencial de presión (ψ_p), y del potencial del soluto (ψ_s), podemos calcular el potencial de agua: $\psi = \psi_p + \psi_s$. Los valores de y y de ψ_s en el brazo izquierdo y en el

brazo derecho del tubo en U están en las condiciones *iniciales*, antes de cualquier movimiento neto de agua. (a) El agregado de solutos disminuye el potencial de agua (a un valor negativo). (b, c) La aplicación de una presión física aumenta el potencial de agua. (d) Una presión negativa (tensión) disminuye el potencial de agua.



▲ Fig. 36-6. Relaciones del agua en la célula vegetal. En estos experimentos, dos células idénticas, inicialmente fláccidas, son colocadas en dos ambientes diferentes (los protoplastos de las células fláccidas están en contacto con la pared celular pero carecen de presión de turgencia) las flechas azules indican la dirección del movimiento neto de agua.

cial de agua de la célula es menor que el del agua pura por la presencia de solutos, y el agua entra en la célula por ósmosis. El contenido de la célula comienza a hincharse y presiona la membrana plasmática contra la pared celular, produciendo una presión de turgencia. La pared parcialmente elástica empuja en contra de la célula presurizada. Cuando la presión de la pared es suficiente para contrarrestar la tendencia del agua a entrar en la célula por la presencia de solutos en el interior, entonces ψ_P y ψ_S se igualan y ψ = 0. Esto iguala el potencial de agua del medio extracelular —en este ejemplo, 0 MPa. Se ha alcanzado un equilibrio dinámico y no hay más movimiento *neto* de agua.

A diferencia de lo que ocurre con una célula fláccida, una célula con pared celular que tiene una concentración de soluto mayor que el medio que la rodea, es **turgente**, o muy firme. Las células vegetales sanas son turgentes gran parte del tiempo. La turgencia contribuye al soporte en las partes no leñosas de la planta. La pérdida de turgencia se puede observar cuando la planta se **marchita**, donde las células se vuelven fláccidas y las hojas y tallos se inclinan hacia abajo (**fig. 36-7**).

Proteinas de acuaporina y transporte de agua

El potencial de agua es la fuerza que mueve el agua a través de las membranas de las células vegetales; pero, ¿cómo atraviesan la membrana las moléculas de agua? Las moléculas de agua son tan pequeñas que se mueven libremente a través de la bicapa lipídica, aunque la zona central sea hidrófoba (véase figura 7-2). El transporte de agua mediante membranas biológicas, sin embargo, es demasiado específico y rápido para que se pueda explicar sólo por difusión a través de la bicapa lipídica. En realidad, el agua atraviesa el fonoplasto (o membrana vacuolar) y la membrana plasmática por medio de proteínas transportadoras llamadas acuaporinas (véase capítulo 7). Estos canales selectivos no afectan el gradiente de potencial de agua o la dirección del flujo del agua, pero sí la velocidad de difusión del agua a favor de su gradiente de potencial. Según las evidencias, la velocidad del movimiento del agua a través de estas proteínas está regulada por la fosforilación de las pro-

teínas de acuaporina inducida por cambios en segundos mensajeros, como iones de calcio (Ca^{2+}).

agua de la célula y de su entorno se igualan. (El cambio de volumen de la célula está exagerado en este diagrama.)

Tres compartimentos principales de las células vegetales con vacuolas

El transporte también se regula por la estructura de compartimentos de las células vegetales. Rodeando al protoplasto está la pared celular que ayuda a mantener la forma de la célula (véase figura 6-9). Sin embargo, la membrana plasmática de permeabilidad selectiva la que controla directamente el tráfico de molécu-



▲ Fig. 36-7. Una planta de *Impatiens* (alegría del hogar) que recupera su turgencia después de ser regada.

las hacia dentro y fuera del protoplasto. La membrana plasmática es una barrera entre dos compartimentos principales: la pared celular y el citosol (la parte del citoplasma contenida dentro de la membrana plasmática pero fuera de los orgánulos intracelulares). La mayoría de las células vegetales maduras poseen un tercer compartimento, la vacuola, un gran orgánulo que puede ocupar hasta el 90% o más del volumen del protoplasto (fig. 36-8a). La membrana vacuolar, o tonoplasto, regula el movimiento de moléculas entre el citosol y el contenido vacuolar, llamado savia celular. Su bomba de protones expele H+ desde el citosol hacia la vacuola. El gradiente de pH resultante se utiliza para trasladar iones a través de la membrana vacuolar por quimioósmosis.

En la mayoría de los tejidos vegetales, las paredes celulares y el citosol son continuos entre una célula y otra. Los plasmodesmos conectan los compartimentos citosólicos de las células vecinas, y forman una vía continua para el transporte de ciertas moléculas entre las células. Esta continuidad del citoplasma se denomina simplasto (fig. 36-8b). La continuidad de las paredes celulares y los espacios extracelulares se llama apoplasto. El tercer compartimento celular, la vacuola, no se comparte con las cé-

lulas vecinas.

Funciones del simplasto y del apoplasto en el transporte

¿Cómo se trasladan el agua y los solutos desde una ubicación a otra dentro de los tejidos y órganos de la planta? Por ejemplo, ¿qué mecanismos transportan agua y minerales desde los pelos radiculares hasta el cilindro vascular de la raíz? Este

transporte a corta distancia se denomina transporte lateral, porque su dirección usual es a lo largo del eje radial de los órganos de la planta, y no en dirección longitudinal.

Este transporte se lleva a cabo por tres vías (véase figura 36-8b). En la primera vía, las sustancias salen de una célula, atraviesan la pared celular y entran en la célula vecina, que luego pasa las sustancias hacia la siguiente célula por el mismo mecanismo. Esta vía transmembrana requiere el cruce repetido de las membranas plasmáticas, a medida que los solutos salen de una célula y entran en la siguiente.

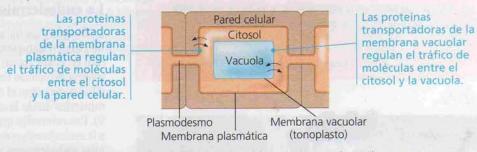
La segunda vía, a través del simplasto, la continuidad del citosol dentro de un tejido vegetal, requiere un solo cruce de una membrana plasmática. Después de entrar en una célula, los solutos y el agua pueden moverse de una célula a otra a través de los plasmodesmos.

La tercera vía de transporte a corta distancia dentro de un tejido u órgano vegetal es a través del apoplasto. Esta vía está formada por paredes celulares y espacios extracelulares. Sin entrar en el protoplasto, el agua y los solutos pueden moverse desde una ubicación a otra en la raíz o en otro órgano por la continuidad de las paredes celulares

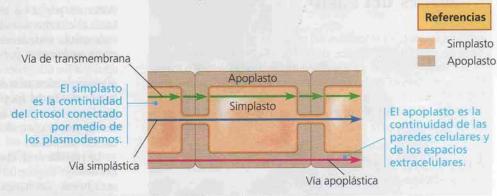
El flujo de masa en el transporte a larga distancia

La difusión en una solución es bastante eficaz para el transporte en las distancias de las dimensiones celulares (menos de 100 μm), pero es demasiado lento para el transporte a largas distancias dentro de la planta. Por ejemplo, la difusión de un extremo a otro de la célula tarda unos segundos, pero la difusión desde las raíces hasta el extremo superior de una sequoya gigante tardaría varias décadas. El transporte a larga distancia se produce por flujo de masa o flujo por presión, que es el movimiento de un líquido debido a la presión. En el flujo de masa, el agua y los solutos se mueven a través de las traqueidas y los vasos del xilema y a través de los tubos cribosos del floema. En el floema, por ejemplo, la carga de hidratos de carbono genera una elevada presión positiva en un extremo del tubo criboso, y fuerza el movimiento de la savia hacia el extremo opuesto del tubo. En el xilema, la tensión (presión negativa) es la que guía el transporte a largas distancias. La transpiración, la evaporación de agua en las hojas, reduce la presión en el xilema de las hojas. Esto crea una tensión que impulsa la savia del xilema desde las raíces hacia arriba.

En un conducto de desagüe, en parte obstruido, el volumen del flujo dependerá del diámetro interno del conducto. La obstrucción disminuye el flujo porque reduce el diámetro efectivo del conducto. Estas experiencias caseras nos ayudan a entender cómo las estructuras inusuales de las células vegetales especializadas en el flujo de masa, los miembros del tubo criboso del floema y las traqueidas y elementos del vaso del xilema, se adaptan a su función. En el capítulo 35 vimos que el citoplasma de los



(a) Compartimentos celulares. La pared celular, el citosol y la vacuola son los tres compartimentos principales de la mayoría de las células vegetales maduras.



(b) Vías de transporte entre las células. A nivel tisular, existen tres vías: transmembrana, simplástico y apoplástico. Las sustancias pueden transferirse de una vía a la otra.

▲ Fig. 36-8. Compartimentos de la célula y vías de transporte a corta distancia.

miembros del tubo criboso está casi desprovisto de orgánulos internos y que las traqueidas maduras y los elementos del vaso, que son células muertas, no poseen citoplasma. Como ocurre al destapar el drenaje de la cocina, la pérdida de citoplasma en la "tubería" de la planta permite un flujo de masa más eficiente a través del xilema y floema. Las paredes terminales perforadas de los elementos del varo y las placas porosas que conectan a los miembros del tubo criboso, también aumentan el flujo de masa (véase figura 35-9).

Tenemos un panorama de los mecanismos básicos de transporte a nivel de las células, de los tejidos y de toda la planta. Ahora veremos más de cerca cómo funcionan estos mecanismos en conjunto. Por ejemplo, el flujo de masa debido a diferencias de presión es el mecanismo de transporte a larga distancia de la savia del floema, pero el transporte activo de azúcar a nivel celular es el que mantiene esta diferencia de presión. Las cuatro funciones de transporte que estudiaremos con mayor detalle son la absorción de agua y minerales en la raíz, el ascenso de la savia del xilema, el control de la transpiración y el transporte de nutrientes orgánicos en el floema.

Evaluación de conceptos 🎜 🖰 🦰



- Algunos campesinos en todo el mundo riegan los cultivos utilizando agua subterránea, que tiene una concentración más o menos alta de sales disueltas. ¿Cómo podría afectar esta práctica al potencial de agua de los cultivos?
- 2. Si una célula vegetal inmersa en agua destilada posee un ψ_S de -0.7 MPa y un ψ de 0 MPa ¿cuál es su ψ_P ? Si ponemos la misma célula en un vaso de precipitación abierto que contiene una solución con un ψ de -0.4 MPa ¿cuál será el ψ_P de la célula en el equilibrio?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 36

Las raíces absorben agua y minerales del suelo

El agua y las sales minerales del suelo entran en la planta a través de la epidermis de la raíz, atraviesan la corteza de la raíz, pasan al cilindro vascular y luego fluyen por las traqueidas y los vasos hacia el sistema de brotes. En esta sección nos ocupamos del transporte a corta distancia entre las células del suelo y las vías del xilema. Es conveniente observar la **figura 36-9** a medida que lea la sección para comprender mejor el tema.

El papel de los pelos radiculares, las micorrizas y las células corticales

Gran parte de la absorción de agua y minerales se produce cerca de los extremos de la raíz, donde la epidermis es permeable al agua. En esta zona se sitúan los pelos de la raíz, que son extensiones de las células epidérmicas que representan gran par-

te de la superficie de absorción de las raíces (véase figura 35-12). Las partículas del suelo, por lo general, rodeadas de agua y minerales disueltos, se adhieren con fuerza a los pelos radiculares. La solución del suelo fluye hacia las paredes hidrófilas de las células epidérmicas y atraviesa libremente el apoplasto hacia la corteza. Esto expone a los simplastos de todas las células de la corteza a la solución de suelo, y proporciona una superficie de membrana mucho mayor que el área superficial de la epidermis sola.

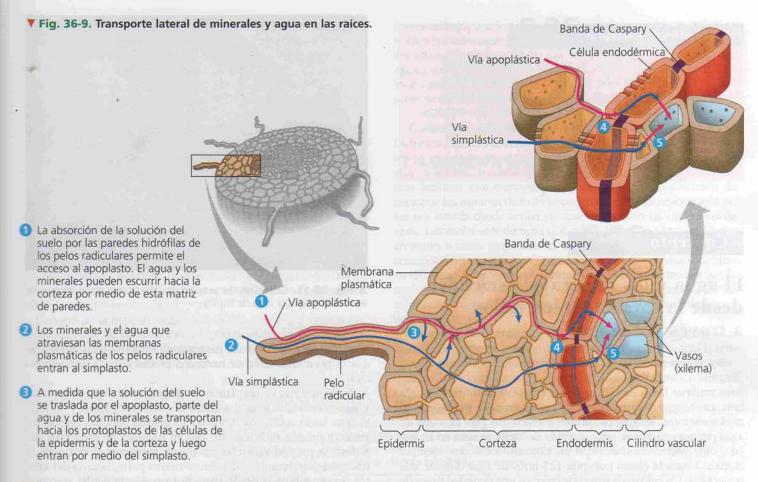
Al trasladarse la solución de suelo por el apoplasto en las raíces, las células de la epidermis y de la corteza captan agua y ciertos solutos hacia el simplasto. Aunque la solución del suelo, normalmente, está muy diluida, el transporte activo permite a las raíces acumular minerales esenciales, como el K+, en concentraciones cientos de veces mayores que las del suelo.

La mayoría de las plantas establecen relaciones de beneficio mutuo con hongos, que facilitan la absorción de agua y minerales del suelo. Las raíces y los hongos forman micorrizas, estructuras simbióticas formadas por la raíz de la planta unida a las hifas o filamentos del hongo (fig. 36-10). Las hifas absorben agua y minerales seleccionados, y transfieren gran parte de estos elementos a la planta huésped. En el capítulo 37 resaltamos el papel de las micorrizas en la nutrición de las plantas, y en el capítulo 31 mostramos las características de los hongos que participan de estas relaciones mutualistas. Es importante comprender aquí que el micelio (red de hifas) del hongo aporta a la micorriza, y por consiguiente a las raíces de la planta, una enorme superficie de absorción. De cada centímetro a lo largo de la raíz pueden extenderse hasta 3 m de hifas, y así alcanzan un volumen de suelo mucho mayor que el que podría penetrar la raíz por sí sola. Las micorrizas permiten que zonas más antiguas de las raíces, alejadas de su extremo, puedan absorber agua y minerales para la planta.

La endodermis: un centinela selectivo

El agua y los minerales del suelo que entran a la corteza de la raíz no pueden transportarse hacia el resto de la planta hasta que no entran en el xilema del cilindro vascular. La endodermis, la capa más interna de células de la corteza de la raíz, rodea al cilindro vascular y funciona como el último puesto de control en el paso selectivo de minerales desde la corteza hacia el tejido vascular (véase figura 36-9). Los minerales que se encuentran en el simplasto, cuando llegan a la endodermis continúan a través de los plasmodesmos de las células endodérmicas y entran en el cilindro vascular. Estos minerales ya atravezaron la membrana selectiva antes de entrar en el simplasto de la epidermis o de la corteza. Los minerales que llegan a la endodermis por la vía del apoplasto encuentran bloqueado su paso hacia el cilindro vascular. En las paredes transversales y radiales de cada célula endodérmica se encuentra la banda de Caspary, un cinturón formado por suberina, un material céreo impermeable al agua y a los minerales disueltos. De este modo, el agua y los minerales no pueden atravesar la endodermis y entrar en el tejido vascular por medio del apoplasto. El único modo en que el agua y los minerales pueden pasar esta barrera es atravesar la membrana plasmática de una célula endodérmica y entrar el cilindro vascular por medio del simplasto.

La endodermis, con su banda de Caspary asegura que los minerales no lleguen al tejido vascular de la raíz sin atravesar la membrana plasmática de permeabilidad selectiva. Si los minerales no ingresan en el simplasto de las células de la epidermis o de la corteza, deben entrar en las células endodérmicas o ser excluidos del tejido vascular. La endodermis también evita que los solutos que se acumulan en la savia del xilema se escurran de nuevo hacia la solución del suelo. La estructura de la endodermis y



- En las paredes transversales y radiales de cada célula endodérmica se encuentra la banda de Caspary, un cinturón de material céreo (banda violeta) que bloquea el paso de agua y minerales disueltos. Sólo los minerales que ya se encuentran en el simplasto o que están entrando en esta vía, atravesando la membrana plasmática de una célula endodérmica, son los que pueden desviarse de la banda de Caspary y entrar en el cilindro vascular
- 5 Las células endodérmicas y las células parenquimatosas del cilindro vascular descargan agua y minerales en sus paredes (apoplasto). Los vasos del xilema transportan el agua y los minerales hacia arriba al sistema de brotes.

su ubicación estratégica en la raíz se adapta a su función como centinela en el límite entre la corteza y el cilindro vascular, función que contribuye a la capacidad de las raíces para transportar ciertos minerales de forma preferente desde el suelo hacia el xilema.

El último segmento en la vía del suelo al xilema es el paso de agua y minerales hacia las traqueidas y los elementos vasculares del xilema. Estas células conductoras de agua carecen de protoplastos en su madurez y, por lo tanto, forman parte del apoplasto. Las células endodérmicas, al igual que las células parenquimatosas del cilindro vascular, mueven minerales desde el protoplasto hacia sus paredes celulares. La difusión y el transporte activo participan en esta transferencia de solutos desde el simplasto hacia el apoplasto y, aquí, el agua y los minerales pueden entrar libremente a las traqueidas y a los vasos. El agua y los nutrientes minerales que se trasladan desde el suelo hacia el xilema de la raíz se transportan en dirección ascendente hacia el sistema caulinar como savia del xilema.



▲ Fig. 36-10. Micorrizas, asociaciones simbióticas entre hongos y raíces. El micelio blanco del hongo rodea a estas raíces de un árbol de pino. Las hifas del hongo proporcionan una extensa superficie de absorción de agua y minerales.

Evaluación de conceptos

- ¿Por qué al ser rociado un cultivo con un fungicida puede desarrollar una deficiencia grave de fosfatos?
- 2. Un científico agrega un inhibidor de la fotosíntesis soluble en agua a las raíces de una planta. Sin embargo, al hacer esto no se afecta la fotosíntesis. ¿Por qué?

Véanse las respuestas en el Apendice A.

Concepto 36-3

El agua y los minerales ascienden desde la raíz hasta los tallos a través del xilema

Nos referiremos aquí al transporte de la savia del xilema a larga distancia. La savia fluye hacia arriba desde las raíces por todo el sistema caulinar hasta las haces vasculares que se ramifican en cada hoja. Las hojas dependen de este eficiente sistema de transporte para el suministro de agua. Las plantas pierden una gran cantidad de agua por **transpiración**, o sea, pérdida de vapor de agua en las hojas y otras partes aéreas de la planta. Consideremos como ejemplo al maíz. Una sola planta transpira 125 litros de agua durante una temporada. Un cultivo de maíz que crece en una densidad típica de 75 000 plantas por hectárea transpira casi 10 millones de litros (10 millones de kg) de agua por hectárea en cada temporada. Si el agua transpirada no fuera reemplazada por agua transportada desde las raíces hacia arriba, las hojas se marchitarían y la planta moriría. El flujo ascendente arriba de la savia del xilema también lleva nutrientes minerales hacia el sistema de brotes.

Factores que afectan al ascenso de la savia del xilema

La savia del xilema se eleva a alturas mayores de 100 m en los árboles más altos. ¿Es *empujada* desde las raíces o es *atraída* por las hojas? Evaluemos las contribuciones relativas de estos dos mecanismos posibles.

La savia del xilema es empujada hacia arriba: presión de la raíz

Durante la noche, cuando el transporte es muy bajo o nulo, las células de la raíz continúan bombeando iones minerales hacia el xilema del cilindro vascular. Mientras tanto, la endodermis ayuda a evitar que los iones salgan fuera de la raíz. La acumulación de minerales disminuye el potencial de agua en el cilindro vascular. El agua fluye hacia dentro desde la corteza de la raíz, y genera una **presión radicular**, que empuja la savia del xilema hacia arriba. Por la presión radicular, a veces, entra más agua en las hojas de la que se pierde por transpiración, y se produce la **gutación**, una exudación de gotitas de agua que se puede observar por la mañana en los extremos de las hojas del césped o en los márgenes de las hojas de algunas eudicotiledóneas herbáceas



▲ Fig. 36-11. Gutación. La presión de la raíz empuja el exceso de agua fuera de esta hoja de frutilla.

pequeñas (fig. 36-11). La gutación de líquido difiere del rocío, que es la condensación de humedad producida por la transpiración.

En la mayoría de las plantas, la presión radicular es un mecanismo menor que guía el ascenso de savia del xilema, y empuja el agua hacia arriba sólo unos pocos metros. Muchas plantas no generan presión radicular. Incluso en plantas que presentan gutación, la presión radicular no puede mantener el ritmo de la transpiración durante el día. En su mayor parte, la savia del xilema no es empujada desde abajo por presión radicular sino que es atraída desde arriba por las hojas.

La savia del xilema es atraída hacia arriba: mecanismo de transpiración-cohesión-tensión

Para trasladar las sustancias hacia arriba, podemos aplicar presión positiva desde abajo o presión negativa desde arriba (como cuando se succiona un líquido en un bombilla). Nos referiremos aquí al proceso por el cual el agua es atraída hacia arriba por presión negativa en el xilema. Al investigar este mecanismo de transporte, veremos que la transpiración es la fuerza de atracción, y que la cohesión del agua por las uniones de hidrógeno transmite la atracción hacia arriba a lo largo del xilema hacia las raíces

Atracción por la transpiración. Los estomas, poros microscópicos situados en la superficie de la hoja, producen un laberinto de espacios de aire internos que exponen a las células del mesófilo al dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis. El aire en estos espacios está saturado de vapor de agua porque está en contacto con las paredes húmedas de las células. En la mayoría de los días, el aire que está fuera de la hoja es más seco, esto es, tiene un potencial de agua menor que el aire contenido en la hoja. Por lo tanto, el vapor de agua de los espacios aéreos de la hoja difunde a favor del gradiente de potencial de agua y sale de la hoja a través de los estomas. Esta pérdida de vapor de agua en la hoja por difusión y evaporación se denomina transpiración.

Pero ¿cómo se traduce esta pérdida de vapor de agua en la hoja en una fuerza de atracción del agua hacia arriba en la planta? La principal hipótesis dice que la presión negativa que mueve el agua hacia arriba por el xilema se desarrolla en la interfase aire-

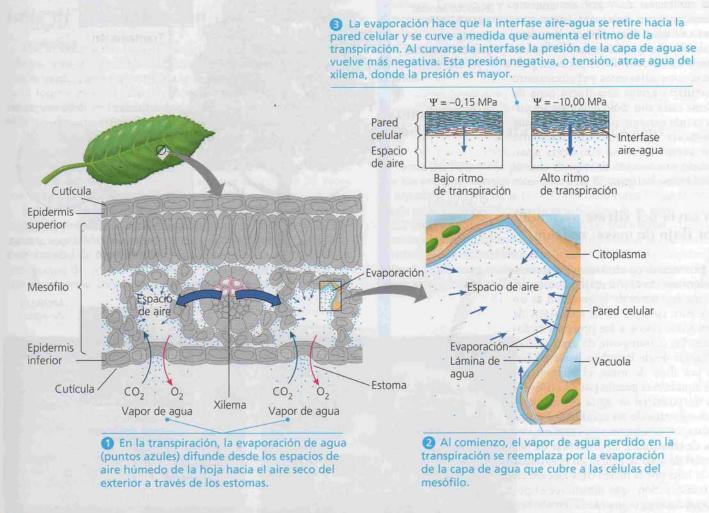
agua en las paredes de las células del mesófilo. El agua llega a las hojas por medio del xilema en los vasos de la hoja y luego se transporta hacia las células del mesófilo y a sus paredes celulares. Este movimiento depende de la adhesión del agua a las microfibrillas de celulosa y a otros componentes hidrófilos de las paredes de la célula vegetal. Al comienzo, el agua se evapora de una delgada lámina de agua que reviste los espacios aéreos que rodean a las células del mesófilo. A medida que pasa más agua al aire, la interfase aire-agua se profundiza en la pared celular y se hace más curva (fig. 36-12). A medida que se evaporan más moléculas de agua, el grado de curvatura y la tensión superficial de las moléculas de agua aumenta, y la presión en la interfase aire-agua se hace cada vez más negativa. Las moléculas de agua de las zonas más hidratadas de la hoja son atraídas hacia esta zona, y así disminuye la tensión. Estas fuerzas de atracción se transfieren al xilema porque las moléculas de agua están unidas entre sí de forma cohesiva por uniones de hidrógeno. Así, la atracción por transpiración depende de algunas de las propiedades especiales del agua a las que nos referimos en el capítulo 3: adhesión, cohesión y tensión superficial.

El papel de la presión negativa coincide con lo que hemos estudiado acerca de la ecuación del potencial de agua porque la presión (tensión) negativa disminuye el potencial de agua. El agua se traslada desde una zona con potencial alto hacia una zona con

potencial bajo; por lo tanto, el aumento de la presión negativa en la interfase aire-agua produce el paso de agua desde las células del xilema hacia las células del mesófilo, que, a su vez, ceden agua a los espacios aéreos, donde el agua se difunde a través de los estomas. En resumen, el potencial de agua negativo de las hojas es la fuerza de atracción de la transpiración.

Cohesión y adhesión en el ascenso de la savia del xilema. La fuerza de atracción de la transpiración sobre la savia del xilema se transmite desde las hojas hasta el extremo de la raíz e incluso a la solución del suelo (fig. 36-13). La cohesión y la adhesión facilitan este transporte a larga distancia. La cohesión de agua por las uniones de hidrógeno permite que la columna de savia sea atraída desde arriba sin que se separen las moléculas de agua. Las moléculas de agua que salen del xilema hacia las hojas arrastran a otras moléculas de agua adyacentes. Esta fuerza de atracción se transmite, molécula a molécula, hacia toda la columna de agua del xilema. La fuerte adhesión de las moléculas de agua (por uniones de hidrógeno) a las paredes hidrófilas de las células del xilema ayuda a contrarrestar la atracción de la fuerza de gravedad.

La atracción ascendente de la savia genera una tensión en el xilema. La presión hará que un tubo elástico se infle, pero la tensión atraerá las paredes del tubo hacia adentro. En un día calu-



▲ Fig. 36-12. Generación de fuerza de atracción por transpiración en una hoja. La presión negativa en la interfase aire-agua en la hoja es la base física de la atracción ejercida por la transpiración, que transporta el agua hacia fuera del xilema.

roso, cuando la fuerza de la transpiración ejerce tensión sobre el xilema, podemos medir la disminución del diámetro del tronco de un árbol. Las paredes secundarias gruesas evitan el colapso de los vasos, del mismo modo que un anillo de alambre mantiene la forma de una manguera de vacío. La tensión producida por la transpiración disminuye el potencial de agua en el xílema de la raíz a tal grado que el agua fluye de forma pasiva desde el suelo hacia la corteza de la raíz y al cilindro vascular.

La atracción de la transpiración sólo puede extenderse hacia las raíces por medio de la cadena intacta de moléculas de agua. La cavitación, o formación de una cavidad de vapor de agua en un vaso, como ocurre durante el congelamiento de la savia del xilema en invierno, rompe esta cadena. Las burbujas de aire que se forman en la cavitación se expanden y forman émbolos, que bloquean los canales de agua del xilema. La rápida expansión de

las burbujas de aire durante la cavitación produce un sonido que se puede escuchar si se colocan micrófonos sensibles en la superficie del tallo.

La presión radicular permite a las plantas pequeñas volver a llenar los vasos embolizados en primavera. En los árboles, la presión de la raíz no puede empujar el agua hasta la parte superior de la planta; por lo tanto, un vaso con una cavitación de vapor de agua no puede volver a funcionar como conducto de agua. Sin embargo, la cadena de moléculas puede rodear la cavitación a través de orificios entre traqueidas o vasos adyacentes y el crecimiento secundario agrega una nueva capa de xilema cada año. Sólo el xilema secundario más externo, más joven, es el que transporta agua. El xilema secundario más antiguo, que no transporta agua, cumple una función de soporte para el árbol (véase la figura 35-20).

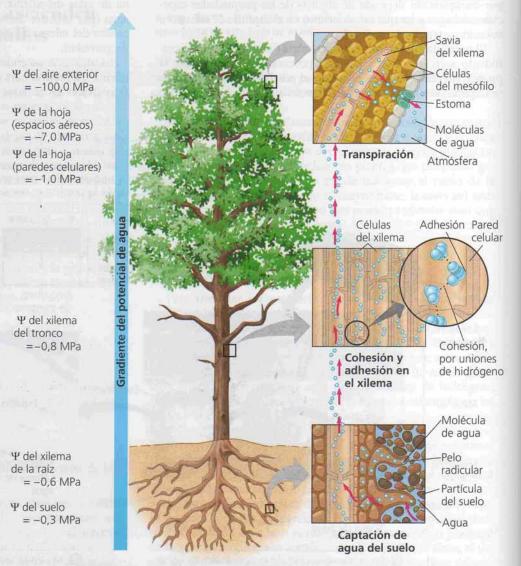
La savia del xilema asciende por flujo de masa: revisión

El mecanismo de transpiración-cohesión-tensión que transporta savia del xilema en contra de la gravedad es un excelente ejemplo de la aplicación de principios físicos a los procesos biológicos. En el transporte de agua a larga distancia desde las raices hacia las hojas por flujo de masa, el movimiento del líquido está guiado por una diferencia de potencial de agua en los extremos opuestos de un conducto. En una planta, los conductos son vasos o cadenas de traqueidas. La diferencia de potencial de agua se genera en el extremo de la hoja por la fuerza de atracción de la transpiración, que disminuye el potencial de agua (aumenta la tensión) en el extremo superior del xilema.

En pequeña escala, los gradientes de potencial de agua guían el movimiento

osmótico del agua de una célula a otra en el tejido de la raíz y de las hojas (véase la figura 36-13). Las diferencias en la concentración de soluto y en la presión de turgencia contribuyen a este transporte a corta distancia. El flujo de masa, en cambio, depende sólo de la presión. Otra diferencia con la ósmosis, que mueve sólo agua, es que el flujo de masa mueve toda la solución de agua más minerales y cualquier otro soluto disuelto en el agua.

La planta no realiza ningún gasto de energía para elevar la savia del xilema por flujo de masa. La absorción de la luz solar causa la transpiración, al producir la evaporación de agua de las paredes húmedas de las células del mesófilo y al disminuir el potencial de agua en los espacios aéreos de la hoja. Así, el ascenso de la savia en el xilema se produce, en definitiva, por la energía solar.



 \blacktriangle Fig. 36-13. Ascenso de la savia del xilema. Las uniones de hidrógeno forman una cadena continua de moléculas de agua que se extiende desde las hojas hasta el suelo. La fuerza que produce el ascenso de savia del xilema es un gradiente de potencial de agua (ψ). En el flujo de masa a grandes distancias, el gradiente ψ se debe, sobre todo, a un gradiente del potencial de presión (ψ_p). La transpiración hace que el ψ_p en el extremo de la hoja del xilema sea menor que el ψ_p en el extremo de la raíz. Los valores de ψ que se muestran a la izquierda son "instantáneos". Durante el día, estos valores específicos pueden variar, pero la dirección del gradiente de potencial de agua se mantiene constante

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cuál sería el efecto de fertilizar una planta durante la sequía?
- 2. Las plantas llamadas epífitas, entre ellas muchas especies de orquídeas, viven en zonas tropicales muy húmedas y crecen sobre los troncos de los árboles. Las epífitas no tienen contacto con el suelo pero pueden absorber agua del aire. ¿Cómo es posible esto?
- 3. Una forma de hacer que las flores cortadas duren más tiempo sin marchitarse es cortar los extremos del tallo bajo el agua y luego trasladar las flores a un jarrón mientras poseen gotas de agua en los extremos del tallo cortado. Explique por qué.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 36-4

Los estomas ayudan a regular la tasa de transpiración

Por lo general, las hojas poseen una superficie amplia y una relación área-volumen elevada. La superficie amplia es una adaptación morfológica que aumenta la absorción de luz necesaria para la fotosíntesis. La relación elevada área-volumen ayuda a la aptación de dióxido de carbono durante la fotosíntesis y a la liberación de oxígeno producido como producto de la fotosíntesis. El CO₂ se difunde a través de los estomas y entra en un panal de espacios aéreos formados por las células del parénquima esponsos (véase la figura 35-17). Debido a la forma irregular de estas celulas, la superficie interna de la hoja puede ser 10 a 30 veces mayor que la superficie externa que vemos.

La superficie amplia y la elevada relación área-volumen aumentan la fotosíntesis, pero también tiene la desventaja de aumentar la pérdida de agua por medio de los estomas. La tremenda necesidad de agua que tiene la planta es parte del costo de la producción del propio alimento por la fotosíntesis. Al abrir y cemar los estomas, las células guardianas ayudan a equilibrar la ne-

cesidad de la planta de conservar agua con la necesidad de hacer fotosíntesis (fig. 36-14).

Efectos de la transpiración sobre la marchitación y la temperatura de las hojas

Una hoja puede transpirar más de su peso en agua cada día, y el agua puede viajar por el xilema a una velocidad de hasta 75 cm/min, una velocidad similar a la del extremo del minutero en un reloj de pared. Si la transpiración continúa atrayendo suficiente agua hacia las hojas, éstas no se marchitarán. Pero la velocidad de transpiración es mayor en un día soleado, caluroso, seco y ventoso porque estos factores ambientales aumentan la evaporación. Aunque las plantas pueden adaptarse a estas condiciones, regulando el tamaño de la apertura de los estomas, se produce cierta pérdida de agua por evaporación incluso cuando los estomas están cerrados. En estas condiciones de sequía prolongada, las hojas comienzan a marchitarse ya que sus células pierden la presión de turgencia (véase la fig. 36-7).

La transpiración también produce un enfriamiento por evaporación, que puede disminuir la temperatura de la hoja en 10 a 15 °C comparada con el aire que la rodea. Esto evita que la hoja alcance temperaturas que podrían desnaturalizar las enzimas que participan en la fotosíntesis y en otros procesos metabólicos. Los cactus y otras plantas desérticas suculentas, que tienen poca transpiración, pueden tolerar altas temperaturas en sus hojas; en este caso, la pérdida de agua por transpiración es una amenaza mayor que el calor excesivo. La evolución de la bioquímica del cactus le facilita la supervivencia a altas temperaturas.

Estomas: principales vías para la pérdida de agua

Cerca del 90% de la pérdida de agua de la planta se produce por los estomas, aunque estos poros representan sólo el 1-2% de la superficie externa de la hoja. La cutícula cérea limita la pérdida de agua a través del resto de la superficie de la hoja. Cada estoma está rodeado por un par de células guardianas, de forma arriñonada en las eudicotiledóneas y con forma de mancuerna en muchas monocotiledóneas. Las células guardianas cambian su forma y aumentan o disminuyen la apertura y, de este modo, controlan el diámetro de los estomas (fig. 36-15a). La cantidad





20 µm

▼ Fig. 36-14. Estoma abierto (izquierda) y estoma cerrado (MEB coloreada).

de agua que pierde una hoja depende del número de estomas y del tamaño medio de sus aperturas.

La densidad de los estomas de una hoja, que puede ser de hasta 20 000 por centímetro cuadrado, está controlada por factores genéticos y ambientales. Por ejemplo, como consecuencia de la evolución por selección natural, las plantas desérticas poseen una densidad de estomas menor que las plantas de pantanos. La densidad de los estomas, sin embargo, es también una característica plástica del desarrollo en muchas plantas. En muchas especies vegetales, una alta intensidad de luz y bajos niveles de dióxido de carbono durante el desarrollo de la hoja tienden a aumentar la densidad de los estomas. Al medir la densidad de estomas en hojas fósiles, los científicos pueden conocer los niveles de CO, atmosférico que existían en los climas del pasado. En una reciente investigación británica se encontró que la densidad de estomas en muchas especies de bosques ha disminuido desde 1927, año en que se hizo un estudio similar. Este estudio coincide con el dramático aumento de CO, atmosférico que se observó en el siglo xx como consecuencia del aumento del uso de combustibles fósiles.

Al captar agua de las células vecinas por ósmosis, las células guardianas aumentan su turgencia y se curvan. En la mayoría de las especies de angiospermas, las paredes celulares de las células guardianas tienen un grosor irregular y, debido a la orientación de las microfibrillas de celulosa, al aumentar su turgencia, estas células se curvan hacia afuera, como se observa en la figura 36-15a. Esta curvatura aumenta el tamaño del poro comprendido entre ellas. Cuando la célula pierde agua y se vuelve más fláccida, disminuye su curvatura y el poro se cierra.

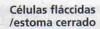
Los cambios en la presión de turgencia que abren y cierran los estomas se deben, sobre todo, a la captación y pérdida reversible de iones potasio (K+) en las células (fig. 36-15b): Esta captación de soluto, hace que el potencial de agua en las células guardianas se vuelva más negativo, y las células aumentan su turgencia por la entrada de agua por ósmosis. La mayor parte del K+ y del agua se almacenan en la vacuola, y la membrana vacuolar participa también en la regulación del potencial de agua de las células guardianas. El cierre de los estomas se debe a la salida de K+ de las células guardianas hacia las células vecinas, lo que origina una pérdida osmótica de agua. La regulación de las acuaporinas varía la permeabilidad de las membranas al agua, lo que también ayuda a los cambios de turgencia de las células guardianas.

El flujo de K+ a través de la membrana de las células guardianas se acopla con la generación de potenciales de membrana en las bombas de protones. La apertura de los estomas se correlaciona con el transporte activo de H+ hacia fuera de la célula guardiana. El voltaje resultante (potencial de membrana) atrae K+ hacia dentro de la célula por medio de canales de membrana específicos (véase figura 36-4a).

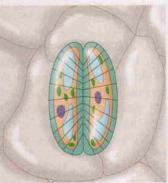
En general, los estomas se abren durante el día y se cierran al anochecer. Esto evita la pérdida de agua durante los períodos de oscuridad en los que la planta no puede realizar fotosíntesis. Existen, por lo menos, tres mecanismos que contribuyen a la apertura de los estomas al amanecer. En primer lugar, la luz estimula la acumulación de K+ en las células guardianas que aumentan su turgencia. Esta respuesta se desencadena por la iluminación de un receptor de luz azul ubicado en la membrana plasmática de las células guardianas. La activación de estos receptores de luz azul estimula la actividad de las bombas de protones que utilizan ATP en la membrana plasmática de las células guardianas, lo que, a su vez promueve la captación de K+.

Un segundo estímulo que produce la apertura de los estomas

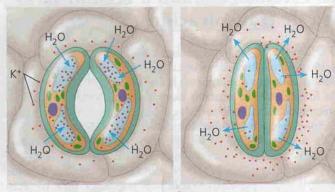
Células turgentes /estoma abierto







(a) Cambios en la forma de la célula guardiana y en la apertura y el cierre del estoma (vista superficial). Se ilustran las células guardianas de una angiosperma típica en su estado de turgencia (estoma abierto) y de flaccidez (estoma cerrado). En el estado de turgencia, el par de células guardianas se curvan hacia afuera. Las microfibrillas de celulosa de las paredes resisten el estiramiento y la compresión en dirección paralela a las microfibrillas. Así, la orientación radial de las microfibrillas aumenta la longitud de las células al aumentar la turgencia. Las dos células guardianas están unidas en sus extremos, por lo que el aumento de la longitud produce una curvatura.



(b) El papel del potasio en la apertura y cierre de los estomas. El transporte de K⁺ (iones potasio, simbolizados aquí como puntos rojos) a través de las membranas plasmáticas y vacuolar produce los cambios de turgencia de las células guardianas.

▲ Fig. 36-15. Mecanismo de apertura y cierre de los estomas.

es la depleción de CO_2 en los espacios aéreos de la hoja, que se produce al comenzar la fotosíntesis en el mesófilo. Una planta colocada en una cámara desprovista de CO_2 abrirá sus estomas durante la noche.

El tercer estímulo que produce la apertura de los estomas es el "reloj" interno de las células guardianas. Los estomas mantienen su ritmo diario de apertura y cierre, aunque la planta esté colocada en un armario oscuro. Todos los organismos eucariontes poseen relojes internos que regulan los procesos cíclicos. Los ciclos que tienen intervalos de aproximadamente 24 horas, se denominan ritmos circadianos. En el capítulo 39 nos referiremos con mayor detalle a los ritmos circadianos y a los relojes biológicos que los controlan.

El estrés ambiental puede producir el cierre de los estomas durante el día. Cuando la planta sufre una deficiencia de hídrica, las células guardianas pueden perder turgencia y cerrar sus estomas. Además, existe una hormona llamada ácido abscísico, producida en las raíces en respuesta a la deficiencia de agua, que señaliza el cierre de los estomas en las células guardianas. Esta respuesta evita que la planta se marchite, pero restringe también la captación de ${\rm CO_2}$ y retrasa la fotosíntesis. Éste es uno de los motivos, por los cuales la sequía disminuye el rendimiento de los cultivos.

Las células guardianas controlan el equilibrio entre fotosíntesis y transpiración, momento a momento, integrando una variedad de estímulos internos y externos. El paso de una nube o el ocultamiento transitorio de la luz solar por las hojas en un bosque puede afectar al ritmo de la transpiración.

Adaptaciones de las xerófitas que reducen la transpiración

Las plantas adaptadas a los climas áridos, llamadas xerófitas, tienen diversas modificaciones en sus hojas que disminuyen la velocidad de la transpiración. Muchas xerófitas poseen hojas gruesas y pequeñas, una adaptación que limita la pérdida de agua al disminuir la relación superficie-volumen en la hoja. Algunas de estas hojas tienen una gruesa cutícula que les da una consistencia dura. Otras adaptaciones de las xerófitas son las hojas muy reflectoras y la presencia de pelos sobre la superficie de la hoja que atrapan la capa de agua en sus bordes. Los estomas de las xerófitas se concentran en la superficie inferior de la hoja (expuesta a la sombra), y se ubican en depresiones que protegen a los poros del viento seco (fig. 36-16). Durante los meses de sequía, algunas plantas desérticas pierden sus hojas. Otras, como el cactus, subsisten gracias al agua que almacena la planta en los tallos carnosos durante la temporada de lluvias.

Algunas plantas, como las plantas suculentas de la familia Crassulaceae, las plantas escarchadas y muchas otras familias de plantas presentan una adaptación especializada a los hábitats áridos. Estas plantas asimilan CO₂ por una vía fotosintética alternativa conocida como CAM (metabolismo del ácido crasuláceo) (véase figura 10-20). Las células del mesófilo de una planta CAM poseen enzimas que pueden incorporar CO₂ en ácidos orgánicos durante la noche. Durante el día, los ácidos orgánicos se descomponen y liberan CO₂ que la célula utiliza para sintetizar azúcar por la vía fotosintética convencional (C₃). Como las hojas captan CO₂ durante la noche, los estomas pueden quedar cerrados durante el día, cuando la transpiración es máxima.

Evaluación de conceptos

- 1. Algunos mohos de las hojas, que son hongos que parasitan las plantas, secretan una sustancia química que hace que las células guardianas acumulen iones potasio. ¿Cómo le permite esta adaptación al moho de la hoja infectar a la planta?
- Describa las condiciones ambientales que minimizarían la relación transpiración-fotosíntesis en una planta C₃, como el roble.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



▲ Fig. 36-16. Adaptaciones estructurales de la hoja de una xerófita. Esta planta (Nerium oleander), que se muestra en el recuadro, es frecuente en climas áridos. Las hojas poseen una cutícula gruesa y múltiples capas de tejido epidérmico que reducen la pérdida de agua. Los estomas se encuentran dentro de "criptas", adaptaciones que reducen el ritmo de la transpiración porque protegen a los estomas del viento seco y cálido. Los tricomas ("pelos") también ayudan a minimizar la transpiración porque interrumpen el flujo de aire, y permiten que la cámara de las criptas mantenga una mayor humedad que la atmósfera que la rodea (MO).

Concepto 36-5

Los nutrientes orgánicos se translocan a través del floema

La savia del xilema fluye desde las raíces hacia las hojas, en dirección opuesta a la del transporte de hidratos de carbono desde las hojas hacia el resto de la planta. Existe un segundo tejido vascular, el floema, que transporta los productos de la fotosíntesis. Este transporte de nutrientes orgánicos en la planta se denomina translocación.

Movimiento de los hidratos de carbono desde las fuentes hasta los sumideros

En las angiospermas, las células especializadas del floema que funcionan como conductos para la translocación son los miembros del tubo criboso, células unidas en sus extremos que forman largos tubos cribosos. Entre las células se encuentra la placa cribosa, una estructura que permite el flujo de savia a lo largo del tubo criboso (véase figura 35-9).

La savia del floema es una solución acuosa, cuya composición es muy diferente a la de la savia del xilema. El soluto más prevalente en la savia del floema es el azúcar, en la mayoría de las especies, el disacárido sacarosa. La concentración de sacarosa puede llegar al 30% del peso y le da a la savia una consistencia espesa. La savia del floema también puede contener minerales, aminoácidos y hormonas.

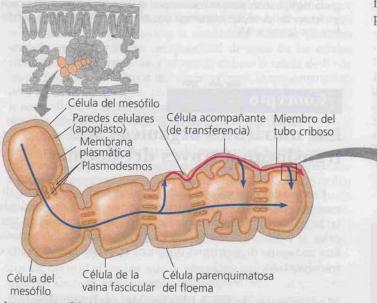
A diferencia del transporte unidireccional de la savia del xilema desde las raíces hacia las hojas, la dirección del transporte de la savia del floema es variable. Sin embargo, los tubos cribosos siempre transportan azúcar desde un sitio de producción hacia un sitio de consumo. Esto es, desde una fuente de hidratos de carbono hacia un sumidero de hidratos de carbono. Una fuente de hidratos de carbono es un órgano de la planta que tiene una producción neta de azúcar por fotosíntesis o por degradación de almidón. Las hojas maduras son las fuentes primarias de azúcar. Un sumidero de hidratos de carbono es un órgano que es consumidor o almacenador neto de azúcar. Las raíces en crecimiento, las yemas, los tallos y los frutos son sumideros de hidratos de carbono. Un órgano almacenador, como un tubérculo o un bulbo, puede ser fuente o sumidero, según la temporada. Cuando almacena hidratos de carbono durante el verano, es un sumidero. Al salir de su letargo durante la primavera, este órgano es fuente porque el almidón almacenado se degrada dando azúcar que se transporta hacia las zonas de crecimiento de la planta.

Un sumidero de hidratos de carbono, por lo general, recibe azúcar de las fuentes más cercanas. Las hojas de la parte superior de una rama pueden enviar azúcar hacia los extremos de los brotes en crecimiento, y las hojas de la parte inferior envían azúcar hacia las raíces. Un fruto en crecimiento puede monopolizar las fuentes de hidratos de carbono que lo rodean. En cada tubo criboso, la dirección del transporte depende de la ubicación de la fuente y del sumidero que ese tubo conecta. Por lo tanto, tubos vecinos pueden transportar savia en direcciones opuestas. La dirección del flujo también puede variar según la estación y la fase evolutiva de la planta.

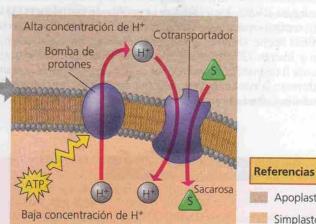
El azúcar debe cargarse en los miembros del tubo criboso antes de ser exportado hacia el sumidero. En algunas especies se traslada desde las células del mesófilo hacia los miembros del tubo criboso por medio del simplasto, atravesando los plasmodesmos. En otras especies, se traslada por vía simplástica y apoplástica (fig. 36-17a). En las hojas de maíz, por ejemplo, la sacarosa se difunde a través del simplasto desde las células del mesófilo que contienen cloroplastos hacia los pequeños vasos. Gran parte pasa al apoplasto y se acumula cerca de los miembros del tubo criboso que lo rodean, bien en forma directa o mediante células acompañantes. En algunas plantas, las células acompañantes poseen invaginaciones en sus paredes, que aumentan la transferencia de solutos entre el apoplasto y el simplasto. Estas células modificadas se denominan células de transferencia (véase figura 29-5).

En el maíz y en muchas otras plantas, la carga del floema requiere el transporte activo porque las concentraciones de sacarosa en los miembros del tubo criboso son dos a tres veces mayores que en el mesófilo. La bomba de protones y el cotransporte de glucosa y H+ permite a las células acumular sacarosa (fig. 36-

El floema descarga la glucosa en el extremo sumidero del tubo criboso. Este proceso varía entre las diferentes especies de plantas y en distintos tipos de órganos. Pero la concentración de azúcar libre en el sumidero siempre es menor que en el tubo criboso porque el azúcar descargado se consume durante el crecimiento y el metabolismo de las células o se convierte en polímeros insolubles como el almidón. Como consecuencia de este gradiente de concentración de azúcar, las molécuas de azúcar se difunden desde el floema hacia los tejidos del sumidero, y el agua pasa por ósmosis.



(a) La sacarosa fabricada en las células del mesófilo puede trasladarse por medio del simplasto (flechas azules) hasta los miembros del tubo criboso. En algunas especies, la sacarosa sale del simplasto (flecha roja) cerca de los tubos cribosos y es acumulada en forma activa desde el apoplasto por los miembros del tubo criboso y sus células acompañantes.



(b) Un mecanismo quimioosmótico es responsable del transporte activo de sacarosa hacia las células acompañantes y los miembros del tubo criboso. Las bombas de protones generan un gradiente de H+, que facilita la acumulación de sacarosa con ayuda de una proteína cotransportadora que acopla el transporte de sacarosa con la difusión de H+ de regreso a la célula.

Apoplasto

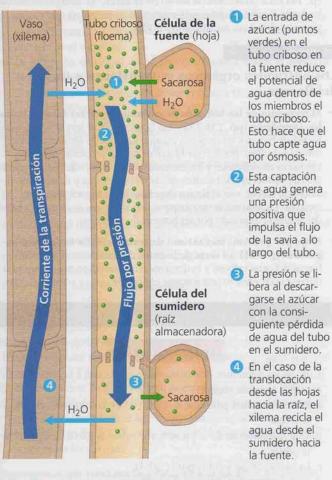
Simplasto

Flujo por presión: mecanismo de translocación en las angiospermas

La savia del floema fluye desde la fuente hacia el sumidero a una velocidad de 1 m/h, demasiado rápida como para poder explicarse por el mecanismo de difusión o por la corriente citoplasmática. Al estudiar a las angiospermas, los investigadores llegaron a la conclusión de que la savia se mueve a través del tubo criboso por flujo de masa guiado por una presión positiva (de ahí el sinónimo flujo por presión), como se muestra en la figura 36-18. El agua fluye desde la fuente hacia el sumidero, y transporta el azúcar gracias a la existencia de una mayor presión en el extremo fuente y una menor presión en el extremo sumidero. El xilema recicla el agua desde el sumidero hacia la fuente.

La hipótesis del flujo por presión explica por qué la savia del floema siempre fluye desde la fuente hacia el sumidero. En la figura 36-19 se describe un experimento que muestra el flujo por presión como mecanismo de translocación en las angiospermas. No se sabe aún si este modelo se aplica a otras plantas vas-

Hemos visto ejemplos de transporte de azúcar en los tres niveles: en el nivel celular por medio de las membranas plasmáticas (la sacarosa se acumula por transporte activo en el floema); el transporte a corta distancia dentro de un órgano (la migración de sacarosa desde el mesófilo hacia el floema a través del simplasto y el apoplasto) y el transporte a larga distancia entre órganos (el flujo de masa y los tubos cribosos). La comprensión de estos pro-



▲ Fig. 36-18. Flujo por presión en un tubo criboso.

Figura 36-19

Investigación: ¿Qué causa a que la savia del floema fluya desde la fuente hasta el sumidero?

EXPERIMENTO Para probar la hipótesis del flujo por presión, los investigadores utilizaron pulgones que se alimentan de savia del floema. El pulgón tiene en la boca una estructura llamada estilete, que penetra en un miembro del tubo criboso y se alimenta de la savia. Como la presión del tubo ciboso alimenta el pulgón a la fuerza, se puede romper el estilete, que exudará savia durante horas. Los investigadores han medido el flujo y la concentración de azúcar de la savia obtenida del estilete en distintos puntos entre una fuente y un sumidero.



25 µm Miembro del tubo criboso



Pulgón alimentándose Estilete en un miem- Estilete cortado bro del tubo criboso que exuda savia

Cuanto más cerca está el estilete de una fuente de azúcar, más rápido es el flujo de la savia y mayor su concentración de azúcar.

CONCLUSIÓN Los resultados de estos experimentos apoyan la hipótesis del flujo por presión.

cesos es fundamental para el avance de la agricultura. Los estudios de modelos en condiciones de cultivo ideales indican que no es la fotosíntesis la que limita la producción de los hidratos de carbono, sino la capacidad de transporte. La ingeniería genética de plantas de cultivo de alto rendimiento puede depender de una mejor comprensión de los factores que limitan el flujo de masa de los hidratos de carbono. Éste es solo un ejemplo de la forma en que la investigación básica con plantas se relaciona con la tecnología de la agricultura.

Evaluación de conceptos



- 1. Compare las fuerzas que mueven la savia del floema con las fuerzas que mueven la savia del xilema a grandes
- 2. Las patatas transforman el almidón en azúcar a bajas temperaturas (éste es un problema para la industria de las patatas fritas porque el azúcar en las patatas refrigeradas toma un color marrón oscuro durante el procesamiento). ¿Qué efecto podría tener el enfriamiento del suelo alrededor de un tubérculo de una patata en crecimiento sobre el azúcar que éste recibe?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

3-

Revisión del capítulo 36

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 36-1

El transporte de sustancias en las plantas a diferentes distancias es impulsado por procesos físicos

- Permeabilidad selectiva de membranas: revisión (pp. 738-739) Determinadas proteinas de transporte permiten a la célula vegetal mantener un medio interno distinto del medio externo que la rodea.
- ► El papel fundamental de las bombas de protones (pp. 739-740). El potencial de membrana y el gradiente de H⁺ generado por las bombas de protones se aprovechan para impulsar el transporte de una variedad de solutos.
- ➤ Efectos de las diferencias en el potencial de agua (pp. 740-742). Los solutos disminuyen el potencial de agua, mientras que la presión aumenta el potencial de agua. El agua fluye por ósmosis desde una zona con mayor potencial de agua hacia una zona con menor potencial de agua.
- Tres compartimentos principales de las células vegetales con vacuolas (pp. 742-743). La membrana plasmática regula el transporte entre el citosol y la pared celular, y la membrana vacuolar regula el transporte entre el citosol y la vacuola.
- Funciones del simplasto y del apoplasto en el transporte (p. 743). El simplasto es la continuidad del citosol conectado por medio de los plasmodesmos. El apoplasto es la continuidad de las paredes celulares y de los espacios extracelulares.
- ▶ El flujo de masa en el transporte a larga distancia (pp. 743-744). El transporte de savia en el xilema y el floema se debe a diferencias de presión en los extremos opuestos de los conductos: vasos del xilema y tubos cribosos.

Concepto 36-2

Las raíces absorben agua y minerales del suelo

- ▶ El papel de los pelos radiculares, las micorrizas y las células corticales (p. 744). Los pelos radiculares son las vías más importantes de absorción cerca del extremo de la raíz, pero las micorrizas, asociaciones simbióticas de hongos y raíces, son responsables de la mayor parte de la absorción que realiza el sistema radicular completo. Una vez que la solución de suelo entra en la raíz, la extensa superficie de membranas de las células corticales aumentan la captación de agua y minerales seleccionados.
- La endodermis: un centinela selectivo (pp. 744-745). El agua puede atravesar la corteza por medio del simplasto o el apoplasto, pero los minerales que llegan a la endodermis por medio del apoplasto deben atravesar las membranas selectivas de las células endodérmicas. La banda de Caspary cérea de la pared endodérmica bloquea la transferencia apoplástica de minerales desde la corteza hacia el cilindro vascular.

Concepto 36-3

El agua y los minerales ascienden desde la raíz hasta los tallos a través del xilema

Factores que afectan al ascenso de la savia del xilema (pp. 746-748). La pérdida de vapor de agua (evaporación) disminuye el potencial de agua de la hoja al producir una presión (tensión) ne-

- gativa. Esta disminución del potencial de agua atrae agua desde el xilema. La cohesión y adhesión del agua transmite la fuerza de atracción hasta las raíces.
- La savia del xilema asciende por flujo de masa: revisión (pp. 748-749). El movimiento de la savia del xilema en contra de la gravedad se mantiene gracias a la transpiración.

Concepto 36-4

Los estomas ayudan a regular la tasa de transpiración

- ▶ Efectos de la transpiración sobre la marchitación y la temperatura de las hojas (p. 749). Las plantas pierden una enorme cantidad de agua como consecuencia de la transpiración. Si esta pérdida de agua no se reemplaza por la absorción de agua en las raíces, la planta perderá agua gradualmente y se marchitará. Las plantas marchitas pueden sobrecalentarse porque disminuye el enfriamiento por evaporación.
- Estomas: principales vías para la pérdida de agua (pp. 749-751). Los estomas mantienen la fotosíntesis al permitir el intercambio de CO₂ y O₂ entre la hoja y la atmósfera, pero estos poros son también las principales vías de pérdida de agua por la transpiración de la planta. Los cambios de turgencia en las células guardianas, que dependen del transporte de K+ y de agua hacia dentro y fuera de la célula, regulan el tamaño de la apertura de los estomas.
- Adaptaciones de las xerófitas que reducen la transpiración (p. 751). La protección de los estomas dentro de invaginaciones de las hojas y otras adaptaciones estructurales permiten que ciertas plantas sobrevivan en ambientes áridos.



Los nutrientes orgánicos se translocan a través del floema

- Movimiento de los hidratos de carbono desde las fuentes hasta los sumideros (pp. 751-752). Las hojas maduras son la principal fuente de hidratos de carbono, aunque los órganos almacenadores, como los bulbos, pueden ser fuente de azúcar en ciertas estaciones. Las raíces en desarrollo y los extremos de los tallos son algunos ejemplos de sumideros de hidratos de carbono. La carga y descarga de hidratos de carbono en el floema depende del transporte activo de sacarosa. La sacarosa se cotransporta con el H+ que se difunde a favor del gradiente generado por las bombas de protones.
- Flujo por presión: mecanismo de translocación en las angiospermas (p. 753). La carga de hidratos de carbono en el extremo fuente del tubo criboso y la descarga en el sumidero mantienen una diferencia de presión que sostiene el flujo de savia a través del tubo.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- ¿Cuál de las siguientes situaciones no contribuiría a la captación de agua por la célula vegetal?
 - a. Un aumento del potencial de agua (ψ) de la solución que rodea a la célula.
 - b. Una disminución de la presión que ejerce la pared celular sobre la célula.
 - c. La captación de solutos por la célula.
 - d. Una disminución de ψ en el citoplasma.

- e. Un aumento de la tensión en la solución que rodea a la célula vegetal.
- 2. Los estomas se abren cuando las células guardianas:
 - a. Perciben un aumento del CO, en los espacios de aire de la hoja.
 - b. Se abren por disminución de la presión de turgencia.
 - c. Aumentan su turgencia por entrada de K+, seguida de la entrada osmótica de agua.
 - d. Cierran las acuaporinas, evitando la entrada de agua.
 - e. Acumulan agua por transporte activo.
- 3. ¿Cuál de las siguientes características no es parte del mecanismo de transpiración-cohesión-tensión en el ascenso de la savia del xilema?
 - a. La pérdida de agua de las células del mesófilo, que inicia una fuerza de atracción de moléculas de agua de células vecinas.
 - b. La transferencia de la atracción que ejerce la transpiración de una molécula de agua a otra, debido a la cohesión por las uniones de hidrógeno.
 - c. Las paredes hidrófilas de las traqueidas y de los vasos del xilema que ayudan a mantener la columna de agua en contra de la fuerza de gravedad.
 - d. El bombeo activo de agua xilema de las raíces.
 - e. La disminución del potencial de agua en la capa superficial de las células del mesófilo por la transpiración.
- 4. ¿En cuál de los siguientes procesos no participa el transporte activo a través de las membranas?
 - a. El movimiento de nutrientes minerales desde el apoplasto al simplasto.
 - El movimiento de hidratos de carbono desde las células del mesófilo a un miembro del tubo criboso en el maíz.
 - c. El movimiento de hidratos de carbono desde un miembro del tubo criboso al siguiente.
 - d. La captación de K+ por las células guardianas dufante la apertura de los estomas.
 - e. El movimiento de nutrientes minerales hacia las células de la corteza de la raíz.
- 5. El movimiento de la savia del floema desde una fuente de hidratos de carbono hacia un sumidero de hidratos de carbono:
 - a. Se produce por medio del apoplasto de los miembros del tubo criboso.
 - b. Puede translocar hidratos de carbono debido a la degradación de almidón almacenado en la raíz hacia los brotes en desarrollo.
 - c. Es similar al flujo de la savia del xilema dependiente de tensión o de presión negativa.
 - d. Depende del bombeo activo de agua hacia los tubos cribosos en el extremo fuente.
 - e. Se produce sobre todo por difusión.
- 6. La productividad de un cultivo declina cuando sus hojas comienzan a marchitarse porque:
 - a. La clorofila de las hojas marchitas se descompone.
 - Las células del mesófilo fláccidas son incapaces de hacer la fotosíntesis.
 - c. Los estomas se cierran, y evitan la entrada de CO2 a la hoja.
 - d. no puede producirse la fotólisis, la ruptura de la molécula de agua en la fotosíntesis si hay deficiencia de agua.
 - e. La acumulación de ${\rm CO_2}$ en la hoja inhibe a las enzimas necesarias para la fotosíntesis.
- 7. Supongamos que cortamos una rama viva de un árbol y examinamos la superficie de corte de la rama con una lupa. Localizamos el

tejido vascular y observamos una gota de líquido que surge de la superficie de corte. Este líquido es probable que sea

- a. Savia del floema.
- b. Savia del xilema.
- c. Líquido de gutación.
- d. Líquido de la corriente de transpiración.
- e. Líquido formado sólo por savia vacuolar de células no vasculares.
- 8. ¿Qué estructura o compartimento no forma parte del apoplasto de la planta?
 - a. La luz de un vaso del xilema.
 - b. La luz de un tubo criboso.
 - c. La pared celular de una célula de mesófilo.
 - d. La pared celular de una célula de transferencia.
 - e. La pared celular de un pelo radicular.
- 9. ¿Cuál de los siguientes no es una adaptación que aumenta la captación de agua y minerales en la raíz?
 - a. Las micorrizas, asociaciones simbióticas entre raíces y hongos.
 - b. Los pelos radiculares, que aumentan la superficie de absorción cerca de los extremos de la raíz.
 - c. La captación selectiva de minerales en los vasos del xilema.
 - d. La captación selectiva de minerales en las células corticales.
 - e. Los plasmodesmos, que facilitan el transporte simplástico desde los pelos de la raíz hacia la endodermis.
- 10. Una célula vegetal con un potencial de soluto de -0,65 MPa mantiene un volumen constante al ser sumergida en una solución que tiene un potencial de soluto de -0,30 MPa en un recipiente abierto. ¿Qué podemos decir acerca de esa célula?
 - a. La célula tiene un potencial de presión de + 0,65 Mpa.
 - b. La célula tiene un potencial de agua de -0,65 Mpa.
 - c. La célula tiene un potencial de presión de + 0,35 Mpa.
 - d. La célula tiene un potencial de presión de + 0,30 Mpa.
 - e. La célula tiene un potencial de agua de 0 Mpa.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

El análisis de hojas conservadas demuestra que la densidad de los estomas por unidad de superficie de la hoja ha disminuido en los últimos 200 años. Sugiera una hipótesis que relacione esta tendencia evolutiva con un cambio ambiental.

Problemas científicos

Ferocactus, un cactus del desierto de Sonora, no crece hacia arriba, sino que se inclina hacia el sur formando un ángulo de 45°. Sugiera una hipótesis para la función de esta adaptación evolutiva. ¿Cómo podría probar su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

El uso del agua es un grave problema social y ambiental en el sudoeste de los Estados Unidos, que es árido. En los últimos años se ha criticado mucho la existencia de paisajes ornamentales, como canchas de golf y espacios verdes, que utilizan gran cantidad de agua. Estas áreas se mantienen de forma artificial por derivación de agua de ríos y arroyos o por bombeo desde fuentes subterráneas. ¿Debería la sociedad limitar esta forma de utilización del agua o incluso eliminarla en estas áreas? ¿O los propietarios de esas zonas deben utilizar el agua como lo deseen? Defienda su posición en este debate.

Nutrición de las plantas



▲ Fig. 37-1. Sistemas de raíces y brotes de una planta de arvejas.

Conceptos clave

- **37-1** Las plantas necesitan determinados elementos químicos para completar su ciclo vital
- **37-2** La calidad del suelo es un factor importante para la distribución y el crecimiento de las plantas
- **37-3** El nitrógeno es el mineral que ejerce mayor efecto sobre el crecimiento de las plantas
- **37-4** Las adaptaciones nutricionales de las plantas a menudo conllevan relaciones con otros organismos

Panorama general

Red nutricional

odos los organismos intercambian materia y energía con su medio ambiente constantemente. En el ecosistema, las plantas y otros organismos fotosintéticos autótrofos dan un paso clave para transformar los compuestos inorgánicos en compuestos orgánicos. Sin embargo, autótrofo no significa autónomo. Las plantas necesitan la luz como fuente de energía para la fotosíntesis. Para sintetizar sustancias orgánicas también requieren materia prima en forma de nutrientes inorgánicos: agua, minerales y dióxido de carbono. Una planta tipo recibe agua y minerales del suelo y dióxido de carbono del aire. Las ramificaciones de las raíces y de los brotes de las plantas vasculares (fig. 37-1) constituyen una extensa red que permite el intercambio con estos dos medios portadores de nutrientes inorgánicos.

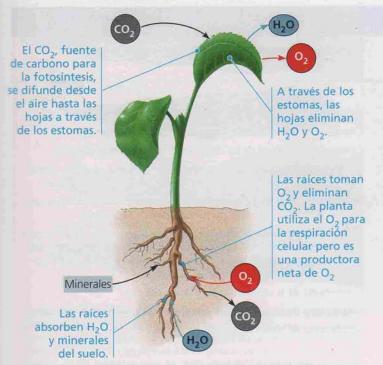
En el capítulo 36 estudiamos los mecanismos de transporte del agua, minerales y sustancias orgánicas en las plantas vasculares. Ahora nos referiremos a los requerimientos nutricionales y estudiaremos algunas de las adaptaciones nutricionales desarrolladas por las plantas, a menudo, en relación con otros organismos.

Concepto 37-1

Las plantas necesitan determinados elementos químicos para completar su ciclo vital

Al observar el crecimiento de una planta a partir de una diminuta semilla no podemos dejar de preguntarnos de dónde proviene toda su masa. Aristóteles pensaba que el suelo proporcionaba la materia para el crecimiento de las plantas, ya que las plantas parecían surgir de la tierra. Creía que la función de las hojas de las plantas con flores era, simplemente, dar sombra a los frutos en desarrollo. En el siglo xvII, Jan Baptista van Helmont realizó un experimento para probar la hipótesis de que las plantas crecían a partir del consumo de tierra. Plantó un pequeño sauce en una maceta que contenía 90,9 kg de tierra. A los cinco años, el sauce se convirtió en un árbol de 76,8 kg, pero sólo desaparecieron 0,06 kg de tierra de la maceta. Llegó a la conclusión de que el sauce había crecido a partir del agua que añadió regularmente a la maceta. Un siglo después, un fisiólogo inglés llamado Stephen Hales postuló que las plantas se nutren, sobre todo, del aire.

Hay algo de cierto en las tres hipótesis, pues el suelo, el agua y el aire contribuyen al crecimiento de las plantas (**fig. 37-2**). Las plantas extraen **nutrientes minerales** del suelo, elementos químicos esenciales, en forma de iones inorgánicos. Adquieren nitrógeno, por ejemplo, en forma de iones de nitrato (NO₃·). Sin embargo, los nutrientes minerales no aumentan mucho la masa total de una planta. El 80-90% de la planta es agua; la planta crece acumulando agua en las vacuolas centrales de sus células. El agua también suministra la mayoría de los átomos de hidrógeno y algunos átomos de oxígeno que la planta incorpora en las sustancias orgánicas mediante la fotosíntesis (fig. 10-4). Sin embargo, solo una pequeña fracción del agua que recibe una planta proporciona los átomos de las moléculas orgánicas. Por ejemplo, se estima que más del 90% del agua absorbida por la planta de maíz se pierde en la transpiración. El agua que retienen las plantas cumple tres funcio-



 \blacktriangle Fig. 37-2. Captación de nutrientes por una planta: revisión. A partir del CO₂, el H₂O y los minerales, el vegetal produce todas sus sustancias orgánicas. Véase también la figura 36-2.

nes: actúa como solvente, proporciona la mayor parte del volumen para la elongación de las células y mantiene la turgencia de las mismas, lo que da forma a los tejidos blandos. Por su peso, la mayor parte de las sustancias orgánicas de una planta no deriva del agua o de los minerales del suelo, sino del CO₂ que asimila del aire.

Podemos medir el contenido de agua comparando el peso de la planta antes y después de su desecación. Luego podemos analizar la composición química de los residuos secos. Las sustancias orgánicas representan el 96% del peso seco y las sustancias inorgánicas, el 4% restante. La mayor parte de las sustancias orgánicas son hidratos de carbono, incluida la celulosa de las paredes celulares. Los componentes de los hidratos de carbono —carbono, oxígeno e hidrógeno— son los elementos más abundantes en el peso seco de una planta. Algunas moléculas orgánicas contienen nitrógeno, azufre o fósforo, elementos que también son relativamente abundantes en las plantas.

Macronutrientes y micronutrientes

Aunque se han identificado más de 50 elementos químicos entre las sustancias inorgánicas de las plantas, no todos ellos son esenciales. Un elemento químico se considera un elemento esencial cuando es necesario para que la planta complete su ciclo de vida y produzca una nueva generación. Al estudiar la composición química de las plantas debemos distinguir entre los elementos esenciales y los que simplemente están presentes en la planta. En cierto modo, los elementos químicos de una planta reflejan la composición del suelo. Las plantas que crecen cerca de minas, por ejemplo, pueden contener oro o plata, pero estos minerales no tienen una función nutricional.

Para determinar cuáles son los elementos químicos esenciales, los investigadores utilizan cultivos hidropónicos, en los que las

plantas se cultivan en soluciones minerales, sin tierra (fig. 37-3). Estos estudios han ayudado a identificar 17 elementos esenciales requeridos en todos las plantas (cuadro 37-1).

Nueve de los elementos esenciales se denominan macronutrientes, pues las plantas los necesitan en cantidades relativamente grandes. Seis de ellos son los principales componentes de los compuestos orgánicos que forman la estructura de una planta: carbono, oxígeno, hidrógeno, nitrógeno, fósforo y azufre. Los otros tres macronutrientes son potasio, calcio y magnesio.

Los ocho elementos esenciales restantes se conocen como micronutrientes, pues se necesitan en cantidades muy pequeñas. Éstos son cloro, hierro, manganeso, boro, cinc, cobre, níquel y molibdeno. Los micronutrientes funcionan como cofactores, componentes no proteicos que intervienen en las reacciones enzimáticas (véase capítulo 8). El hierro, por ejemplo, es un componente metálico de los citocromos, proteínas de las cadenas de transporte de electrones de los cloroplastos y las mitocondrias. Las plantas requieren cantidades mínimas de micronutrientes, pues éstos tienen una función catalítica. Por ejemplo, los requerimientos de molibdeno, por ejemplo, son tan pequeños que hay solo un átomo de este raro elemento por cada 60 millones de átomos de hidrógeno en una planta desecada. Pero una deficiencia de molibdeno o de cualquier otro micronutriente puede debilitar o matar a la planta.

Figura 37-3

Tretodo de investigación Cultivo hidropónico

APLICACIÓN En el cultivo hidropónico la planta crece en una solución de minerales, sin tierra. Estos cultivos nos permiten identificar elementos esenciales para las plantas.

TÉCNICA

Las raíces de las plantas se embeben en soluciones aireadas de composición mineral conocida. La aireación del agua les
proporciona oxígeno a las raíces para la respiración celular. Se puede
omitir un mineral en particular, como el potasio, para investigar si éste es esencial.



síntomas de deficiencia del mismo, como retraso del crecimiento y cambio del color las hojas. Las deficiencias de distintos elementos pueden dar distintos síntomas que, a veces, ayudan a diagnosticar deficiencias minerales del suelo.

Cuadro 37-1. Elementos esenciales de las plantas			
Elemento	Forma disponible para las plantas	Masa de los tejidos secos	Funciones principales
Macronutrientes			
Carbono	CO ₂	45 %	Componente principal de los compuestos orgánicos vegetales
Oxígeno	CO ₂	45 %	Componente principal de los compuestos orgánicos vegetales
Hidrógeno	H ₂ O	6 %	Componente principal de los compuestos orgánicos vegetales
Nitrógeno	NO ₃ *, NH ₄ *	1,5 %	Componente de ácidos nucleicos, proteínas, hormonas, clorofila, coenzimas
Potasio	K+	1,0 %	Cofactor que participa en la síntesis de proteínas; principal soluto necesa- rio para el equilibrio de agua; funcionamiento de los estomas
Calcio	Ca ²⁺	0,5 %	Importante para la formación y estabilidad de las paredes celulares y para el mantenimiento de la estructura y permeabilidad de la membrana; activa a algunas enzimas; regula muchas respuestas de las células a los estímulos
Magnesio	Mg ²⁺	0,2 %	Componente de la clorofila; activa muchas enzimas
Fósforo	H ₂ PO ₄ -, HPO ₄ 2-	0,2 %	Componente de los ácidos nucleicos, fosfolípidos, ATP, varias coenzimas
Azufre	SO ₂ 2	0,1 %	Componente de proteínas, coenzimas
Micronutrientes			
Cloro	Cl	0,01 %	Necesario para la fotólisis del agua en la fotosíntesis; funciona en el equi- librio del agua
Hierro	Fe ³⁺ , Fe ²⁺	0,01 %	Componente de los citocromos; activa a algunas enzimas
Manganeso	Mn²+	0,005 %	Activa la formación de aminoácidos; activa a algunas enzimas; necesario para la fotólisis del agua en la fotosíntesis
Boro	H ₂ BO ₃ -	0,002 %	Cofactor en la sintesis de clorofila; puede participar en el transporte de hidratos de carbono y en la síntesis de ácidos nucleicos; desempeña un papel en el funcionamiento de la pared celular
Cinc	Zn ²⁺	0,002 %	Activo en la formación de la clorofila; activa a algunas enzimas
Cobre	Cu+, Cu ²⁺	< 0,001 %	Componente de muchas enzimas de reacciones redox y de biosíntesis de lignina
Niquel	Ni ²⁺	< 0,001 %	Cofactor de una enzima que funciona en el metabolismo de nitrógeno
Molibdeno	MoO ₄ 2-	< 0,0001 %	Esencial en la relación simbiótica con bacterias fijadoras de nitrógeno; co- factor que funciona en la reducción de nitrato

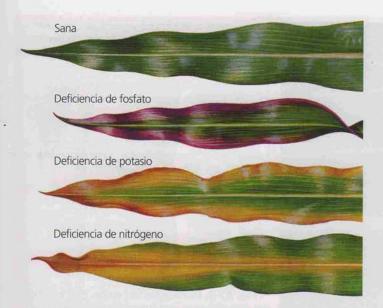
Síntomas de deficiencia mineral

Los síntomas de la deficiencia de un mineral dependen en parte de la función que cumple este mineral. Por ejemplo, una deficiencia de magnesio, componente de la clorofila, produce hojas de color amarillento, síntoma conocido como clorosis. En algunos casos, la relación entre la deficiencia de un mineral y sus síntomas es menos directa. Por ejemplo, la deficiencia de hierro puede producir clorosis, aunque la clorofila no contiene hierro, pues los iones de hierro son necesarios como cofactores en uno de los pasos enzimáticos de la síntesis de clorofila.

Los síntomas de deficiencia mineral no solo dependen de la función del nutriente, sino también de su movilidad en la planta. Un nutriente que se traslada libremente primero producirá síntomas en los órganos más antiguos, en primer lugar, pues los tejidos más jóvenes tienen mayor poder de atracción de los nutrientes escasos. Por ejemplo, el magnesio es relativamente móvil y llega, principalmente, a las hojas jóvenes. Por tanto, una planta con carencia de magnesio primero tendrá signos de clorosis en las hojas más antiguas. El mecanismo de la vía preferencial es la traslocación de la fuente al sumidero en el floema, pues los mi-

nerales se trasladan junto con el azúcar hacia los tejidos en crecimiento (fig. 36-18). En cambio, una deficiencia de un mineral relativamente inmóvil afectará primero las partes más jóvenes de la planta. Los tejidos más antiguos pueden tener cantidades adecuadas, que podrán retener durante los períodos de escasez. Por ejemplo, el hierro no se traslada libremente dentro de la planta, y una deficiencia de hierro producirá un color amarillento en las hojas más jóvenes, pero no afectará las hojas más antiguas.

Las deficiencias de nitrógeno, fósforo y potasio son más frecuentes. Las deficiencias de micronutrientes son menos frecuentes y tienden a producirse en ciertas regiones geográficas por diferencias en la composición del suelo. Un especialista en fisiología vegetal o un agricultor puede identificar los síntomas de deficiencia de un mineral y diagnosticar su causa (fig. 37-4). Una forma de confirmar el diagnóstico es analizando el contenido mineral de la planta y del suelo. La cantidad de un micronutriente necesaria para corregir una deficiencia es muy pequeña. Por ejemplo, una deficiencia de cinc en árboles frutales se puede curar clavando unos pocos clavos de cinc en el tronco del árbol. Es importante la moderación, ya que una sobredosis de nutrientes puede ser tóxica. El cultivo hidropónico garantiza la nutrición



A Fig. 37-4. Deficiencias minerales más frecuentes que se evidencia en las hojas de maíz. Las plantas con deficiencia de fosfato tienen márgenes de color rojo púrpura, especialmente, en las hojas más jóvenes. Las plantas con deficiencia de potasio presentan "llamas" o sequedad en los extremos y en los márgenes de las hojas más antiguas. La deficiencia de nitrógeno se detecta por el tinte amarillento que comienza en los extremos y avanza por el centro (línea media) de las hojas más antiquas.

mineral óptima, pues se utilizan soluciones de nutrientes que se pueden regular con precisión. Sin embargo, este método no se utiliza habitualmente en agricultura porque es más caro que el cultivo en tierra.

Evaluación de conceptos 🥭 🥒

- 1. Explique cómo se puede utilizar el cuadro 37-1 para confirmar la hipótesis de Hale, sin refutar la hipótesis de
- 2. ¿Son algunos elementos esenciales más importantes que otros? Justifique su respuesta.
- 3. ¿Se pueden diagnosticar todas las deficiencias minerales de una planta estudiando una sola hoja? Justifique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 5

La calidad del suelo es un factor importante para la distribución y el crecimiento de las plantas

Los principales factores que determinan si una planta en particular podrá crecer bien en un determinado lugar son, además del clima, la textura y la composición del suelo. La textura es la estructura general del suelo y se refiere a las cantidades relativas de partículas de suelo de distintos tamaños. La composición se refiere a los componentes químicos orgánicos e inorgánicos del suelo. Las plantas que crecen naturalmente en un determinado tipo de suelo están adaptadas a su textura y composición y pueden absorber agua y extraer los nutrientes minerales esenciales. A su vez, las plantas afectan al suelo, como veremos luego. La interfase suelo-plantas es una parte fundamental de los ciclos químicos que mantienen a los ecosistemas terrestres.

Textura y composición de los suelos

El suelo se origina por el desgaste de rocas sólidas. El congelamiento del agua que se filtra entre las grietas puede producir fracturas mecánicas de las rocas. Los ácidos disueltos en el agua también ayudan a la rotura química de las rocas. La invasión de microorganismos acelera los mecanismos de rotura mecánica y química de las rocas. Algunos organismos, por ejemplo, secretan ácidos que disuelven las rocas. Las raíces que crecen en las fisuras producen fracturas mecánicas. El resultado final de esta actividad es la formación de la capa superficial del suelo. Ésta se compone de una mezcla de partículas derivadas de rocas, de organismos vivos y de humus, que está formado por restos de sustancias orgánicas en descomposición. La capa de tierra superficial y el resto de las capas del suelo, llamadas también horizontes, se pueden observar en un corte vertical al cavar un pozo profundo (fig. 37-5). La primera capa del suelo, conocida también como horizonte A, es la más rica en sustancias orgánicas y, por tanto, es la más importante para el cultivo de vegetales.

La textura de la capa superficial del suelo depende del tamano de sus partículas, que se clasifican desde granos de arena hasta partículas de arcilla microscópicas. Los suelos más fértiles son los suelos francos, formados por cantidades, aproximadamente, iguales de arena, limo (partículas de tamaño intermedio) y arcilla. Los suelos francos poseen gran cantidad de partículas finas; esto proporciona una gran superficie que permite retener agua y minerales que se adhieren a las partículas. Pero también poseen partículas gruesas que forman espacios de aire que contienen oxígeno que las raíces pueden utilizar para la respiración celular. Si el suelo no drena en forma adecuada, las raíces se ahogan pues los espacios de aire se reemplazan por agua; las raíces también pueden sufrir el ataque de mohos favorecidos por los suelos empapados. Éste es un peligro frecuente en plantas hogareñas en

macetas mal drenadas y con riego excesivo.

El suelo tiene componentes orgánicos y minerales. La capa superficial alberga una enorme cantidad y variedad de organismos. Una cucharadita de esta tierra posee cerca de 5 mil millones de bacterias que cohabitan con diversos hongos, algas y otros protistas, insectos, lombrices de tierra, nematodos y raíces de plantas. Las actividades de todos estos organismos afectan a las propiedades físicas y químicas del suelo. Por ejemplo, las lombrices de tierra, se entierran y remueven la tierra, y así ayudan al recambio y a la aireación del suelo. Además, agregan mucus que mantiene unidas a las partículas finas del suelo. Mientras tanto, el metabolismo de las bacterias altera la composición mineral del suelo. Las raíces de las plantas también pueden afectar la composición y la textura del suelo. Por ejemplo, liberan ácidos orgánicos que afectan el pH del suelo y refuerzan el suelo contra la erosión.

El humus, componente importante de la capa superficial del suelo, está compuesto por sustancias orgánicas en descomposición formadas por la acción de bacterias y hongos sobre organismos muertos, heces, hojas caídas y otros restos orgánicos. El humus evita que la arcilla se compacte y forma un suelo que retiene agua pero a la vez es suficientemente poroso como para permitir la aireación adecuada de las raíces. El humus es también re-



El horizonte A es la capa superficial del suelo, una mezcla de rocas desmenuzadas de diversas texturas, organismos vivos y sustancias orgánicas en descomposición.

El horizonte B contiene menor cantidad de sustancia orgánica que el horizonte A y menor cantidad de agua.

El horizonte C, compuesto sobre todo por rocas parcialmente desmenuzadas, sirve como sustancia "madre" para las capas superiores del suelo.

▼Fig. 37-5. Horizontes del suelo. Este investigador está tomando una fotografía de un perfil vertical de tres capas u horizontes del suelo.

servorio de nutrientes minerales que retornan gradualmente al suelo por la acción de microorganismos que descomponen la materia orgánica.

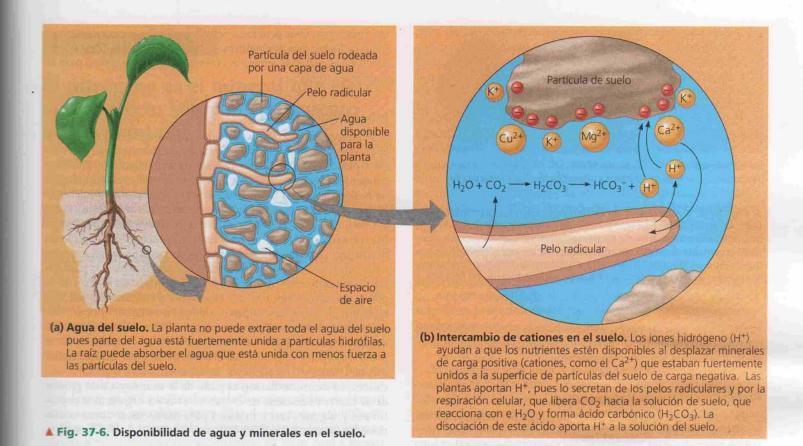
Después de una lluvia fuerte, el agua drena entre los grandes espacios del suelo, pero los espacios pequeños retienen agua por la atracción que ésta ejerce sobre las superficies de carga negativa de la arcilla y de otras partículas del suelo. Parte del agua se adhiere tan fuertemente a las partículas del suelo que no puede ser absorbida por las plantas. Las plantas pueden absorber la lámina de agua que está unida con menos fuerza a las partículas (fig. 37-6a). No es agua pura sino una solución de suelo que contiene minerales disueltos en forma de iones. Las raíces absorben esta solución.

Para que las raíces estas puedan absorber los iones minerales deben liberarse de las partículas del suelo hacia la solución del suelo. Los iones negativos (aniones) -como el nitrato (NO3-), fosfato, (H2PO4-) y sulfato (SO42-)- no están unidos fuertemente a las partículas de suelo de carga negativa y, por consiguiente, se liberan con facilidad. Sin embargo, durante una lluvia fuerte o por riego fuerte son rápidamente filtrados (drenados) al agua del suelo y se dificulta su captación por las raíces. Los iones con carga positiva (cationes) -como el potasio (K+), el calcio (Ca2+) y el magnesio (Mg2+)- se unen a las superficies de las partículas del suelo y, por tanto, es menos probable que sean filtrados. Los cationes minerales pueden absorberse cuando entran en la solución de suelo después de ser desplazados de las partículas del suelo por los cationes en forma de H+. Las raíces estimulan este proceso, llamado intercambio de cationes, al agregar H+ a la solución de suelo (fig. 37-6b).

Conservación del suelo y agricultura sustentable

Un suelo puede tardar siglos en ser fértil por acción del desgaste de las rocas y por acumulación de sustancias orgánicas, pero el manejo inadecuado de los seres humanos puede destruir esa fertilidad en unos pocos años. En la historia de la humanidad, el tratamiento inadecuado de los suelos es un problema recurrente. Un ejemplo es el "Dust Bowl", un desastre ecológico y humano que sucedió en la región de las Grandes Planicies del sudoeste de los Estados Unidos en la década de 1930. Antes de la llegada de los agricultores, la región estaba cubierta por pastos duros que mantenían el suelo en su lugar, a pesar de las largas y recurrentes sequías y lluvias torrenciales características de la región. Sin embargo, a finales del siglo xix y comienzos del siglo xx se establecieron en la región nuevos pobladores que comenzaron a plantar trigo y a criar ganado vacuno. El uso de la tierra dejó la capa superficial del suelo expuesta a la erosión por los vientos que soplan en la región. En los años siguientes hubo sequías que agravaron el problema. Gran parte del suelo fue arrastrada y millones de hectáreas de campo quedaron inutilizadas. Cientos de miles de personas se vieron forzadas a abandonar sus hogares y sus tierras. John Steinbeck inmortalizó esta grave situación en "The grapes of wrath". Si se hubieran tomado medidas para conservar el suelo se habría conservado la fertilidad y mantenido la productividad de la agricultura.

Para comprender la conservación del suelo, ante todo, debemos recordar que la agricultura solo puede mantenerse gracias a la intervención del ser humano. En bosques, praderas, y en otros ecosistemas naturales, los nutrientes minerales se reciclan por descomposición de las sustancias orgánicas del suelo. En cambio, cuando los agricultores cosechan los cultivos, se desvían elementos esenciales del ciclo químico en ese lugar. En general, la agricultura reduce el contenido mineral del suelo. Para producir 1 000 kg de granos de trigo, el suelo pierde hasta 20 kg de nitrógeno, 4 kg de fósforo y 4,5 kg de potasio. Cada año, la fertilidad del suelo disminuye, a menos que los minerales perdidos, como el nitrógeno, el fósforo y el potasio se reemplacen con fertilizantes. Muchos cultivos también utilizan mucha más agua que la vegetación natural que crecía en esa región y los agricultores deben regar el suelo. Tres metas importantes para la conservación del suelo son la fertilización prudente, un riego bien planificado y la prevención de la erosión. La conservación del suelo se debe complementar con su recuperación y restaurar la productividad agrícola del suelo agotado o dañado. Más del 30% de las tierras agrícolas del mundo tienen baja productividad debido a malas condiciones del suelo, como la contaminación química, la deficiencia de minerales, la acidez, la salinidad y el drenaje inapropiado.



Fertilizantes

Es posible que, en la prehistoria, los agricultores hayan comenzado a fertilizar sus campos, al observar que el pasto crecia más rápido y más verde en los sitios donde defecaban los animales. En la actualidad, en los países desarrollados, la mayoría de los agricultores utilizan fertilizantes comerciales que contienen minerales extraídos de minas o preparados de forma industrial. Estos fertilizantes suelen estar enriquecidos con nitrógeno, fósforo y potasio, que son los macronutrientes comúnmente deficientes en la mayoría de los suelos agrícolas y de jardines. Los fertilizantes se marcan con un código de tres números llamado porcentaje N-P-K, que indica el contenido de estos minerales. Por ejemplo, un fertilizante marcado como 15-10-5" posee 15% de nitrógeno (como amoníaco o nitrato), 10% de fósforo (como ácido fosfórico) y 5% de potasio (como potasa).

El estiércol, la harina de pescado y el *compost* son fertilizantes orgánicos" pues son de origen biológico y contienen sustancias orgánicas, en descomposición. Pero para que las plantas puedan utilizar las sustancias orgánicas, éstas se deben descomponer y transformar en sustancias inorgánicas que puedan ser absorbidas por las raíces. Los minerales que la planta extrae se encuentran en forma similar, provengan de fertilizantes orgánicos o de sustancias químicas. Pero los fertilizantes orgánicos liberan los minerales de forma gradual, mientras que los productos comerciales se encuentran disponibles de forma inmediata pero no son retenidos en el suelo durante mucho tiempo. El exceso de minerales que no absorben las raíces se desperdicia, pues la lluvia o el riego los arrastran. Los minerales drenados pueden contaminar el agua subterránea, arroyos y lagos, lo que empeora aun más la situación.

Se están realizando investigaciones en agricultura para encontrar el modo de mantener el rendimiento de los cultivos y a la vez reducir la cantidad de fertilizantes. Un enfoque es la producción de plantas "inteligentes" mediante ingeniería genética que informen al agricultor de cuándo es inminente la deficiencia de un nutriente, pero antes de que se produzca el daño (fig. 37-7). Un tipo de planta inteligente utiliza un promotor (una secuencia de DNA que indica en dónde debe comenzar la transcripción) que une más rápidamente la RNA polimerasa (la enzima que dirige la transcripción) cuando comienza a descender el contenido de fósforo de los tejidos de la planta. Este promotor está unido a un gen informador que lleva a la producción de un pigmento azul en las células de la hoja. Cuando las hojas de estas plantas inteligentes desarrollan un tinte azulado, el agricultor sabe que es el momento de agregar un fertilizante con fosfato.

Para fertilizar de forma sensata, el agricultor debe calcular el pH del suelo, pues éste puede afectar el intercambio de cationes y la forma química de los minerales. En algunos casos, un elemento esencial puede estar unido muy estrechamente a partículas de arcilla o encontrarse en una forma química que la planta no puede absorber. En esos casos, aunque el elemento abunde en el suelo, las plantas carecen de él. El manejo del pH del suelo es delicado; un cambio en la concentración de H⁺ puede aumentar la disponibilidad de un mineral y disminuir la de otro mineral. Por ejemplo, a un pH de 8, la planta puede absorber calcio, pero casi no puede absorber hierro. El pH del suelo debe adecuarse a las necesidades minerales de los cultivos. Si el suelo es demasiado alcalino, el agregado de sulfato disminuirá el pH. Un suelo demasiado ácido puede ajustarse agregando calcio (en forma de carbonato de calcio o hidróxido de calcio).

El principal problema de los suelos ácidos, en particular en zonas tropicales, es que el aluminio se disuelve a un pH bajo y se



Sin deficiencia de fósforo



Deficiencia de fósforo incipiente



Deficiencia de fósforo bien establecida

▲ Fig. 37-7. Advertencia de deficiencias en plantas "inteligentes". Algunas plantas han sido modificdas genéticamente para detectar una deficiencia inminente de nutrientes antes de que se produzca un daño irreparable o retraso del crecimiento. Por ejemplo, después de un tratamiento de laboratorio, la planta experimental *Arabidopsis* desarrolla un color azul en respuesta a una deficiencia inminente de fosfato.

vuelve tóxico para las raíces. Algunas plantas pueden neutralizar un nivel alto de aluminio secretando aniones orgánicos que se unen al aluminio y lo vuelven inocuo.

Riego

El agua es casi siempre el factor limitante del crecimiento de las plantas. El riego puede transformar un desierto en un jardín, pero la agricultura en regiones áridas agota los recursos de agua. En el sudoeste de los Estados Unidos, muchos ríos se han reducido de forma drástica por la derivación de agua para el riego. Otro problema es que el riego en una región árida puede convertir el suelo en salado hasta el punto de volverlo completamente infértil. Las sales disueltas en el agua de irrigación se acumulan en el suelo al evaporarse el agua, y el potencial de agua de la solución del suelo se torna más negativo. Esto disminuye la captación de agua al disminuir el gradiente de potencial de agua entre el suelo y las raíces (véase cap. 36).

A medida que crece la población mundial, se cultivan más hectáreas de tierras áridas. Los nuevos métodos de irrigación reducen el riesgo de escasez de agua o de pérdida de tierras por salinización (acumulación de sales). En muchos cultivos del oeste

de los Estados Unidos se utiliza el riego por goteo, que reduce la evaporación. En otro enfoque, los criadores de plantas están desarrollando variedades de plantas que requieren menos cantidad de agua.

Erosión

Solo en los Estados Unidos se pierde cada año parte de la capa superficial del suelo de miles de hectáreas de campo por acción del agua y del viento. Esta erosión se puede prevenir tomando ciertas precauciones, como la plantación de hileras de árboles como cortavientos, cultivos en terraza en las laderas de las montañas, y cultivos en contorno (fig. 37-8). Los cultivos como la alfalfa y el trigo son una buena cubierta para el suelo, y lo protegen mejor que el maíz y otros cultivos que se plantan en surcos más espaciados.

El suelo bien manejado es un recurso renovable en el que los agricultores pueden cultivar alimentos durante muchas generaciones. El objetivo del tratamiento del suelo es lograr una **agricultura sustentable**. Esto implica el uso de diversos métodos agrícolas conservacionistas, seguros para el ambiente y rentables.

Rehabilitación del suelo

Algunas zonas no son adecuadas para la agricultura debido a la contaminación del suelo o de las aguas subterráneas con metales pesados tóxicos o con contaminantes orgánicos. Tradicionalmente, la rehabilitación del suelo se centraba en tecnologías no biológicas, como la eliminación y el almacenamiento del suelo contaminado como relleno, pero estas técnicas son muy caras y, a menudo, alteran el paisaje. Existe un nuevo método llamado fitorremediación, que se basa en una tecnología biológica, no destructiva, que intenta rehabilitar áreas contaminadas a menor coste, utilizando la notable capacidad de algunas plantas para extraer contaminantes del suelo y concentrarlos en partes de la planta que se pueden eliminar fácilmente y en forma segura. Por ejemplo, el carraspique alpino (Thlaspi caerulescens) puede acumular cinc en sus retoños en concentraciones 300 veces más altas que lo que pueden tolerar la mayoría de las plantas. Estas plantas son prometedoras para la limpieza de áreas contaminadas con emisiones de fundiciones, trabajos en minas o pruebas nucleares. La fitorremediación es parte de la tecnología más general de la biorremediación, en la que se utilizan organismos procariontes y, algunas veces, protistas para desintoxicar zonas contaminadas (véanse caps. 27 y 55).

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Cuáles son las características generales de un buen suelo?
- 2. Explique cómo se puede aplicar la frase "lo bueno, si breve, dos veces bueno" al riego y a la fertilización de los vegetales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



▲ Fig. 37-8. Cultivos en contorno. Estos cultivos en Wisconsin se plantan en hileras concéntricas y no a lo largo de la colina. Esta forma de cultivo ayuda a disminuir la pérdida de agua y la erosión de la capa superficial del suelo luego de grandes lluvias.

Concepto 37-3

El nitrógeno es el mineral que ejerce mayor efecto sobre el crecimiento de las plantas

De todos los nutrientes minerales, el nitrógeno es el que contribuye en mayor medida al crecimiento de las plantas y al rendimiento de los cultivos. Las plantas requieren nitrógeno como componente importante de las proteínas, ácidos nucleicos, clorofila y otras moléculas orgánicas importantes.

Bacterias del suelo y disponibilidad de nitrógeno

Es irónico que las plantas puedan sufrir deficiencia de nitrógeno habiendo en la atmósfera casi un 80% de este elemento. Sin embargo, el nitrógeno atmosférico está en forma de N_2 gaseoso, una forma que las plantas no pueden utilizar. Para que la planta pueda absorber nitrógeno, éste debe convertirse primero en amoniones (NH_4^+) o en nitrato (NO_3^-).

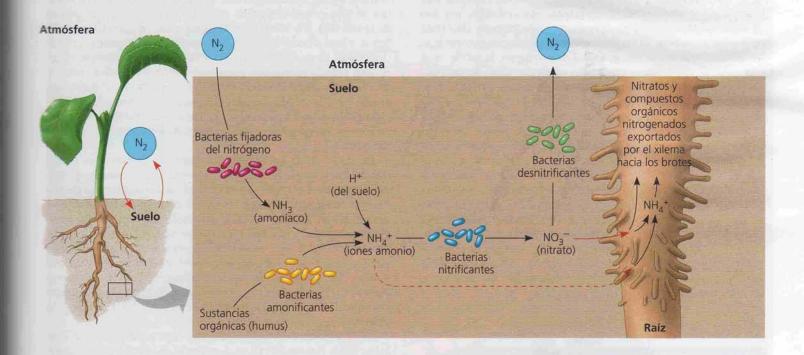
A diferencia de otros minerales, el NH₄+ y el NO₃· del suelo no derivan de la descomposición de las rocas. A corto plazo, la principal fuente de estos minerales es la descomposición de humus que realizan los microbios, entre ellos, las bacterias amonificantes (fig. 37-9). A través de la descomposición de las proteínas y otros compuestos orgánicos, el nitrógeno de éstos pasa a formar

parte de compuestos inorgánicos que las raíces de las plantas absorben como minerales. De este modo, se recicla el nitrógeno. Parte del nitrógeno se pierde por acción de las bacterias desnitrificantes del suelo que convierten el NO₃- en N₂, que se difunde desde el suelo hacia la atmósfera. Sin embargo, existen otras bacterias llamadas bacterias fijadoras de nitrógeno que restituyen el nitrógeno mineral al suelo mediante un proceso metabólico llamado fijación de nitrógeno, en el que convierten el N₂ de la atmósfera en NH₃ (amoníaco). En el capítulo 54 se explica con detalle el ciclo completo del nitrógeno en el ecosistema. Aquí solo nos referiremos a la fijación de nitrógeno y al resto de los pasos que conducen a la asimilación de nitrógeno en las plantas.

La vida en la Tierra depende de la fijación de nitrógeno, un proceso que realizan solo algunas especies bacterianas. Varias de estas especies viven libremente en el suelo y otras viven en las raíces de las plantas en relación simbiótica con ellas (en la próxima sección explicaremos con mayor detalle estas relaciones). La conversión del nitrógeno atmosférico (N2) en amoníaco (NH3) es un proceso complicado que tiene varias etapas, pero podemos simplificar la fijación de nitrógeno indicando solo los reactivos y productos:

$$N_2 + 8e^2 + 8H^4 + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16P_1$$

El complejo enzimático **nitrogenasa** cataliza la secuencia completa de la reacción, que reduce N₂ a NH₃ mediante la adición de electrones y H+. Observe que la fijación de nitrógeno implica un gran gasto de energía metabólica. La bacteria debe gastar ocho moléculas de ATP por cada molécula de amoníaco sintetizada. Las bacterias fijadoras del nitrógeno, por tanto, son más abun-



▲ Fig. 37-9. El papel de las bacterias del suelo en la nutrición de nitrógeno en las plantas. Hay dos tipos de bacterias del suelo que permiten que la planta pueda absorber amoníaco: las bacterias que fijan el N₂ atmosférico (bacterias fijadoras de nitrógeno) y las

que descomponen sustancias orgánicas (bacterias amonificantes). Aunque las plantas absorben parte de los iones amonio del suelo, absorben sobre todo, nitrato, que se produce a partir del amonio por acción de las bacterias nitrificantes. Las plantas reducen nuevamente

el nitrato a amonio y luego incorporan el nitrógeno a los compuestos orgánicos. El xilema transporta el nitrógeno desde las raíces hacia los brotes en forma de nitrato, aminoácidos y diversos compuestos orgánicos, según la especie. dantes en suelos ricos en sustancias orgánicas, que proporcionan combustible para la respiración celular para generar ATP.

En la solución del suelo, el amoníaco toma otro ion hidrógeno para formar un ion amonio (NH₄+), que las plantas son capaces de absorber. Sin embargo, las plantas adquieren el nitrógeno, sobre todo, en forma de nitrato (NO₃-), que se produce en el suelo por acción de las bacterias nitrificantes que oxidan al amoníaco (fig. 37-9). Una vez que las raíces absorben nitrato, actúa sobre él una enzima vegetal que reduce el nitrato nuevamente a amoníaco, y otras enzimas lo incorporan a los aminoácidos y otros compuestos orgánicos. La mayoría de las especies vegetales exportan nitrógeno desde las raíces hasta los brotes a través del xilema, en forma de nitrato o de compuestos orgánicos sintetizados en las raíces.

Mejoramiento del rendimiento proteico de los cultivos

La incorporación de nitrógeno fijado por las plantas a las proteínas y a otras sustancias orgánicas ejerce un fuerte impacto sobre la salud humana, pues la forma más frecuente de desnutrición es la deficiencia de proteínas. La mayoría de las personas del mundo, especialmente en los países en desarrollo, tienen una dieta predominantemente vegetariana, por lo que dependen de los vegetales para la ingestión de proteínas. Lamentablemente, muchas plantas tienen un contenido proteíco muy bajo y sus proteínas carecen de uno o más aminoácidos necesarios en la dieta del ser humano (fig. 41-10). Uno de los principales objetivos de la investigación en agricultura es el mejoramiento de la calidad y la cantidad de proteínas de los cultivos.

El cruzamiento de plantas ha producido nuevas variedades de maíz, trigo y arroz ricos en proteínas. Sin embargo, muchas de estas "súper" variedades tienen una extraordinaria demanda de nitrógeno, que se suministra mediante fertilizantes comerciales. Al igual que la fijación biológica de nitrógeno, la producción industrial de amoníaco y nitrato del nitrógeno atmosférico consume gran cantidad de energía. Una fábrica química de fertilizantes consume grandes cantidades de combustibles fósiles. Los países que más necesitan estos cultivos ricos en proteínas son, por lo general, los que menos posibilidad tienen de pagar el coste del combustible. En el futuro, el coste de los fertilizantes comerciales podrá disminuir gracias al uso de nuevos catalizadores basados en el mecanismo por el cual la nitrogenasa fija el nitrógeno. Hace algunos años, los bioquímicos determinaron la estructura de la nitrogenasa en Rhizobium, un género de bacterias fijadoras de nitrógeno, y se obtuvo un modelo para poder diseñar, mediante ingenieria química, catalizadores que imiten a los de la naturaleza. Otra estrategia que podría ayudar a aumentar el rendimiento proteico de los cultivos es mejorar la productividad de la fijación de nitrógeno simbiótico, un proceso que examinaremos en la siguiente sección.

Evaluación de conceptos 3

1. Explique por qué las bacterias fijadoras de nitrógeno son esenciales para la salud humana.

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Concepto 37-4

Las adaptaciones nutricionales de las plantas a menudo conllevan relaciones con otros organismos

Muchas plantas tienen adaptaciones nutricionales en las que participan otros organismos. Dos de estas relaciones son mutualistas: la fijación simbiótica de nitrógeno, en la que participan las raíces de la planta y bacterias, y las micorrizas, en las que participan las raíces vegetales y los hongos. Después de examinar estas relaciones de beneficio mutuo estudiaremos adaptaciones unilaterales y poco comunes: los epifitos, las plantas parásitas y las plantas carnívoras.

El papel de las bacterias en la fijación simbiótica de nitrógeno

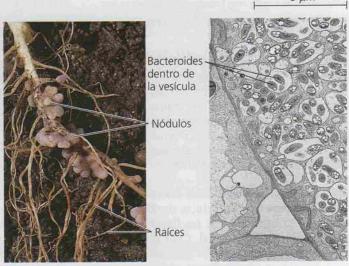
Las relaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno permiten a algunas especies vegetales tener una fuente incorporada de nitrógeno fijado para asimilar en compuestos orgánicos. Desde la perspectiva agrícola, la simbiosis más importante y eficaz entre bacterias fijadoras de nitrógeno y plantas es la de la familia de las legumbres, entre ellas, los guisantes, las alubias, la soja, el cacahuete, la alfalfa y el trébol.

Las raíces de las legumbres poseen nódulos compuestos por células vegetales "infectadas" por la bacteria fijadora de nitrógeno *Rhyzobium* (habitante de las raíces) (fig. 37-10a). Dentro del nódulo, las bacterias *Rhyzobium* toman la forma de bacteroides que se encuentran dentro de vesículas formadas por las células de la raíz (fig. 37-10b). Estas bacterias pueden fijar el N₂ atmosférico y convertirlo en amoníaco, que la planta puede utilizar (fig. 37-9). La simbiosis legumbre-*Rhizobium* genera más nitrógeno útil para la planta que todos los fertilizantes industriales, y proporciona las cantidades exactas de nitrógeno en el momento exacto y sin coste alguno para el agricultor. Además de proporcionar nitrógeno a la legumbre, la fijación simbiótica de nitrógeno disminuye en gran medida el gasto en fertilizantes para futuros cultivos.

La ubicación de los bacteroides dentro de células vivas no fotosintéticas favorece la fijación de nitrógeno, que requiere un medio anaerobio. Las capas externas lignificadas también pueden limitar el intercambio gaseoso. Algunos nódulos de las raíces son rojizos debido a la presencia de una molécula llamada leghemoglobina (leg- de "legumbre"), una proteína que contiene hierro y que se une de forma reversible al oxígeno (al igual que la hemoglobina en los glóbulos rojos humanos). Esta proteína es un "regulador" del oxígeno, que ayuda a mantener baja la concentración de $\rm O_2$ libre y regula el suministro de oxígeno para la intensa respiración que la bacteria requiere para producir ATP para la fijación del nitrógeno.

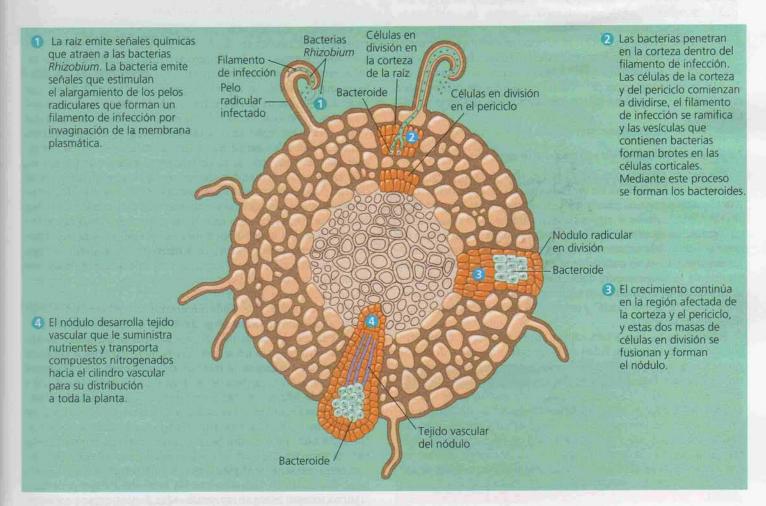
Cada legumbre se asocia con una cepa particular de *Rhizobium*. En la **figura 37-11** se describe el desarrollo de un nódulo de la raíz después de que la bacteria penetra a través de lo que se denomina un filamento de infección. La relación simbiótica entre una legumbre y las bacterias fijadoras del nitrógeno es mutualista, pues las bacterias proporcionan a la planta nitrógeno fijado y la planta le proporciona a la bacteria hidratos de carbono y otros compuestos orgánicos. Los nódulos utilizan la mayor parte del amoníaco producido por fijación simbiótica de nitrógeno

Fig. 37-10. Nódulos radiculares en las legumbres.



(a) Raíz de una planta de guisantes. En la raíz se observan los nódulos que contienen bacterias Rhizobium. Las bacterias fijan nitrógeno y obtienen productos fotosintéticos elaborados por la planta.

(b) Bacteroides en un nódulo radicular de una planta de soja. En esta imagen de MET se observa una célula de un nódulo radicular de una planta de soja llena de vesículas con bacteroides. Las células de la izquierda no están infectadas.



▲ Fig. 37-11. Desarrollo de un nódulo radicular en una planta de soja.

para fabricar aminoácidos, que luego son transportados hacia los brotes a través del xilema.

Biología molecular de la formación de un nódulo radicular

¿Cómo reconoce una especie de legumbre a una determinada cepa de *Rhizobium* entre todas las cepas bacterianas del suelo? Y ¿Cómo se desarrolla un nódulo a partir del encuentro con ese *Rhizobium* específico? Basándose en estas dos preguntas, los investigadores han descubierto un "diálogo químico" entre las bacterias y la raíz. Cada uno responde a las señales químicas del otro expresando ciertos genes cuyos productos contribuyen a la formación del nódulo.

La planta inicia la comunicación cuando sus raíces secretan flavonoides, moléculas que penetran en células de Rhizobium que viven cerca de la raíz. La estructura de los flavonoides es variable, lo que le da especificidad a la señal. Cada especie de legumbre secreta un flavonoide en particular que solo puede ser detectado y absorbido por una determinada cepa de Rhizobium. La señal de la planta activa una proteína reguladora de un gen en la bacteria, que, a su vez, activa un grupo de genes bacterianos llamados nod, genes de "nodulación". Estos genes nod producen enzimas que catalizan la producción de moléculas específicas de la especie, llamadas factores Nod. Los factores Nod, secretados por las células bacterianas, dan la señal para que la raíz inicie el proceso de infección que permite a Rhizobium penetrar en ella y comenzar a formar el nódulo radicular. Las respuestas de la planta requieren la activación de genes llamados genes de nodulina temprana a través de una vía de transducción de señales en la que participa el Ca2+ como segundo mensajero (véase cap. 11). Mediante la comprensión de la biología molecular de la formación del nódulo radicular, los investigadores intentan descubrir cómo inducir la captación de Rhizobium y la formación del nódulo en plantas de cultivo que, normalmente, no poseen relaciones simbióticas fijadoras de nitrógeno.

La fijación simbiótica de nitrógeno y la agricultura

Los beneficios agrícolas de la fijación simbiótica de nitrógeno son la base de la **rotación de los cultivos**. En esta práctica se cultiva el primer año una planta no leguminosa, como el maíz, y al año siguiente, alfalfa o alguna otra legumbre para restaurar la concentración de nitrógeno fijado en el suelo. Para asegurarse de que las legumbres encuentren su *Rhizobium* específico se remojan las semillas en un cultivo de la bacteria o se espolvorean con esporas de la bacteria antes de sembrarlas. En lugar de cosecharse, el cultivo de legumbres se entierra, de modo que se descompone como "estiércol verde" y así disminuye la necesidad de fertilizantes industriales.

Además de las legumbres existen muchas familias de plantas con especies que se benefician de la fijación simbiótica de nitrógeno. Por ejemplo, los árboles de aliso y ciertos tipos de césped tropical poseen bacterias grampositivas del grupo de los actinomicetos (fig. 27-13). El arroz, un cultivo de gran importancia comercial, se beneficia de forma indirecta de la fijación simbiótica de nitrógeno. Se cultiva un helecho acuático flotante, llamado Azolla, que posee cianobacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno que aumentan la fertilidad del arrozal. Al crecer, el arroz da sombra y destruye el helecho Azolla, y la descomposición de esta sustancia orgánica agrega nuevos compuestos de nitrógeno al arrozal.

Micorrizas y nutrición vegetal

Las micorrizas ("raíces hongos") son raíces modificadas formadas por asociaciones mutualistas de hongos y raíces (figs. 31-15 y 36-10). Los hongos se benefician con el suministro de azúcar de la planta huésped. A cambio, el hongo aumenta la superficie de absorción de agua y absorbe de forma selectiva fosfato y otros minerales del suelo que son utilizados por la planta. Los hongos de las micorrizas secretan también factores de crecimiento que estimulan el crecimiento y la ramificación de las raíces, y antibióticos que pueden ayudar a proteger a la planta de las bacterias patógenas y de los hongos del suelo.

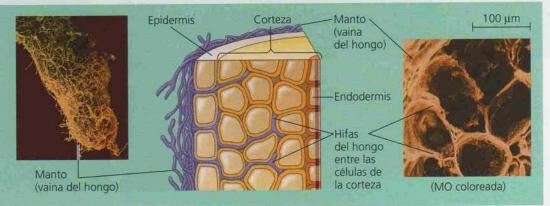
Las micorrizas no son raras, se forman en la mayoría de las especies vegetales. En realidad, esta simbiosis entre vegetal y hongo podría haber sido una de las adaptaciones evolutivas que permitieron a las plantas colonizar la tierra en primer lugar. En las raíces fosilizadas de algunas de las primeras plantas se ven micorrizas. Cuando los ecosistemas terrestres eran jóvenes, el suelo probablemente no era muy rico en nutrientes. Es posible que los hongos de las micorrizas, que son más eficientes en la absorción de minerales que las raíces mismas, hayan ayudado a la nutrición de las primeras plantas. Incluso hoy, las primeras plantas que se establecen en suelos pobres en nutrientes, como campos labrados abandonados o colinas erosionadas, son ricas en micorrizas.

Los dos tipos principales de micorrizas

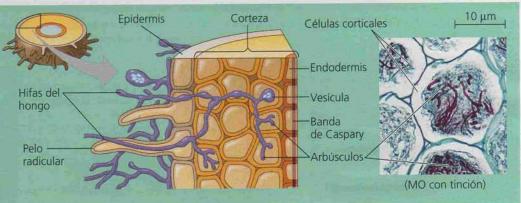
Las raíces modificadas que se forman por la simbiosis de hongos y plantas tienen dos formas principales: ectomicorrizas y endomicorrizas. En las ectomicorrizas, el micelio (masa de hifas ramificadas; véase el capítulo 31) forma una lámina densa, o manto, sobre la superficie de la raíz (fig. 37-12a). Las hifas de los hongos se extienden desde el manto hacía el suelo y aumentan en gran medida la superficie de absorción de agua y minerales. Las hifas crecen también dentro de la corteza de la raíz. Estas hifas no penetran en las células de la raíz, sino que forman una red en el apoplasto, o espacio extracelular, que facilita el intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta. En comparación con las raíces "no infectadas" las ectomicorrizas son más gruesas, más cortas y más ramificadas. No forman pelos radiculares, que serían superfluos dada la extensa superficie del micelio del hongo. Cerca del 10% de las familias de plantas poseen especies formadoras de ectomicorrizas, y la gran mayoría de estas especies son leñosas, entre ellas, los miembros de las familias de pinos, cipreses, robles, nogales, sauces, abedules y eucaliptus.

Por el contrario, las **endomicorrizas** no poseen un manto denso alrededor de la raíz **(fig. 37-12b)**. Se necesita un micorscopio para ver las finas hifas del hongo que se extienden desde el suelo hacia dentro de la raíz. Las hifas se extienden también dentro de las células de la raíz (de ahí el nombre de *endo*micorrizas), pues digieren pequeños trozos de la pared celular. Sin embargo, la hifa del hongo no perfora la membrana plasmática ni penetra en el citoplasma de la célula. Crece dentro de un tubo formado por la invaginación de la membrana de las células de la raíz. Esto es similar a lo que ocurre si introducimos suavemente un dedo en un globo inflado; las hifas del hongo son como el dedo, y el globo es como la membrana de las células de las raíces. Una vez que las hifas del hongo penetran, algunas forman estructuras ramificadas densas como pequeños árboles, llamadas arbúsculos (árboles pequeños), que son im-

(a) Ectomicorrizas. El manto del micelio del hongo forma una vaina alrededor de la raíz. Las hifas del hongo se extienden desde el manto hacia el suelo, y absorben agua y minerales, especialmente fosfato. Las hifas también se extienden dentro de los espacios extracelulares de la corteza de la raíz y proporcionan una superficie extensa para el intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta huésped.



(b) Endomicorrizas. No se forma un manto alrededor de la raíz, sino que las hifas microscópicas del hongo se extienden dentro de la raíz. Dentro de la corteza de la raíz, el hongo entra en contacto con la planta a través de las ramificaciones de las hifas que forman arbúsculos, lo que le proporciona una enorme superficie de contacto para el intercambio de nutrientes. Las hifas penetran en las paredes celulares de las células de la corteza, pero no penetran la membrana plasmática.



▲ Fig. 37-12. Micorrizas.

portantes zonas de transferencia de nutrientes entre el hongo la planta. Las hifas también pueden formar vesículas ovales, que almacenan alimento para el hongo. A simple vista, las endomicorrizas parecen raíces "normales" con pelos radiculares, pero si se observan al microscopio, se descubre una relación simbiótica de enorme importancia para la nutrición de la planta. Las endomicorrizas son mucho más frecuentes que las ectomicorrizas y están presentes en más del 85% de las especies vegetales, incluidos importantes cultivos como el maíz, el trigo y las legumbres.

Importancia de las micorrizas en la agricultura

Las raíces se pueden transformar en micorrizas solo si se ponen en contacto con la especie de hongo apropiada. En la mayoría de los ecosistemas naturales, estos hongos están presentes en el suelo, y las plantaciones desarrollan micorrizas. Pero si se recogen las semillas de un medio y se plantan en otro suelo, las plantas tendrán signos de desnutrición (en particular, deficiencia de fósforo) por ausencia de los socios que forman las micorrizas. En experimentos en los que se fumiga para destruir los hongos del suelo, se observan resultados similares. Los resultados de estos experimentos ya se están aplicando en la agricultura y en los bosques. Por ejemplo, la inoculación de semillas de pino con esporas de hongos micorrizas promueve la formación de micorrizas en las plantaciones. Las plantaciones de pinos infectados cre-

cen más vigorosas que los árboles que no participan de esta asociación con hongos.

Plantas epifitas, parásitas y carnívoras

Casi todas las especies de plantas establecen relaciones mutualistas con hongos, bacterias o ambos. Existen algunas plantas que poseen adaptaciones nutricionales que les permiten utilizar otros organismos en forma no mutualista, aunque son más raras. En la **figura 37-13** se muestra un resumen de tres tipos de adaptaciones poco usuales: plantas epifitas, parásitas y carnívoras.

Evaluación de conceptos



- Compare y contraste los nódulos radiculares y las micorrizas
- 2. Contraste las epifitas con las plantas parásitas.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Exploración de las adaptaciones nutricionales inusuales en las plantas

EPIFITAS

Una epifita (del griego *epi*, sobre, *phyton*, planta) se alimenta por sí misma pero crece sobre otra planta, generalmente, unida a las ramas o troncos de otros árboles. Las epifitas absorben agua y minerales de la lluvia, principalmente, a través de las hojas y no de las raices. Algunos ejemplos son el helecho cuerno de ciervo y muchas orquídeas.



Helecho cuerno de ciervo, una epifita. Este helecho tropical (del género *Platycerium*) crece sobre rocas, acantilados y árboles. Posee dos tipos de frondas: frondas ramificadas similares a cuernos y frondas circulares que forman un collar alrededor de la base del helecho.

PLANTAS PARÁSITAS

A diferencia de las epifitas, las plantas parásitas absorben azúcar y minerales de sus huéspedes, aunque algunas especies parásitas son fotosintéticas. Muchas especies poseen raíces que funcionan como haustorios, proyecciones que absorben nutrientes que penetran en la planta huésped.



Muérdago, parásito fotosintético. El muérdago (género *Phoradendron*) vive en la naturaleza como parásito del roble y de otros árboles. En Navidad se puede observar clavado en los marcos de las puertas.



Cuscuta, parásito no fotosintético. La cuscuta o "cabellos de ángel" (género cuscuta), que forma las "cuerdas" anaranjadas que se observan sobre esta planta, obtiene sus nutrientes de su huésped. En el corte transversal se muestra un haustorio horadando el floema del huésped (MO)



Pipa india, parásito no fotosintético. Llamada también flor fantasma, esta especie (*Monotropa uniflora*) absorbe nutrientes de las hifas del hongo de las micorrizas de plantas verdes.

PLANTAS CARNÍVORAS

Las plantas carnívoras son fotosintéticas pero obtienen parte del nitrógeno y minerales de insectos y otros animales pequeños que ingieren. Las plantas carnívoras viven en pantanos ácidos y en otros hábitats en donde los suelos son pobres en nitrógeno y otros minerales. Las distintas plantas trempas de insectos están formadas por hojas modificadas, generalmente, equipadas con glándulas que secretan enzimas digestivas. Por suerte para los animales, jestas plantas son raras!



Venus atrapamoscas. Los dos lóbulos de las hojas se cierran en medio segundo, al recibir el estímulo de impulsos eléctricos provenientes de los pelos sensítivos. Pese a su nombre común, *Dionaea muscipula* atrapa hormigas y saltamontes.



Plantas jarro. Nepenthes, Sarracenía, y otros géneros poseen un embudo lleno de agua. Los insectos caen en él y son digeridos por las enzimas.



Rocío de sol. Esta planta (género *Drosera*) secreta un líquido pegajoso que brilla como rocío. Los insectos se acercan y quedan pegados a los pelos de la hoja, que envuelven a la presa.

Revisión del capítulo 🛐

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 37-1

Las plantas necesitan determinados elementos químicos para completar su ciclo vital

- Aunque las plantas obtienen la mayor parte de su masa orgánica a partir del CO₂ del aire, también dependen de los nutrientes del suelo en forma de agua y minerales. Las ramificaciones de las raíces y de los brotes ayudan al vegetal a entrar en contacto con el medio que le proporciona los recursos necesarios (pp. 756-757).
- Macronutrientes y micronutrientes (p. 757). Los macronutrientes, elementos necesarios en cantidades relativamente grandes, son el carbono, el oxígeno, el hidrógeno, el nitrógeno y otros componentes importantes de las sustancias orgánicas. Los micronutrientes, elementos necesarios en muy pequeñas cantidades, tienen funciones catalíticas como cofactores de enzimas.
- Sintomas de deficiencia de minerales (pp. 758-759). La deficiencia de un nutriente móvil, por lo general, afecta a los órganos más antiguos en mayor medida que a los más jóvenes; la deficiencia de nutrientes menos móviles afectará más a los órganos más jóvenes de la planta. La deficiencia de macronutrientes es más frecuente, en especial, la deficiencia de nitrógeno, fósforo y potasio.

Concepto 37-2

La calidad del suelo es un factor importante para la distribución y el crecimiento de las plantas

- Textura y composición de los suelos (pp. 759-760). En el suelo existen partículas de distintos tamaños provenientes de la degradación de rocas y sustancias orgánicas (humus) en diversas etapas de descomposición. El ácido derivado de las raíces ayuda a la planta a captar minerales, por acción del H+ que desplaza a los cationes minerales de las partículas de arcilla.
- Conservación del suelo y agricultura sustentables (pp. 760-762). A diferencia de lo que ocurre en los ecosistemas naturales, la agricultura agota los minerales del suelo, sobrecarga las reservas de agua y aumenta la erosión. El objetivo de las estrategias de conservación del suelo es minimizar este daño. Los investigadores tratan de disminuir la cantidad de fertilizante que se agrega al suelo sin sacrificar el rendimiento de los cultivos.

Concepto 37-3

El nitrógeno es el mineral que ejerce mayor efecto sobre el crecimiento de las plantas

- Bacterias del suelo y disponibilidad de nitrógeno (pp. 763-764). Las bacterias fijadoras del nitrógeno convierten el N₂ atmosférico en minerales nitrogenados que la planta puede absorber y utilizar como fuente de nitrógeno para la síntesis de sustancias orgánicas.
- Mejora del rendimiento proteico de los cultivos (p. 764). El objetivo de esta investigación es tratar la forma de desnutrición humana más difundida: la deficiencia de proteínas.

Concepto 37

Las adaptaciones nutricionales de las plantas a menudo conllevan relaciones con otros organismos

El papel de las bacterias en la fijación simbiótica de nitrógeno (pp. 764-766). El desarrollo de nódulos radiculares fijadores de nitrógeno depende del diálogo químico entre las bacterias *Rhizo-bium* y las células de las raíces de las plantas huésped específicas. Las bacterias de un nódulo obtienen azúcar de las plantas y le proporcionan nitrógeno fijado.

Micorrizas y nutrición vegetal (pp. 766-767).

Las micorrizas son raíces modificadas formadas por asociaciones mutualistas entre un hongo y la raíz. Las hifas del hongo en las ectomicorrizas y endomicorrizas absorben agua y minerales y se lo suministran a la planta huésped.

Plantas epifitas, parásitas y carnívoras (p. 767). Las plantas epifitas crecen sobre la superficie de otras plantas, pero reciben agua y minerales de la lluvia. Las plantas parásitas absorben nutrientes de la planta huésped. Las plantas carnívoras suplementan su nutrición mineral mediante la digestión de animales.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. La mayor parte de la masa orgánica de una planta proviene de:
 - a. Agua.
 - b. Dióxido de carbono.
 - c. Minerales del suelo.
 - d. Oxígeno atmosférico.
 - e. Nitrógeno.
- Los micronutrientes son necesarios en cantidades muy pequeñas pues:
 - a. La mayoría de ellos son móviles en la planta.
 - b. La mayoría funcionan como cofactores de enzimas.
 - c. Las semillas poseen cantidades suficientes de la mayoría de los micronutrientes.
 - d. Desempeñan un papel secundario en el crecimiento y la salud de la planta.
 - e. Solo las zonas en crecimiento de la planta requieren micronutrientes.
- 3. Es válido considerar que el agua es un nutriente de las plantas pues:
 - a. La planta muere sin una fuente de agua.
 - El alargamiento de la célula depende sobre todo de la absorción osmótica de agua.
 - c. Los átomos de hidrógeno y oxígeno de las moléculas de agua se incorporan a moléculas orgánicas.
 - d. La transpiración depende del suministro constante de agua a las hojas.
 - e. La mayor parte de la masa de los compuestos orgánicos de la planta proviene del agua.
- 4. Basándonos en nuestra visión retrospectiva, la conclusión más razonable que podemos extraer del famoso experimento de van Helmont del cultivo de un sauce es que:
 - a. El aumento de la masa del árbol se debe sobre todo a la fotosíntesis.
 - b. El aumento de la masa del árbol no se puede atribuir al consumo del suelo.
 - c. La mayor parte del aumento de la masa del árbol se debe al consumo de O_2 .

- d. El suelo sólo da apoyo físico al árbol pero no le suministra nutrientes.
- e. Los árboles no requieren agua para crecer.
- 5. Es más probable que la deficiencia de un mineral afecte a las hojas más antiguas que a las más jóvenes si
 - a. El mineral es un micronutriente.
 - b. El mineral es muy móvil dentro de la planta.
 - c. El mineral es necesario para la síntesis de clorofila.
 - d. El mineral es un macronutriente.
 - e. Las hojas más antiguas están expuestas a la luz solar directa.
- 6. Se cultivaron dos grupos de tomates en condiciones de laboratorio. En uno de ellos se agregó humus al suelo y en el otro no. Las hojas de las plantas cultivadas sin humus fueron más amarillentas (menos verdes) que las de las cultivadas en el suelo enriquecido con humus. La mejor explicación para esta diferencia es que:
 - a. Las plantas sanas utilizaron el alimento contenido en las hojas en descomposición del humus para obtener energía para fabricar clorofila.
 - b. El humus permitió que el suelo esté menos compactado, de modo que el agua pudo penetrar con más facilidad a las raíces.
 - c. El humus contenía minerales como magnesio y hierro, necesarios para la síntesis de clorofila.
 - d. El calor que liberan las hojas en descomposición del humus aceleró el crecimiento y la síntesis de clorofila.
 - e. Las plantas sanas absorbieron clorofila del humus.
- 7. Es probable que las relaciones específicas entre una legumbre y su cepa de *Rhizobium* simbiótica se deban a que:
 - a. Existe un grupo específico de genes de nodulina temprana en cada legumbre.
 - b. Cada cepa de Rhizobium posee una forma de nitrogenasa que sólo funciona en la legumbre huésped apropiada.
 - c. Cada legumbre se encuentra en un suelo que solo posee la cepa de *Rhizobium* específica de esa legumbre.
 - d. Existe un reconocimiento específico entre las señales químicas y los receptores de señales de la cepa de *Rhizobium* y las especies de legumbre.
 - e. Las raíces de las legumbres secretan enzimas que destruyen todas las cepas de *Rhizobium* incompatibles.
- 8. Las micorrizas mejoran la nutrición de las plantas gracias a que:
 - a. Absorben agua y minerales a través de las hifas del hongo.
 - b. Proporcionan azúcar a las células de la raíz, que no poseen cloroplastos propios.
 - c. Convierten el nitrógeno atmosférico en amoníaco.
 - d. Permiten que las raíces parasiten a plantas vecinas.
 - e. Estimulan el desarrollo de pelos radiculares.

- 9. ¿En qué ambiente esperaríamos mayores diferencias en tamaño y apariencia general entre dos grupos de plantas de la misma especie, uno con micorrizas y otro sin micorrizas?:
 - a. En un ambiente en el que hay abundantes bacterias fijadoras de nitrógeno.
 - b. En un suelo con drenaje inapropiado.
 - c. En una zona con veranos cálidos e inviernos fríos.
 - d. En un suelo con una deficiencia relativa de nutrientes minerales.
 - e. Cerca de una fuente de agua, como un estanque o un río.
- 10. Las adaptaciones carnívoras de las plantas compensan sobre todo un suelo que tiene un contenido relativamente bajo de potasio:
 - a. Potasio.
 - b. Nitrógeno,
 - c. Calcio.
 - d. Agua.
 - e. Fosfato.

Interrelación evolutiva

Suponga que eliminemos las plantas de la figura 37-9. Escriba un párrafo en el que explique la forma en que las bacterias del suelo pudieron sustentar el reciclado del nitrógeno antes de que las plantas terrestres evolucionaran.

Problemas científicos

La precipitación ácida contiene una concentración de iones hidrógeno (H+) anormalmente alta. Un efecto de la precipitación ácida es producir la depleción de los nutrientes del suelo de las plantas como el calcio (Ca²⁺), el potasio (K+) y el magnesio (Mg²⁺). Sugiera una hipótesis que permita explicar el modo en que la precipitación de ácido lava estos nutrientes del suelo. ¿Cómo podría probar su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

Cerca del 10% de las tierras de cultivo de los Estados Unidos se riegan. La agricultura es, la mayor fuente de consumo de agua en los estados áridos del oeste, como Colorado, Arizona y California. Las poblaciones de estos estados están aumentando, y existe un conflicto continuo entre las ciudades y las zonas rurales por el agua. Para asegurar un suministro adecuado de agua a la población urbana en aumento, las ciudades están comprando los derechos de agua a los agricultores. Ésta es la forma menos cara de obtener más agua para las ciudades, y a su vez, los agricultores pueden ganar más dinero con la venta de los derechos de agua que con los cultivos. Analice las posibles consecuencias de este comercio. ¿Es ésta la mejor manera de asignar el agua a los que la necesitan? ¿Por qué o por qué no?

Reproducción y biotecnología de las angiospermas



▲ Fig. 38-1. Rafflesia arnoldii, la flor gigante de Indonesia.

Conceptos clave

- **38-1** La polinización permite que los gametos se encuentren dentro de la flor
- 38-2 Después de la fecundación, los óvulos se desarrollan hasta convertirse en semillas y los ovarios en frutos
- 38-3 Muchas plantas con flores se clonan a sí mismas por reproducción asexual
- 38-4 La biotecnología vegetal está transformando la agricultura

Panorama general

Sembrar o no sembrar

a planta parásita Rafflesia arnoldii, que se encuentra solamente en el sudeste asiático, pasa la mayor parte de su vida invisible para los paseantes, creciendo dentro de la madera de una vid que le sirve de húesped. La planta se hace notar de manera espectacular cuando produce un brote floral del tamaño de un repollo, que, finalmente, se desarrolla y se transforma en una flor gigante, tan grande como el neumático de un automóvil (fig. 38-1). Con un olor que recuerda a un cuerpo en putrefacción, la flor atrae moscas carroñeras que transportan el polen de una flor a otra. Pocos días después de abrirse, la flor se colapsa y se retrae, habiendo completado su función. Una sola flor semenina produce hasta 4 millones de semillas. Sin embargo, la reproducción sexual, como en Rafflesia, no es la única manera por la cual las plantas con flores (angiospermas) se reproducen. Muchas especies también se reproducen asexualmente, produciendo una descendencia que es genéticamente idéntica a su progenitor.

La propagación de las plantas con flores por reproducción sexual y asexual constituye la base de la agricultura. Desde la apanción de la agricultura, aproximadamente, hace 10 000 años, los criadores de plantas han manipulado genéticamente los rasgos de unos pocos cientos de especies silvestres de angiospermas mediante selección artificial, transformándolas en los cultivos que cosechamos actualmente. La velocidad y la extensión de la modificación vegetal aumentó intensamente en las décadas recientes con la llegada de la ingeniería genética.

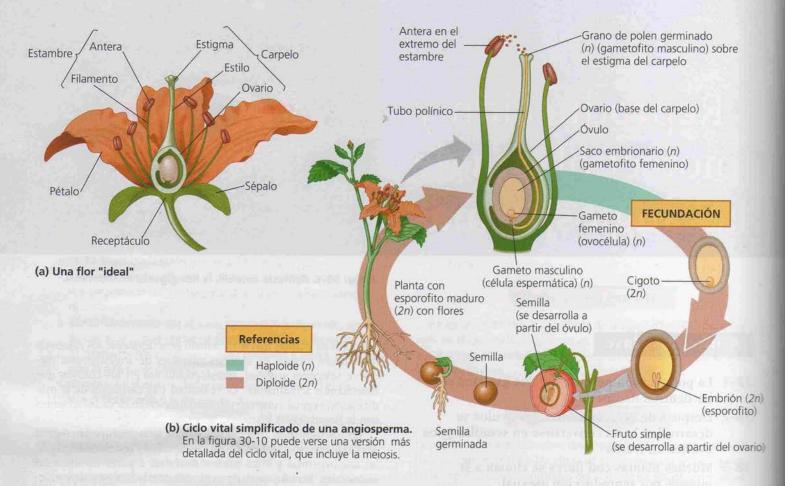
En los capítulos 29 y 30 enfocamos la reproducción vegetal desde una perspectiva evolutiva, presentando la descendencia de las angiospermas y otras plantas terrestres a partir de sus algas ancestrales. En este capítulo exploraremos la biología reproductiva de las plantas con flores de forma mucho más detallada, porque se trata del grupo de plantas más importante en la mayoría de los ecosistemas terrestres y de la agricultura. Después de discutir la reproducción sexual y asexual de las angiospermas, examinaremos la moderna biotecnología vegetal y el papel de los seres humanos en la alteración genética de las especies cultivables.

Concepto 38-1

La polinización permite que los gametos se encuentren dentro de la flor

Recuerde, como se mencionó en los capítulos 29 y 30, que los ciclos vitales de las plantas están caracterizados por una alternancia de generaciones, por la cual, las generaciones haploide (n) y diploide (2n) se turnan, produciéndose la una a la otra (véanse figs. 29-5 y 30-10). La planta diploide, que es el esporofito, produce esporas haploides por meiosis. Estas esporas se dividen por mitosis, dando origen a los gametofitos, las pequeñas plantas haploides masculina y femenina que producen los gametos masculino y femenino (célula espermática y ovocélula). La fecundación produce un cigoto diploide, que se divide por mitosis y forma nuevos esporofitos.

En las angiospermas, el esporofito es la generación dominante, en lo que se refiere a que es la planta más grande, más conspicua y la de vida más prolongada que vemos. A lo largo de la evolución de las plantas con semillas, los gametofitos fueron reduciendo su



▲ Fig. 38-2. Panorama general de la reproducción de las angiospermas.

tamaño y se hicieron totalmente dependientes de la generación de esporofitos para su nutrición. Los gametofitos de las angiospermas son los más reducidos de todas las plantas y están constituidos solamente por unas pocas células. Los esporofitos de las angiospermas desarrollan una estructura reproductiva única: la flor.

La **figura 38-2** repasa el ciclo vital de las angiospermas, que se muestra con mayor detalle en la figura 30-10. Los gametofitos masculino y femenino se desarrollan en las anteras y en los óvulos, respectivamente. La polinización mediante el viento, el agua o los animales, transporta el grano de polen que contiene un gametofito masculino al estigma de una flor. La germinación del polen conduce al gameto masculino (célula espermática) producido por el gametofito masculino hacia un gametofito femenino, contenido en un óvulo embebido en el ovario de una flor. La unión del gameto masculino y la ovocélula (fecundación) se produce dentro de cada óvulo, en el ovario. El óvulo se desarrolla y se transforma en una semilla, mientras que el ovario se transforma en un fruto (otra estructura única de las angiospermas). En esta sección estudiaremos el papel de la flor en el desarrollo del gametofito y el proceso de la polinización.

Estructura de la flor

Las flores, los brotes reproductivos del esporofito de las angiospermas, están compuestas típicamente de cuatro espirales o verticilios de hojas muy modificadas llamadas órganos florales, que están separadas por internodos muy cortos. A diferencia de los brotes vegetativos, que crecen de manera indeterminada, las flores son brotes determinados, es decir, dejan de crecer después de que se formen la flor y el fruto.

Los órganos florales —sépalos, pétalos, estambres y carpelos— están adheridos a una parte del tallo denominada receptáculo. Los estambres y carpelos son los órganos reproductivos, mientras que los sépalos y pétalos son estériles. Los sépalos, que encierran y protegen la yema de la flor antes de que se abra, son, generalmente, verdes y tienen más aspecto de hojas que los restantes órganos florales. En muchas especies, los pétalos tienen colores más brillantes que los sépalos y hacen a la flor atractiva para los insectos y otros polinizadores.

Un estambre está constituido por un tallo que se denomina filamento y una estructura terminal llamada antera; dentro de la antera hay cámaras que se denominan sacos de polen, en las que se produce el polen. Un carpelo tiene un ovario en su base y un cuello largo y delgado llamado estilo. En el extremo del estilo hay una estructura pegajosa que se llama estigma, que sirve como plataforma de aterrizaje para el polen. Dentro del ovario hay uno o más óvulos, cuyo número depende de la especie. La flor que se muestra en la figura 38-2 tiene un solo carpelo, pero muchas especies tienen flores con múltiples carpelos. En la mayoría de las especies, dos o más carpelos están fusionados en una estructura única; el resultado es un ovario con dos o más cámaras, cada una de las cuales contiene uno o más óvulos. El término pistilo se usa a veces refiriéndose a un carpelo único o a un grupo de carpelos fusionados. La figura 38-3 muestra ejemplos de las variaciones en la estuctura de la flor que evolucionaron durante los 140 millones de años de historia de las angiospermas.

Exploración de las variaciones florales

En el capítulo 30 se describieron las características generales de las angiospermas (véase fig. 30-12). Veremos aquí algunas diferencias en los rasgos florales. Según las especies, las flores pueden variar en cuanto a la presencia o ausencia de sépalos, pétalos, estambres o carpelos. Las flores completas tienen los cuatro órganos florales básicos (véase fig. 38-2a). Las flores incompletas carecen de uno o más de estos órganos.

Por ejemplo, la mayoría de las flores de las gramíneas carecen de pétalos. Algunas flores incompletas son estériles, carecen de estambres y carpelos funcionales. Las flores también pueden variar en tamaño, forma, color, aroma y distribución de los órganos florales. Gran parte de esta diversidad se debe a adaptaciones de la flor a los distintos grupos de polinizadores (véase fig. 30-13).

SIMETRÍA

Las flores pueden diferenciarse por su simetría. En la simetria bilateral, la flor puede dividirse en dos partes iguales mediante una sola línea imaginaria. En la simetría radial, los sépalos, pétalos, estambres y carpelos irradian hacia afuera desde un punto central. Los órganos florales también pueden encontrarse fusionados o separados. Por ejemplo, los pétalos de los narcisos están fusionados formando un embudo.

LOCALIZACIÓN DEL OVARIO

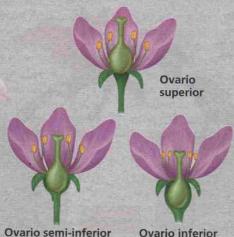
La localización del ovario puede variar en relación con los estambres, petálos y sepalos. Un ovario se llama superior si dichas partes están adheridas por debajo de él, semi-inferior si están adheridas a la misma altura de él. e inferior si están adheridas por abajo.

DISTRIBUCIÓN FLORAL

La distribución floral también puede variar. Algunas especies tienen flores individuales y otras tienen agrupaciones que se denominan inflorescencias.









del altramuz o lupino

Inflorescencia

Inflorescencia del girasol. El disco central de un girasol en realidad está formado por cientos de minúsculas flores incompletas. Los que parecen pétalos son, precisamente, flores estériles.



VARIACIONES REPRODUCTIVAS

La mayoría de las especies tienen un solo tipo de flor que tiene estambres v carpelos funcionales. Todas las flores completas y algunas flores incompletas tienen estambres y carpelos funcionales. En la mayoría de las flores incompletas, los estambres o los carpelos están ausentes o no son funcionales. Las flores incompletas, que tienen solamente estambres funcionales se llaman estaminadas, y aquellas que tienen solamente carpelos funcionales se llaman carpeladas. Si las flores estaminadas y carpeladas se encuentran en la misma planta, se dice que la especie es monoica (de la palabra griega que significa "una casa"). Una especie dioica ("dos casas") tiene flores estaminadas y carpeladas en plantas separadas.



Maíz, una especie monoica. Una "espiga" de maiz (izquierda) está formada por granos (frutos de una semilla) que se desarrollan a partir de una inflorescencia de flores carpeladas fertilizadas. Cada grano deriva de una única flor. Cada "hebra de seda" consta de un estigma y un largo estilo. Las "borlas" (derecha) son inflorescencias estaminadas.



Sagittaria latifolia (Saeta de agua o flecha de agua), una especie dioica. La flor estaminada (izquierda) carece de carpelos, y la flor carpelada (derecha) carece de estambres. Tener estos dos tipos de flores en plantas separadas reduce la endogamia.

Desarrollo del gametofito y polinización

Las anteras y los óvulos tienen esporangios, estructuras donde se producen esporas por meiosis y se desarrollan los gametofitos. Los granos de polen, cada uno de los cuales está constituido por un gametofito masculino maduro rodeado por la pared de la espora, se forman dentro de los sacos de polen (microsporangios) de las anteras. Un gametofito femenino, productor de ovocélulas o saco embrionario, se forma dentro de cada óvulo.

En las angiospermas, la polinización es la transferencia de polen desde una antera a un estigma. Si la polinización es satisfactoria, el grano de polen produce una estructura denominada tubo polínico, que crece y se introduce dentro del ovario por el estilo y descarga los gametos masculinos (células espermáticas) en la vecindad del saco embrionario, produciéndose la fecundación del gameto femenino (ovocélula) (véase la fig. 38-2b). El cigoto da origen a un embrión y, cuando el embrión crece, el óvulo que lo contiene se transforma en una semilla. La totalidad del ovario, mientras tanto, se desarrolla y forma un fruto que contiene una

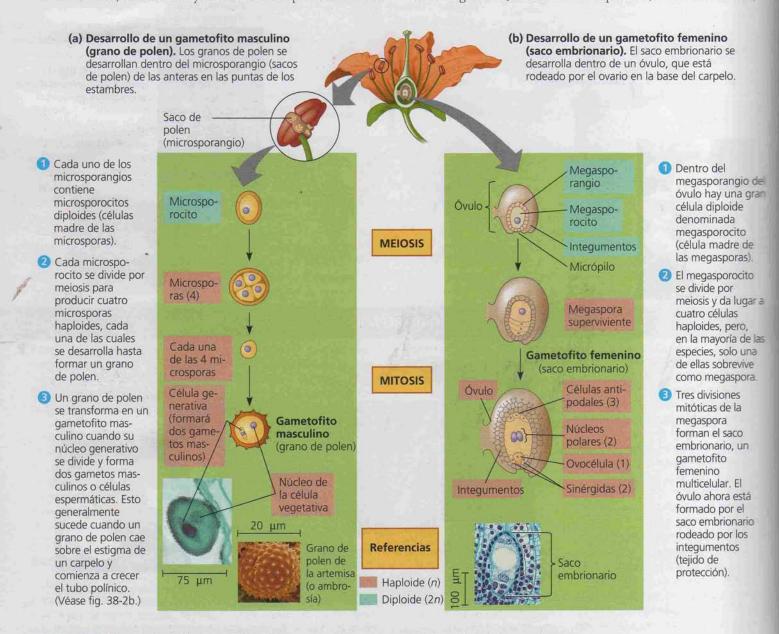
o más semillas, dependiendo de la especie. Los frutos, que se dispersan al caer al suelo, o al ser transportados por el viento o por animales, contribuyen a diseminar las semillas a una relativa distancia de su planta de origen. Cuando las condiciones de luz, suelo y temperatura son adecuadas, la semilla germina y el embrión transportado en la semilla crece y desarrolla la plántula.

Veremos ahora con mayor detalle el desarrollo de los gametofitos de las angiospermas y el proceso de polinización. Tenga en cuenta, sin embargo, que hay muchas variaciones en los detalles

de estos procesos, según la especie de que se trate.

Dentro de los microsporangios (sacos de polen) de una antera hay muchas células diploides llamadas microsporocitos, también conocidas como células madre de las microsporas (fig. 38-4a). Cada microsporocito se divide por meiosis y forma cuatro microsporas haploides, cada una de las cuales puede, finalmente, originar un gametofito masculino haploide.

Una microspora se divide por mitosis y citonesis, produciendo dos células independientes denominadas célula generativa y célula vegetativa (o célula del tubo polínico). Estas dos células,



▲ Fig. 38-4. Desarrollo de las gametofitos (granos de polen y sacos embrionarios) de las angiospermas.

junto con la pared de la espora, constituyen un grano de polen, que en esta etapa de su desarrollo es un gametofito masculino inmaduro. La pared de la espora generalmente exhibe un patrón elaborado único de dicha especie vegetal particular. Durante la maduración del gametofito masculino, la célula generativa penera en la célula vegetativa. La célula vegetativa tiene ahora dentro de ella una célula completamente libre (la célula generativa). La célula vegetativa produce el tubo polínico, una estructura esencial para la liberación de las células espermáticas hacia la ovocébula. Durante la elongación del tubo polínico, la célula generativa, por lo general, se divide y produce dos células espermáticas, que permanecen dentro del tubo polínico (véase fig. 30-10). El tubo polínico crece a través del largo estilo del carpelo y se introduce en el ovario, donde libera las células espermáticas en la verindad de un saco embrionario.

Uno o más óvulos, cada uno de los cuales contiene un megasporangio, se forma dentro de las cámaras del ovario (fig. 38-4b). Una célula del megasporangio de cada óvulo, el megasporocito (o célula madre de la megaspora), crece y se dívide por meio-

ss. y produce cuatro megasporas haploides.

Los detalles del próximo paso varían extensamente, dependiendo de la especie. En la mayoría de las especies de las angiospermas, solamente una megaspora sobrevive. Esta megaspora continúa su crecimiento, y su núcleo se divide por mitosis tres reces, sin citocinesis, dando como resultado una célula enorme con ocho núcleos haploides. Las membranas dividen esta masa, produciendo un gametofito femenino multicelular: el saco embrionario. En un extremo del saco embrionario hay tres células: ovocélula y dos células llamadas sinérgidas. Las sinérgidas Canquean a la ovocélula y tienen la función de atraer y guiar al tubo polínico hacia el saco embrionario. En el extremo opuesto del saco embrionario hay tres células antipodales, cuya función elesconoce. Los dos núcleos restantes, denominados núcleos polares, no se reparten en células independientes sino que comparten el citoplasma de la gran célula central del saco embrionano. El óvulo, que finalmente se transformará en una semilla, ahoze está constituido por el saco embrionario rodeado por dos inegumentos (capas de tejido protector del esporofito que finalmente se desarrollan y forman la cubierta de la semilla).

La polinización, o transferencia de polen de la antera al estigma, es el primer paso en una cadena de sucesos que pueden conducir a la fecundación. Esta etapa se realiza de varias maneras. En algunas angiospermas, incluidas las gramíneas y muchos árboles, el viento es el agente polinizador. En dichas plantas, la literación de enormes cantidades de polen compensa el azar de este mecanismo de dispersión. En ciertas épocas del año, el aire está cargado con granos de polen, como puede confirmar cualquier persona que padezca alergia al polen. Algunas plantas auticas dependen del agua para la dispersión del polen. Sin embargo, la mayoría de las angiospermas dependen de los insectos, pájaros u otros animales que trasladan el polen directamenta a otras flores.

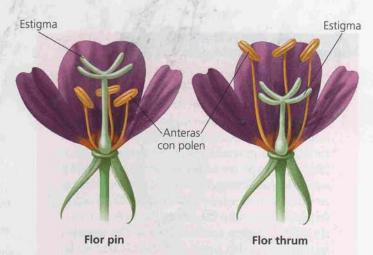
Mecanismos que impiden la autofecundación

Por lo general, una de las grandes ventajas de la reproducción sexual es que aumenta la diversidad genética de la descendencia, incrementando, de esa manera, la probabilidad de que por lo menos algunos de los descendientes sobrevivan ante desafíos como el cambio ambiental y los agentes patógenos (véase capítulo 23). Sin embargo, algunas flores, como los guisantes, se autofecundan. Este proceso, denominado autofecundación, puede ser una cualidad deseable en algunas plantas de cultivos porque ase-

gura que una semilla va a desarrollarse. Sin embargo, muchas especies de angiospermas, tienen mecanismos que hacen difícil o imposible que una flor se fecunde a sí misma. Las distintas barreras que impiden la autofecundación contribuyen a la variedad genética, al asegurar que las células espermáticas y las ovocélulas provengan de progenitores diferentes. En las especies dioicas, por supuesto, las plantas no pueden autofecundarse porque tienen flores estaminadas o flores carpeladas (véase fig. 38-3). Y en algunas plantas que tienen flores con estambres y carpelos funcionales, estos órganos florales maduran en momentos diferentes, o están ordenados estructuralmente de manera tal que es improbable que un animal polinizador transfiera el polen de la antera al estigma de una misma flor (fig. 38-5). Sin embargo, el mecanismo más frecuente contra la autopolinización en las plantas con flores se conoce como autoincompatibilidad, que es la capacidad de una planta de rechazar su propio polen y, algunas veces, el polen de individuos estrechamente emparentados. Si un grano de polen aterriza sobre el estigma de una flor de la misma planta, un bloqueo bioquímico impide que el polen complete su desarrollo y fecunde al gameto femenino.

Los investigadores están descifrando los mecanismos moleculares que participan en la autoincompatibilidad. Esta respuesta vegetal es análoga a la respuesta inmunológica de los animales, ya que ambas están basadas en la capacidad de los organismos de diferenciar las células "propias" de las "ajenas". La diferencia clave es que el sistema inmunológico de los animales rechaza las células ajenas o extrañas, como, por ejemplo, cuando el sistema instala una defensa contra un patógeno o intenta rechazar un órgano trasplantado. La autoincompatibilidad de las plantas, por el contrario, es un rechazo de las propias células.

El reconocimiento del polen como "propio" se basa en genes de autoincompatibilidad, denominados genes S. En la dotación génica de una población vegetal, puede haber docenas de alelos de un gen S. Si un grano de polen tiene un alelo que coincide con un alelo del estigma sobre el que se deposita, el tubo polínico no crece. Según las especies, el reconocimiento como propio bloquea el crecimiento del tubo polínico por uno de dos mecanis-



▲ Fig. 38-5. Los tipos de flores pin y thrum reducen la autofecundación. Algunas especies producen dos tipos de flores: flores pin (tipo alfiler), que tienen estilos largos y estambres cortos, y flores thrum (tipo borla), que tienen estilos cortos y estambres largos. Un insecto que se alimenta del néctar recolectará polen en diferentes partes de su cuerpo; el polen de una flor pin se depositará en una flor thrum y viceversa.

mos moleculares: autoincompatibilidad del gametofito o autoin-

compatibilidad del esporofito.

En la autoincompatibilidad gametofítica, el alelo S en el genoma del polen es responsable del bloqueo de la fecundación. Por ejemplo, un grano de polen S_1 de un esporofito progenitor S_1S_2 no fecundará a los gametos femeninos de una flor S_1S_2 , pero sí lo hará a los de una flor S_2S_3 . Un grano de polen S_2 no fecundará ninguna de las dos flores. Este tipo de reconocimiento como propio implica la destrucción enzimática del RNA dentro de un tubo polínico rudimentario. Las enzimas que hidrolizan al RNA en el estilo del carpelo pueden entrar dentro del tubo polínico y atacar su RNA solamente en el caso de que el polen sea reconocido como "propio".

En la autoincompatibilidad esporofítica, la fecundación se bloquea por los productos génicos del alelo S en los tejidos del esporofito progenitor que se adhiere a la pared del polen. Por ejemplo, un grano de polen S, o un grano de polen S, de un esporofito progenitor S1S2 no fecundarán gametos femeninos de una flor S_1S_2 ni tampoco de una flor S_2S_3 . La autoincompatibilidad esporofítica implica que existe una vía de transducción de señales en las células epidérmicas del estigma que impide la ger-

minación del grano de polen.

Algunos cultivos, como las variedades cultivadas no híbridas de guisantes, maíz y tomates, se autopolinizan sistemáticamente con resultados satisfactorios. Sin embargo, los criadores de plantas, algunas veces, hibridan diferentes variedades de una planta de cultivo para obtener los mejores rasgos de estas variedades y contrarrestar la pérdida de vigor que puede resultar de una excesiva endogamia (véase capítulo 14). Para obtener semillas híbridas, actualmente los agricultores deben impedir la autofecundación, bien eliminando laboriosamente las anteras de las plantas progenitoras que proporcionan las semillas o desarrollando plantas masculinas estériles. La última opción es cada día más importante. Finalmente, también sería posible imponer la autoincompatibilidad en especies de cultivo que son normalmente compatibles con su propio polen. La investigación básica de los mecânismos de la autoincompatibilidad puede, por lo tanto, permitir aplicaciones agrícolas.

Evaluación de conceptos

- 1. Mencione algunos ejemplos de cómo la forma se adapta a la función en la estructura de la flor.
- 2. Diferencie polinización de fecundación.
- 3. Dadas las aparentes desventajas de la autofecundación como una "estrategia" reproductiva en la naturaleza, es sorprendente que aproximadamente el 20% de las especies de angiospermas se reproduzcan principalmente por autofecundación. Aunque es sumamente frecuente en la naturaleza, la autofecundación ha sido llamada "callejón evolutivo sin salida". Sugiera una razón por la cual la autofecundación podría haber sido seleccionada en la naturaleza y todavía continuar siendo "un callejón evolutivo sin salida"

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

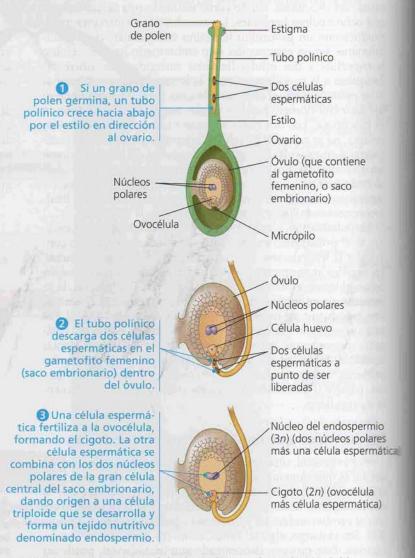
Concepto

Después de la fecundación, los óvulos se desarrollan hasta convertirse en semillas y los ovarios en frutos

Hemos descrito los procesos del desarrollo de los gametofitos y la polinización. Ahora veremos la fertilización y sus productos: semillas y frutos.

Fecundación doble

Tras depositarse en un estigma receptivo, el grano de polen absorbe humedad y germina; es decir, produce un tubo polínico que se extiende hacia abajo entre las células del estilo en dirección al ovario (fig. 38-6). El núcleo de la célula generativa se divide por mitosis y forma dos células espermáticas. Dirigido por un estímulo químico, posiblemente, calcio, el extremo del tubo



▲ Fig. 38-6. Crecimiento del tubo polínico y fecundación doble.

polínico entra en el ovario, penetra a través del micrópilo (una bendidura en los integumentos del óvulo), y descarga sus dos céblas espermáticas cerca o dentro del saco embrionario.

Los siguientes acontecimientos son una característica distintiva del ciclo vital de las angiospermas. Una célula espermática fecunda la ovocélula para formar el cigoto. El otro gameto masculino se combina con los dos núcleos polares para formar un núcleo triploide (3n) en el centro de la gran célula central del saco embrionario. Esta enorme célula da origen al endospermo, un tejido de la semilla que almacena nutrientes. La unión de dos células espermáticas con núcleos diferentes del saco embrionario se denomina fecundación doble. La fecundación doble asegura que el endospermo se desarrollará solamente en los óvulos donde la ovocélula ha sido fecundada, previniendo de esa manera que las angiospermas malgasten nutrientes.

Los tejidos que rodean al saco embrionario han impedido a los investigadores la observación directa de la fecundación de las plantas en crecimiento en condiciones normales. Recientemente, sin embargo, los científicos han aislado células espermáticas de granos de polen germinados y ovocélulas de sacos embrionarios pobservaron la mezcla de los gametos vegetales in vitro (en un ambiente artificial). El primer episodio celular que tiene lugar después de la fusión de los gametos es el aumento de las concentraciones de calcio citoplasmático (Ca2+) de la ovocélula, como ocurre también durante la fusión de los gametos animales (véase capítulo 47). Otra semejanza con los animales es el establecimiento de un bloqueo a la polispermia, la fecundación de un gameto femenino por más de una célula espermática. Por esa razon, los gametos masculinos del maíz (Zea mays) no pueden fusionarse con cigotos in vitro. En el maíz, esta barrera a la polispermia ya se establece 45 segundos después de la fusión inicial de la célula espermática con la ovocélula.

Del óvulo a la semilla

Después de la fecundación, cada óvulo se desarrolla hasta formar una semilla, y el ovario, a su vez, origina un fruto que enciema a la(s) semilla(s). A medida que se desarrolla el embrión a partir del cigoto, la semilla almacena proteínas, aceites y almidón en cantidades variadas, según la especie. Ésta es la razón por la cual las semillas son los principales sumideros de hidratos de carbono (véase capítulo 36). Inicialmente, estos nutrientes se almacenan en el endospermo, pero en muchas especies, en una etapa más tardía del desarrollo de la semilla, la función de almacenamiento del endospermo se traslada en mayor o menor proporción a los gruesos cotiledones del embrión.

Desarrollo del endospermo

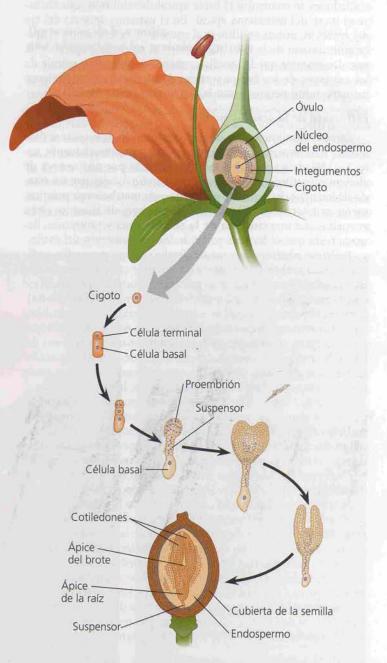
Por lo general, el desarrollo del endospermo precede al del embrión. Después de la fecundación doble, el núcleo triploide de la célula central del óvulo se divide, formando una "supercélula" multinucleada de consistencia lechosa. Esta masa líquida, el endospermo, se hace multicelular cuando la citocinesis divide al citoplasma formando membranas entre los núcleos. Finalmente, estas células "desnudas" producen paredes celulares, y el endospermo se solidifica. La "leche" de coco es un ejemplo de endospermo líquido; la "pulpa" de coco es un ejemplo de endospermo sólido. La parte blanca de las palomitas de maíz también es endospermo sólido.

En los granos y en la mayoría de las otras monocotiledóneas, y también en muchas eudicotiledóneas, el endospermo almacena nutrientes que pueden ser usados por la plántula después de la

germinación. En otras eudicotiledóneas (incluidas las semillas de los guisantes), las reservas de alimentos del endospermo se exportan totalmente a los cotiledones antes de que la semilla finalice su desarrollo; en consecuencia, la semilla madura carece de endospermo.

Desarrollo del embrión

La primera división mitótica del cigoto es transversal, y segmenta al huevo fecundado dando lugar a una célula basal y a una célula terminal (fig. 38-7). La célula terminal origina finalmente la mayor parte del embrión. La célula basal continúa dividiéndose transversalmente, produciendo hebras de células que cons-



▲ Fig. 38-7. Desarrollo del embrión de una planta eudicotiledónea. Al mismo tiempo que el óvulo se transforma en una semilla madura y los integumentos se endurecen y engrosan para formar la cubierta de la semilla, el cigoto da origen a una planta embrionaria con órganos rudimentarios.

tituyen el denominado suspensor, que fija el embrión a su progenitor. El suspensor cumple la función de aportar nutrientes al embrión desde la planta progenitora y, en algunas plantas, desde el endospermo. A medida que el suspensor se alarga, empuja también al embrión más profundamente dentro de los tejidos protectores y nutritivos. Mientras tanto, la célula terminal se divide varias veces y forma un proembrión esférico que se adhiere al suspensor. Los cotiledones comienzan a formarse como protuberancias sobre el proembrión. Una eudicotiledónea, con sus dos cotiledones, tiene una forma de corazón en esta etapa. En las monocotiledóneas se desarrolla solo un cotiledón.

Inmediatamente después de que aparecen los cotiledones rudimentarios, el embrión se alarga. Como una lengüeta entre los cotiledones se encuentra el brote apical del embrión, que incluye el brote del meristema apical. En el extremo opuesto del eje del embrión, donde se adhiere al suspensor, se encuentra el ápice embrionario de la raíz, que incluye el meristema apical de la raíz. Después de que la semilla germine, el meristema apicale de los extremos de los brotes y raíces desarrollarán el crecimiento primario tanto tiempo como la planta viva (véase fig. 35-10).

Estructura de la semilla madura

Durante las últimas etapas de su maduración, la semilla se deshidrata hasta que su contenido de agua es, aproximadamente, solo 5 - 15% de su peso. El embrión, rodeado por una reserva de alimentos (cotiledones, endospermo o ambos), adquiere un estado de latencia; detiene su crecimiento y su metabolismo prácticamente se interrumpe. El embrión y su reserva de alimento están envueltos por una cubierta de la semilla dura y protectora, llamada testa que se forma a partir de los integumentos del óvulo.

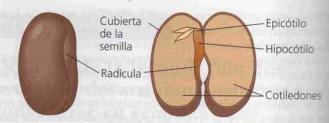
Podemos observar con mayor detalle un tipo de semilla eudicotiledónea al abrir la semilla de un guisante común. En esta etapa, el embrión está constituido por una estructura alargada, el eje embrionario, adherido a los cotiledones carnosos (fig. 38-8a). Debajo del punto en el cual se unen los cotiledones, el eje embrionario se denomina hipocótilo (del griego hypo, debajo). El hipocótilo termina en la radícula o raíz embrionaria. La porción del eje embrionario por encima del punto donde se unen los cotiledones es el epicótilo (del griego, epi, encima). Está constituido por el extremo del brote que tiene un par de hojas minúsculas.

Los cotiledones del guisante común ya poseen almidón antes de que la semilla germine, porque absorbieron los hidratos de carbono del endospermo cuando se desarrolló la semilla. Sin embargo, las semillas de algunas eudicotiledóneas, como las habas de ricino (*Ricinus communis*), retienen su reserva alimentaria en el endospermo por lo cual sus cotiledones son muy delgados (**fig. 38-8b**). Los cotiledones absorben los nutrientes del endospermo y los transfieren al resto del embrión cuando la semilla germina.

El embrión de una monocotiledónea tiene un solo cotiledón (fig. 38-8c). Los miembros de la familia de las gramíneas, como el maíz y el trigo, tienen un tipo de cotiledón especializado denominado escutelo (del latín, scutella, pequeño escudo). El escutelo es muy delgado, con una gran superficie comprimida contra el endospermo, del cual el escutelo absorbe los nutrientes durante la germinación. El embrión de una semilla de gramínea está recubierto por dos vainas: el coleóptilo, que recubre al joven brote, y la coleorriza, que recubre a la raíz joven.

Del ovario al fruto

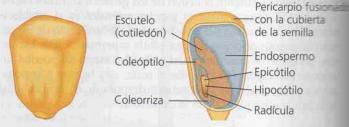
Mientras las semillas se están desarrollando a partir de los óvulos, el ovario de la flor se desarrolla formando un **fruto**, que protege a las semillas que encierra, y cuando madura, contribu-



(a) Alubia común, una eudicotiledónea con cotiledones gruesos. Los cotiledones carnosos almacenan nutrientes absorbidos del endospermo antes de que la semilla germine.



(b) Ricino, una eudicotiledónea con cotiledones delgados. Los cotiledones delgados y membranosos (se muestran en una vista para y desde los ángulos) absorben el alimento del endospermo cuando la semilla germina.



(c) Maíz, una monocotiledónea. Como todas las monocotiledóneas el maíz tiene un solo cotiledón. El maíz y otras gramíneas tienen un gran cotiledón denominado escutelo. El brote rudimentario está envainado en una estructura llamada coleóptilo, y la coleorriza recursila raíz joven.

▲ Fig. 38-8. Estructura de una semilla.

ye a su dispersión por el viento o por los animales. La fecundación desencadena cambios hormonales que hacen que el ovar comience su transformación en un fruto. Si una flor no ha side polinizada, el fruto, habitualmente, no se desarrolla y la flor entera se marchita y se desprende.

Durante el desarrollo del fruto, la pared del ovario se transforma en el pericarpio, la pared engrosada del fruto. Mientras el ovario crece, las otras partes de la flor se marchitan y se desprenden. Por ejemplo, el extremo puntiagudo de una vaina de guisante as al resto del estigmento de la parte de la pa

te es el resto del estigma de una flor del guisante.

Los frutos se clasifican en varios tipos, según el origen del desarrollo (fig. 38-9). La mayoría de los frutos derivan de un único carpelo o de varios carpelos fusionados y se denominan frutos simples. Algunos frutos simples son carnosos, como el melocotón, mientras que otros son secos como la vaina del guisante o la nuez (véase fig. 30-8). Un fruto agregado resulta de una única flor que tiene más de una carpelo independiente, cada uno de los cuales forman un pequeño fruto. Estos "pequeños frutos" están agrupados en un solo receptáculo, como en la frambuesa. Un fruto múltiple se desarrolla a partir de una inflorescencia, un

conjunto de flores agrupadas estrechamente. Cuando las paredes de varios ovarios empiezan a engrosarse, se fusionan y quedan incorporadas en un solo fruto, como sucede en la piña.

En algunas angiospermas, otras partes de la flor, además de los ovarios, contribuyen a formar lo que habitualmente se llama fruto. Dichos frutos se llaman frutos accesorios. En las flores de la manzana, por ejemplo, el ovario está en el interior del receptaculo (véase fig. 38-2b), y la parte pulposa de este fruto simple deriva principalmente del receptáculo agrandado; solamente el corazón de la manzana deriva del ovario. Otro ejemplo es la fresa, un fruto agregado que consiste en un receptáculo aumentado de tamaño embebido con diminutos frutos, cada uno con una semilla.

Por lo general, un fruto madura, aproximadamente, al mismo tiempo que sus semillas completan su desarrollo. Mientras que la maduración de un fruto seco, como la vaina de las semillas de some implica la maduración y desecación de los tejidos del fruto, el proceso en un fruto pulposo es más elaborado. Interacciones hormonales complejas producen un fruto comestible que resulta una tentación para los animales, y así contribuyen a dispersar las semillas. La "pulpa" del fruto se hace más blanda por la acción de componentes digestivos enzimáticos de las paredes celulares. Generalmente, hay un cambio de color desde el verde hacia otro color, como el rojo, el anaranjado o el amarillo. El fruto se hace más dulce, ya que los ácidos orgánicos o las moléculas de almidón se transforman en azúcar, que puede alcanzar una concentración del 20% en un fruto maduro.

Germinación de la semilla

Cuando una semilla madura, se deshidrata e inicia una fase que se conoce como dormancia o estado latente (de la palabra latina que significa "dormir"), una condición de actividad metabólica extremadamente baja con suspensión del crecimiento y del desarrollo. Las condiciones necesarias para interrumpir la dormancia varían entre las distintas especies de plantas. Algunas semillas germinan tan pronto como se encuentran en un ambiente adecuado. Otras semillas, a pesar de estar sembradas en un sitio favorable, permanecen en la fase de dormancia hasta que alguna señal ambiental específica ocasiona la interrupción de la dormancia.

Dormancia de la semilla: una adaptación a los períodos rigurosos

La dormancia de la semilla aumenta las posibilidades de que la germinación se produzca en el momento y en lugar más ventajoso para la plántula. La interrupción de la dormancia generalmente, requiere ciertas condiciones ambientales. Por ejemplo, las semillas de muchas plantas desérticas, solo germinan después de lluvias torrenciales. Si germinaran después de una leve llovizna, el suelo podría estar demasiado seco para soportar la plántula. En los lugares donde son comunes los incendios, muchas semillas requieren un intenso calor para interrumpir la dormancia; las plántulas son, por esa razón, más abundantes después de que el fuego haya eliminado la vegetación competidora. Cuando los







779

▲ Fig. 38-9. Origen del desarrollo de los frutos.

inviernos son crudos, las semillas requerirán exposiciones extensas al frío. Las semillas sembradas durante el verano o el otoño no germinan hasta la primavera siguiente, asegurándose una larga temporada de crecimiento antes del siguiente invierno. Algunas semillas pequeñas, como las de algunas variedades de lechuga, requieren luz para germinar, y solo interrumpirán la dormancia si están enterradas de una manera suficientemente superficial para que las plántulas puedan empujar y atravesar la superficie del suelo. Algunas semillas tienen cubiertas que es necesario debilitar por acción química mientras pasan a través del tracto digestivo de un animal y, por esa razón, probablemente se transporten a cierta distancia antes de germinar.

El periodo durante el cual una semilla en fase de dormancia continúa viable y capaz de germinar varía desde unos pocos días hasta décadas, o aun más, dependiendo de las especies y de las condiciones ambientales. La mayoría de las semillas son suficientemente resistentes como para aguantar un año o dos hasta que las condiciones sean favorables para germinar. Por esa razón, el suelo tiene un banco de semillas no germinadas que pueden haberse acumulado durante varios años. Ésta es una de las razones por las que la vegetación reaparece tan rápidamente después de un incendio, sequía, inundación o alguna otra catástrofe ambiental.

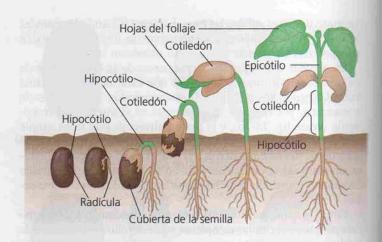
Desde la semilla hasta la plántula

La germinación de las semillas depende de un proceso físico denominado **imbibición**, es decir, captación de agua debido al bajo potencial de agua de la semilla seca. La imbibición de agua hace que la semilla se expanda, rompa su cubierta, y desencadene cambios metabólicos en el embrión que le permiten continuar su crecimiento. Después de la hidratación, las enzimas comienzan a digerir los materiales almacenados en el endospermo o en los cotiledones, y los nutrientes se trasladan a las regiones en crecimiento del embrión.

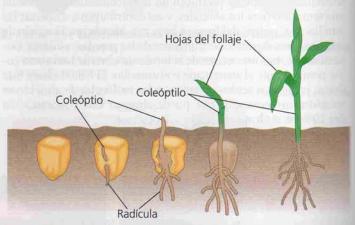
El primer órgano que emerge de la semilla en germinación es la radícula, la raíz embrionaria. Luego, el extremo del brote debe atravesar la superficie del suelo. En las alubias y en muchas otras eudicotiledóneas, se forma un gancho en el hipocótilo, y el crecimiento empuja este gancho por encima de la superficie (fig. 38-10a). Estimulado por la luz, el hipocótilo se endereza, elevando los cotiledones y el epicótilo. Por lo tanto, el delicado brote apical y los cotiledones son arrastrados hacia arriba en lugar de ser empujados con la punta hacia arriba a través del suelo abrasivo. Ahora, el epicótilo abre sus primeras hojas de follaje (hojas verdaderas, denominadas así para distinguirlas de los cotiledones, u "hojas de la semilla"). Las hojas se expanden, se hacen verdes, y comienzan a formar alimentos mediante la fotosíntesis. Los cotiledones se retraen y se desprenden de la plántula una vez que sus reservas de nutrientes han sido agotadas por el embrión en germinación.

El maíz y otras gramíneas, que son monocotiledóneas, utilizan un método diferente para atravesar el suelo cuando germinan (fig. 38-10b). El coleóptilo, la vaina que encierra y protege al brote embrionario, avanza hacia arriba a través del suelo hacia el aire. El extremo del brote crece a continuación en forma recta a través del túnel que le proporciona el coleóptilo tubular y finalmente atraviesa el extremo del coleóptilo.

La germinación de la semilla es un estado precario en la vida de una planta. La gruesa semilla da origen a una frágil plántula que estará expuesta a los depredadores, parásitos, al viento y a otros peligros. En la vida silvestre, solamente una pequeña fracción de las plántulas resiste lo suficiente como para como para convertirse en progenitoras. La producción de un enorme núme-



(a) Alubia común. En la alubia común, la formación de un gancho en el hipocótilo tira de los cotiledones.



(b) Maíz. En el maíz y otras gramíneas, el brote crece recto hacia arriba a través del tubo del coleóptilo.

▲ Fig. 38-10. Dos tipos frecuentes de germinación de una semilla.

ro de semillas compensa estos obstáculos a la supervivencia individual y ofrece a la selección natural sobradas variaciones genéticas para elegir. Sin embargo, este medio de reproducción resulta muy caro en términos de los recursos consumidos para la formación de las flores y del fruto. La reproducción asexual, por lo general, más simple y menos peligrosa para la descendencia, constituye un medio alternativo de propagación de las plantas.

Evaluación de conceptos

- 1. Algunas especies dioicas tienen genotipo sexual XY en los machos y XX en las hembras. Después de la fecundación doble ¿cuáles serán los genotipos de los núcleos del endospermo y del embrión?
- 2. Explique de qué manera las estructuras básicas de las semillas y de los frutos facilitan la reproducción.
- 3. ¿Cuál es la ventaja de la dormancia de la semilla?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Muchas plantas con flores se clonan a sí mismas por reproducción asexual

Imagine que le cortan sus dedos y observa que a partir de ellos se desarrolla una copia exacta de usted. Esto sería un ejemplo de reproducción asexual, en la cual la descendencia deriva de un solo progenitor sin recombinación genética (lo que, por supuesto, no se produce en los seres humanos). El resultado sería un clon, un organismo genéticamente idéntico, producido asexualmente.

Como muchas plantas sin semillas y algunas gimnospermas, muchas especies de angiospermas se reproducen tanto asexual como sexualmente. Si se reproduce asexualmente, una planta transmite la totalidad de sus genes a su descendencia. Si se reproduce sexualmente, una planta transmite solamente la mitad de sus genes. Cada forma reproductiva ofrece ventajas en determinadas situaciones.

Si una planta está excelentemente adaptada a un ambiente estable, la reproducción asexual tiene ventajas. Una planta puede clonar muchas copias de sí misma, y si las condiciones ambientales permanecen estables, estos clones también tendrán una buena aptitud para dicho ambiente. Además, la descendencia no es tan frágil como las plántulas producidas mediante reproducción asexual en las plantas con semillas. Los descendientes son, por lo general, fragmentos vegetativos maduros de la planta progenitora, razón por la cual, la reproducción asexual en las plantas también se conoce como reproducción vegetativa. Un clon disperso de pasto de las praderas puede recubrir un área tan densamente que la misma u otras especies tienen muy poca probabilidad de competir con él.

En ambientes inestables, donde la evolución de los patógenos y otras variables afectan a la supervivencia y al éxito reproductivo, la reproducción sexual puede ser una ventaja porque genera variación en la descendencia y en las poblaciones. Por el contrario, la uniformidad genotípica de las plantas que se reproducen asexualmente las coloca en un gran riesgo de extinción local si se produce un cambio ambiental catastrófico, como la aparición de una nueva enfermedad. Más aun, las semillas (que casi siempre se producen sexualmente) facilitan la dispersión de su descendencia a sitios más alejados. Y finalmente, la dormancia de las semillas permite la suspensión del crecimiento hasta que las condiciones hostiles del ambiente se vuelvan más favorables.

Mecanismos de reproducción asexual

La reproducción asexual en las plantas es típicamente una extensión de su capacidad de crecimiento indeterminado. Recuerde que las plantas tienen tejidos meristemáticos con células indiferenciadas que se dividen y pueden sostener o renovar su crecimiento indefinidamente. Además, las células parenquimáticas de las plantas se pueden dividir y diferenciar en tipos de células más especializadas, permitiéndoles a las plantas regenerar sus partes perdidas. Los fragmentos vegetativos desprendidos de algunas plantas pueden desarrollarse y formar un descendiente completo; un tallo amputado, por ejemplo, puede desarrollar raíces adventicias y transformarse en una planta completa. La **fragmentación**, la separación de una planta progenitora en partes que se desarrollan formando plantas completas, es una de las formas



▲ Fig. 38-11. Reproducción asexual en los álamos temblones (Populus tremula). Algunas arboledas de álamos temblones, como la que se observa en la fotografía, en realidad están compuestas por miles de árboles generados por reproducción asexual. Cada arboleda deriva del sistema de raíces de un progenitor. Observe que las diferencias genéticas entre las arboledas que descienden de diferentes progenitores tienen un momento diferente para el desarrollo del color y de la caída de las hojas en otoño.

más frecuentes de reproducción asexual. Por ejemplo, en algunas especies, el sistema de raíces de un solo progenitor origina muchos brotes adventicios que constituyen sistemas de brotes independientes. El resultado es un clon formado por reproducción asexual de un progenitor (fig. 38-11). Dicha propagación asexual ha producido el más antiguo de todos los clones vegetales conocidos, un anillo de arbustos de creosota en el desierto del Mojave, en California, que se cree que tiene por lo menos 12 000 años de antigüedad.

Un mecanismo completamente diferente de reproducción asexual ha evolucionado en los dientes de león y en algunas otras plantas. Estas plantas pueden, algunas veces, producir semillas sin polinización o fecundación. Esta reproducción asexual de las semillas se denomina apomixis (de la palabra griega que significa "lejos del acto de mezclar"), porque no hay unión entre la célula espermática y la ovocélula. En lugar de esto, una célula diploide del óvulo origina al embrión, y el óvulo madura formando semillas, que en el diente de león se dispersan por acción del viento. Por lo tanto, estas plantas se clonan a sí mismas mediante un proceso asexual, pero tienen la ventaja de la dispersión de las semillas, que generalmente está asociada con la reproducción sexual.

Propagación vegetativa y agricultura

Con el objetivo de mejorar los cultivos y las plantas ornamentales, los seres humanos han inventado varios métodos de propagación asexual de las angiospermas. La mayoría de estos métodos están basados en la capacidad de las plantas de formar raíces adventicias o brotes.

Clones de los esquejes o estacas

La mayoría de las plantas domésticas, leñosas ornamentales, y los árboles de huerto se reproducen asexualmente a partir de fragmentos de plantas denominados esquejes o estacas. En algunos casos, se utilizan esquejes de brotes o del tallo. En el extremo cortado del brote se forma una masa de células indiferenciadas, en división, que se denomina callo, y luego se desarrollan raíces adventicias a partir del callo. Si el fragmento del brote con-

tiene un nodo, las raíces adventicias se forman sin una etapa previa de callo. Algunas plantas, incluyendo las violetas africanas, pueden propagarse a partir de hojas únicas en vez de tallos. En otras plantas, los esquejes se extraen de tallos de almacenamiento especializados. Por ejemplo, una planta de patata puede dividirse en varios fragmentos, cada uno con una yema vegetativa u "ojo" que regenerá una planta completa.

Injertos

Una modificación de la reproducción vegetativa à partir de los esquejes consiste en injertar una pequeña rama o yema de una planta en una planta de una especie estrechamente emparentada, o en una variedad diferente de la misma especie. El injerto permite combinar en una sola planta las mejores cualidades de diferentes especies o variedades. La planta que proporciona el sistema de raíces se denomina portainjerto o patrón; la pequeña rama implantada en el patrón se conoce como injerto. Por ejemplo, injertos de variedades francesas de viñas que producen mejores uvas se trasplantan sobre las raíces de patrones de variedades americanas, que son más resistentes a ciertos patógenos del suelo. Los genes del injerto determinan la calidad de la fruta, que no está afectada por la constitución genética del patrón. Sin embargo, en algunos casos el patrón altera las características del brote que se desarrolla a partir del injerto. Por ejemplo, los árboles frutales enanos, que permiten una cosecha más fácil de las frutas, se forman injertando pequeñas ramas normales en patrones de variedades enanas que retrasan el crecimiento vegetativo del brote. Como las semillas se producen a partir de la planta derivada del injerto, cuando se siembran, originan plantas de la especie del injerto.

Clonación en el tubo de ensayo y técnicas relacionadas

Los biólogos especialistas en plantas han adoptado métodos in vitro para crear y clonar nuevas variedades de plantas. Es posible que crezcan plantas completas cultivando pequeños explantes (porciones de tejido cortados del progenitor) o inclusive células parenquimatosas aisladas en un medio artificial que contiene nutrientes y hormonas (fig. 38-12a). Las células cultivadas se dividen y forman un callo indiferenciado. Cuando el equilibrio hormonal del medio de cultivo se manipula, el callo puede generar brotes y raíces con células totalmente diferenciadas (fig. 38-12b). Las pequeñas plántulas del tubo de ensayo luego pueden ser trasladadas al suelo, donde continúan su crecimiento. Una sola planta puede ser clonada en miles de copias, subdividiendo los callos a medida que crecen. Este método se utiliza para propagar orquídeas y para clonar árboles de pino que producen madera a una velocidad inusualmente rápida.

El cultivo de tejidos vegetales también facilita la ingeniería genética. La mayoría de las técnicas para introducir genes extraños en las plantas requieren pequeñas porciones de tejido vegetal o células vegetales aisladas como material de inicio. En biología vegetal, el término **transgénico** se utiliza para describir a los organismos genéticamente modificados, que han sido manipulados artificialmente para expresar un gen de otra especie. El cultivo en tubo de ensayo ha hecho posible regenerar plantas genéticamente modificadas a partir de una única célula vegetal en la que se ha incorporado un DNA extraño. Las técnicas de ingeniería genética se abordan con mayor detalle en el capítulo 20.

Algunos investigadores están acoplando los métodos de cultivo de tejidos con una técnica que se conoce como **fusión de protoplastos**, con el objeto de obtener nuevas variedades de plantas



(a) Apenas unas pocas células de una zanahoria originan este callo, una masa de células indiferenciadas.

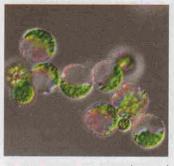


(b) El callo se diferencia para formar una planta completa con hojas, tallos y raíces.

▲ Fig. 38-12. Clonación de zanahorias en un tubo de ensayo (Véase también fig. 21-5).

que puedan clonarse. Los protoplastos son células vegetales a las que se les han eliminado las paredes celulares mediante un tratamiento con enzimas (celulasas y pectinasas) aisladas de hongos (fig. 38-13). Antes de cultivarlos, pueden seleccionarse los protoplastos con mutaciones que pueden mejorar el valor agrícola de la planta. En algunos casos, es posible fusionar dos protoplastos de diferentes especies de plantas que de otra manera serían reproductivamente incompatibles, y luego cultivar los protoplastos híbridos. Cada protoplasto puede regenerar una pared y finalmente formar una pequeña planta híbrida. Un éxito de este método es un híbrido entre una patata y un pariente silvestre llamado hierba mora. La hierba mora es resistente a un herbicida frecuentemente utilizado para eliminar maleza. Los híbridos también son resistentes, por lo que es posible "desmalezar" un campo con el herbicida sin matar a las plantas de patata.

El cultivo in vitro de células y tejidos vegetales es fundamental para la mayoría de los tipos de biotecnología vegetal. El otro proceso básico es la capacidad de producir plantas transgénicas a través de varios métodos de ingeniería genética. En la próxima sección describiremos con mayor detalle la biotecnología vegetal.



50 um

▼ Fig. 38-13. Protoplastos. Estas células vegetales sin paredes se preparan tratando las células o los tejidos con enzimas que degradan las paredes aisladas de ciertos tipos de hongos. Los investigadores pueden fusionar protoplastos de diferentes especies para formar híbridos y también pueden cultivar las células híbridas para producir una nueva planta.

Evaluación de conceptos

 Explique cómo la reproducción sexual y asexual contribuyen al éxito reproductivo de las plantas.

2. El plátano sin semillas, la fruta más popular del mundo, está perdiendo la batalla contra dos epidemias de hongos. ¿Por qué dichas epidemias constituyen, generalmente, un riesgo mayor para los cultivos que se propagan asexualmente?

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Concepto 38-4

La biotecnología vegetal está transformando la agricultura

La biotecnología vegetal tiene dos significados. En un sentido general, se refiere a innovaciones en la utilización de las plantas (o sustancias obtenidas de las plantas) para fabricar productos útiles para los seres humanos, un esfuerzo que comenzó en la prehistoria. En un sentido más específico, la biotecnología se refiere al uso de organismos transgénicos en la agricultura y en la industria. En efecto, en las últimas dos décadas, la ingeniería genética se ha transformado en una fuerza tan poderosa que los términos ingeniería genética y biotecnología se han transformado en sinónimos en los medios masivos de comunicación. En esta última sección ampliamos la discusión iniciada en el capítulo 20, examinando cómo los seres humanos han alterado las plantas para que sirvan a sus propósitos.

Selección artificial

Los seres humanos han intervenido en la reproducción y en la constitución genética de las plantas durante miles de años. No es exagerado decir que el maíz es un monstruo antinatural creado por el hombre. Abandonado a su propia naturaleza, el maíz se hubiera extinguido rápidamente por la sencilla razón de que no puede diseminar sus semillas. Los granos de maíz no solamente están permanentemente adheridos al eje central (mazorca o espiga), sino que también están protegidos permanentemente por gruesas vainas de hojas superpuestas (chala). Estos atributos no se originaron por selección natural, sino por la selección artificial realizada por el hombre (fig. 38-14) (en el capítulo 22 se comenta el concepto básico de selección artificial). En realidad, los hombres del Neolítico domesticaron a la mayor parte de nuestras especies de cultivo durante un período relativamente corto, hace, aproximadamente, 10 000 años. Pero la modificación genética comenzó mucho antes de que los hombres comenzaran a alterar los cultivos mediante selección artificial. Por ejemplo, las especies de trigo que utilizamos para la mayor parte de nuestra alimentación son el resultado de la hibridación natural entre diferentes especies de gramíneas. Esta hibridación es frecuente en las plantas y ha sido explotada por los criadores de plantas para introducir variaciones genéticas adicionales para la selección artificial y la mejora de los cultivos. Un ejemplo moderno es la cría selectiva del maíz.

El maíz es una materia prima importante en muchos países en

vías de desarrollo, pero las variedades más frecuentes son pobres en proteínas, por lo que las dietas deben suplementarse con otras fuentes, como las alubias. Las proteínas, en las variedades populares de maíz, tienen poca cantidad de lisina y triptófano, dos de los ocho aminoácidos esenciales que los seres humanos no pueden sintetizar y deben obtener de su dieta (véase fig. 41-10). Hace cuarenta años, los investigadores descubrieron un mutante conocido como opaque-2, que tiene niveles mucho más elevados de lisina y triptófano. Esta variedad de maíz es más nutritiva, como se refleja en el hecho de que cerdos alimentados con maíz opaque-2 aumentan de peso tres veces más rápido que aquéllos alimentados con el maíz normal. Sin embargo, como frecuentemente sucede en la cría de las plantas, un rasgo muy deseable estaba vinculado con otros indeseables. Los granos de maíz opaque-2 tienen un endospermo blando que dificulta su cosecha y los hace más vulnerables al ataque de las plagas. Utilizando los métodos convencionales de hibridación y selección artificial, los criadores transformaron el endospermo blando del opaque-2 en un tipo de endospermo duro más deseable, una transición que les llevó a cientos de científicos casi 20 años de trabajo. Si hubieran existido métodos modernos de ingeniería genética, un laboratorio podría haber insertado genes que codificaran proteínas con alto contenido de lisina y tripotófano en las variedades de maíz con endospermo duro durante un período de solo unos pocos años.

A diferencia de los criadores de plantas tradicionales, los biotecnólogos vegetales modernos, al contar con técnicas de ingeniería genética, no están limitados a la transferencia de genes entre especies estrechamente relacionadas o variedades de la misma especie. Por ejemplo, las técnicas tradicionales de cría no podrían ser utilizadas para insertar un gen deseado desde el narciso al arroz, porque las numerosas especies intermedias entre el arroz, el narciso y sus ancestros comunes, están extinguidas. En teoría, si los criadores dispusieran de las especies intermedias, durante el curso de varios siglos probablemente podrían introducir un gen del narciso en el arroz, mediante la hibridación tradicional y los métodos de cría. Sin embargo, con la tecnología de la ingeniería genética, dicha transferencia génica puede realizarse mucho más rápidamente y sin necesidad de

usar especies intermedias.



▲ Fig. 38-14. El maíz: un producto de la selección artificial. El maíz moderno (abajo) deriva del teosinte (arriba). Los granos del teosinte son minúsculos, y cada fila tiene una vaina o cáscara (chala) que debe retirarse para obtener el grano. Las semillas se desprenden durante la madurez, permitiendo su dispersión, lo que probablemente hizo difícil su cosecha a los agricultores primitivos. Los agricultores del neolítico seleccionaron las mazorcas más grandes y los granos de mayor tamaño, así como también la adherencia permanente de las semillas a la mazorca, y el cierre de la totalidad de la mazorca por medio de una vaina gruesa.

783

Reducción del hambre y la desnutrición mundial

Ochocientos millones de personas en la Tierra padecen deficiencias nutricionales. Cuarenta mil personas mueren cada día por desnutrición, y la mitad de ellas son niños. Hay muchas discrepancias acerca de las causas del hambre. Algunos sostienen que la escasez de alimentos no se debe a la falta de producción alimentaria, sino a desigualdades en la distribución: los que son verdaderamente pobres, simplemente no pueden pagar su comida. Otros consideran la escasez de alimentos como una evidencia de que el mundo está superpoblado, es decir, que la especie humana ha excedido la capacidad del planeta para contenerla (véase capítulo 52). Cualesquiera que fueran las causas demográficas y sociales de la desnutrición, el aumento de la producción de alimentos es un objetivo de los seres humanos. Como la tierra y el agua son los recursos más limitados de la producción alimentaria, la mejor opción será aumentar el rendimiento de las tierras disponibles. En realidad, hay muy poca tierra "extra" en condiciones de ser arada, especialmente, si los pocos espacios que quedan con vida silvestre deben ser conservados. Basándose en estimaciones conservadoras del crecimiento demográfico, los granjeros del mundo deberían producir un 40% más de granos por hectárea para alimentar a la población humana en el año 2020. La biotecnología vegetal puede contribuir a hacer posible que este rendimiento de las cosechas.

Actualmente, la adopción comercial por parte de los granjeros de cultivos transgénicos ha sido uno de los ejemplos más impactantes de adopción rápida de tecnología en la historia de la agricultura. Estos cultivos incluyen variedades transgénicas e híbridos del algodón, maíz y patatas que contienen genes de la bacteria Bacillus thuringiensis. Estos "transgenes" codifican una proteína (toxina Bt) que controla de manera efectiva numerosas y graves plagas de insectos. El uso de estas variedades vegetales reduce de forma importante la necesidad de rociar los cultivos con insecticidas químicos. La toxina Bt utilizada en los cultivos se produce en las plantas como una protoxina inofensiva que solamente se transforma en tóxica si es activada por condiciones de alcalinidad, como sucede en el intestino de los insectos. Como los vertebrados tienen estómagos con alto contenido ácido, la protoxina se destruye antes de transformarse en su forma activa. Por



◄ Fig. 38-15. Papaya modificada genéticamente. El virus de la
mancha en forma de anillo ha devastado el cultivo de papaya en todo el mundo. Una variedad transgénica de papaya salvó a la industria en Hawai. La papaya modificada genéticamente que se observa a
la izquierda es más resistente al virus de la mancha anular que la papaya no transgénica de la derecha.

esa razón, la toxina Bt es completamente inocua para los vertebrados, incluidos los seres humanos.

También se ha logrado un progreso considerable en el desarrollo de plantas transgénicas de algodón, maíz, soja, remolacha y trigo, que sean tolerantes a numerosos herbicidas. El cultivo de estas plantas puede reducir los costos de producción y permitir a los granjeros su siembra junto con herbicidas que no dañarán a las plantas transgénicas cultivadas, en lugar de realizar pesados trabajos de labranza que pueden ocasionar la erosión del suelo. Los investigadores también están realizando modificaciones genéticas mediante plantas con resistencia aumentada a las enfermedades. En un caso, una papaya transgénica resistente al virus de la mancha anular se introdujo en Hawai, salvando de esa manera la industria de la papaya (fig. 38-15).

La calidad nutricional de las plantas también se ha mejorado. Se está desarrollando el "arroz dorado", una variedad transgénica que posee algunos genes del narciso que incrementan las cantidades de vitamina A, para prevenir la ceguera que se expande en muchos de los pobres del mundo, cuya dieta tiene una deficiencia crónica en vitamina A (fig. 38-16).

El debate sobre la biotecnología vegetal

Una gran parte del debate referido a los organismos genéticamente modificados o transgénicos en la agricultura es de carácter político, social, económico y ético, y va más allá del alcance de este libro. Pero debemos tener en cuenta las preocupaciones y cuestionamientos biológicos sobre los cultivos modificados genéticamente. Algunos biólogos, particularmente ecologistas, están preocupados por los riesgos desconocidos asociados con la liberación de trangénicos en el ambiente. La discusión más importante se centra en la extensión en la cual los transgénicos constituyen un riesgo desconocido que, potencialmente, podría ser perjudicial para la salud humana o para el ambiente. Aquellos que proponen avanzar más lentamente con la biotecnología en la agricultura (o detenerla) están preocupados por la naturaleza imparable del "experimento". Si un ensayo clínico con un medicamento produce resultados perjudiciales precoces, el estudio se detiene. Pero tal vez no tengamos la capacidad de detener el "ensayo" de nuevos organismos introducidos en la biosfera.

El capítulo 20 presenta los cuestionamientos y preocupaciones clave referidas a la biotecnología en general. Aquí describiremos de forma más detallada los aspectos que se refieren a la biotecnología vegetal. Los estudios de laboratorio y de campo continúan examinando las posibles consecuencias del uso de cultivos transgénicos, incluyendo las consecuencias en la salud humana y en los organismos que no son diana y el potencial del escape transgénico.

Problemas en la salud humana

Una preocupación es que la ingeniería genética pueda transferir alergenos, es decir, moléculas ante las cuales algunos seres humanos son alérgicos, desde una fuente génica a una planta utilizada como alimento. Sin embargo, los biotecnólogos se están dedicando a eliminar los genes que codifican proteínas alergénicas de la soja y otros cultivos. Por ahora, no hay evidencias creíbles de que las plantas transgénicas específicamente diseñadas para el consumo humano puedan tener efectos adversos en la salud humana. De hecho, algunos alimentos transgénicos constituyen una alternativa más sana que, los alimentos no transgénicos. El maíz *Bt*, por ejemplo, contiene un 90% menos de una micotoxina cancerígena denominada fumonisina, que es muy resis-

Arroz modificado genéticamente



Arroz normal

Fig. 38-16. Granos de "arroz dorado" intercalados con granos del arroz común. El color dorado y el aumento del valor nutricional del arroz dorado se atribuyen a su capacidad de formar beta-carotenos. Los tres transgénicos que dieron al arroz dorado la capacidad de producir beta-carotenos en sus granos fueron introducidos de los narcisos (Narcissus).

tente a la degradación y que se ha encontrado en concentraciones alarmantemente elevadas en algunas partidas de productos procesados del maíz, abarcando desde los copos de maíz hasta la cerveza. La fumonisina es producida por un hongo (*Fusarium*) que infecta al maíz dañado por los insectos. Como el maíz *Bt*, por lo general, sufre menos el daño de los insectos que el maíz no transgénico, contiene mucha menor cantidad de fumonisina.

No obstante, a causa de estas preocupaciones relacionadas con la salud, los detractores de los organismos transgénicos proponen etiquetar con claridad todos los alimentos que contengan productos de organismos genéticamente modificados. Algunos también argumentan la necesidad de regulaciones estrictas que impidan la mezcla de alimentos transgénicos con otros no transgénicos durante el transporte, almacenamiento y procesado de los alimentos. Sin embargo, algunos defensores de la biotecnologia responden que no se han planteado exigencias similares cuando los cultivos "transgénicos" producidos por la técnica tradicional de la cría de plantas se colocaron en el mercado. Por ejemplo, el tritical es un cultivo completamente nuevo que se sintetizó artificialmente hace unas décadas mediante la hibridación del trigo y el centeno dos géneros diferentes que no se entrecruzan en la naturaleza. En la actualidad, el tritical es cultivado en más de 3 millones de hectáreas en todo el mundo.

Posibles efectos en organismos que no son diana

Muchos ecologistas están preocupados porque el crecimiento de los cultivos transgénicos podría tener efectos imprevistos sobre organismos no diana. Un estudio indica que las larvas (orugas) de las mariposas monarca respondieron adversamente e inclusive murieron después de consumir en el laboratorio hojas de algodoncillo (su alimento predilecto) impregnadas de polen del maiz Bt transgénico. Este estudio ha sido desacreditado desde entonces y constituye un buen ejemplo de la naturaleza de la ciencia, capaz de corregirse a sí misma. Como se demostró posteriormente, cuando los investigadores originales sacudieron las inflorescencias del maíz macho sobre las hojas de algodoncillo en el laboratorio, filamentos estaminados, sacos abiertos de polen, y otras partes florales también cayeron como una lluvia sobre las hojas. Después se comprobó que fueron estas otras partes florales, y no el polen, las que contenían la toxina Bt en altas concentraciones. A diferencia del polen, estas partes florales eliminadas en condiciones normales del campo, no serían transportadas por el viento a las plantas de algodoncillo vecinas. Solamente una línea de maiz Bt, responsable de menos del 2% de la producción comercial de maíz Bt (y actualmente interrumpida), producía polen con altas concentraciones de toxina Bt.

Considerando los efectos negativos del polen *Bt* sobre las mariposas monarca, se deben sopesar también los efectos de una alternativa al cultivo de maíz *Bt*: rociar el maíz no *Bt* con pesticidas químicos. Algunos estudios recientes han demostrado que dicho rociado era mucho más perjudicial para la población vecina de mariposas monarca que la producción de maíz *Bt*. Aunque los efectos que no son diana del polen del maíz *Bt* en las larvas de mariposas monarca parecen ser menores, la controversia ha destacado la necesidad de poner a prueba todos los cultivos transgénicos en estudios de campo seguros.

Consideración del problema del escape transgénico

La mayor preocupación que tienen algunos científicos con respecto a los cultivos transgénicos es la posibilidad de que los genes introducidos escapen desde un cultivo transgénico a malezas emparentadas mediante una hibridación cultivo a maleza. El temor es que la hibridación espontánea entre, por ejemplo, un cultivo modificado genéticamente para aumentar su resistencia a los herbicidas y un pariente silvestre, pueda dar origen a una "supermaleza", que tendría una ventaja selectiva sobre otras malezas silvestres y sería mucho más difícil de controlar en el campo. Algunos cultivos efectivamente se hibridan con malezas emparentadas y el escape transgénico de cultivo a maleza es una posibilidad. Su probabilidad depende de la capacidad del cultivo y de la maleza de hibridarse y de cómo los transgenes afectan la aptitud general de los híbridos. Un rasgo deseable del cultivo -un fenotipo enano, por ejemplo- puede ser desventajoso para una maleza silvestre. En otros casos, no hay malezas emparentadas en las proximidades con las cuales hibridarse; por ejemplo, la soja no tiene parientes silvestres en los Estados Unidos. Sin embargo, la canola, el sorgo y muchos otros cultivos se hibridan fácilmente con malezas silvestres.

A causa de las preocupaciones sobre el escape transgénico se están realizando esfuerzos para producir la esterilidad masculina en los cultivos transgénicos. Estas plantas todavía producirán semillas y frutos si son polinizadas por plantas no transgénicas de los alrededores, pero no producirán polen viable. Otro sistema consiste en introducir el transgén dentro del DNA del cloroplasto del cultivo. El DNA del cloroplasto en muchas especies de plantas se hereda estrictamente de la planta materna, de manera que los transgenes del cloroplasto no pueden ser transferidos mediante el polen (en el capítulo 15 puede verse un comentario sobre la herencia materna).

La "tecnología exterminadora" constituye otro enfoque potencial para reducir el problema del escape transgénico. La tecnología exterminadora utiliza genes "suicidas" que destruyen las secuencias críticas del desarrollo, impidiendo el crecimiento del polen o la maduración de las semillas. Las plantas que están genéticamente modificadas para experimentar el proceso exterminador crecen normalmente hasta las últimas etapas de maduración de la semilla o del polen. En este momento, un gen que expresa una proteína tóxica "exterminadora" para las plantas, pero inofensiva para los animales, se activa solamente en las semillas o polen próximos a su maduración. Aunque las semillas o el polen que se forman son prácticamente maduros, no son viables. Las proteínas exterminadoras se producen exclusivamente si las semillas originales son pretratadas con un compuesto químico específico. La mayor parte de la investigación se ha centrado en aplicar esta tecnología para eliminar las semillas, obligando a los granjeros a proveerse de semillas transgénicas todas las temporadas. Sin embargo, aplicar la tecnología para eliminar los granos de polen en desarrollo puede ser una estrategia efectiva para reducir el escape transgénico.

El debate permanente acerca de los organismos transgénicos en la agricultura ejemplifica uno de los temas de este libro de texto: las relaciones de la ciencia y la tecnología con la sociedad. Los avances tecnológicos casi siempre implican el riesgo de resultados inesperados. En la biotecnología vegetal, un riesgo igual a cero es probablemente inalcanzable. Basándose en la consideración de cada caso individualmente, los científicos y el público deben establecer los posibles beneficios de los productos transgénicos en relación con los riesgos que la sociedad está dispuesta a correr. El mejor escenario para estas discusiones y decisiones debe basarse en los datos de la información científica y de las pruebás realizadas, más que en temores reflexivos o en un optimismo ciego.

Evaluación de conceptos

- 1. Compare la cría tradicional de una planta con los procedimientos de ingeniería genética.
- 2. Explique los riesgos y beneficios de los cultivos transgénicos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Revisión del capítulo

Concepto

La polinización permite que los gametos se encuentren dentro de la flor

- El esporofito, la generación dominante, produce esporas que se desarrollan dentro de las flores en gametofitos masculinos (granos de polen) y gametofitos femeninos (sacos embrionarios) (pp. 771-772).
- Estructura de la flor (p. 772). Los cuatro órganos florales son: sépalos, pétalos, estambres y carpelos.
- Desarrollo del gametofito y polinización (pp. 774-775). El polen se desarrolla a partir de las microsporas dentro de los microsporangios de las anteras; los sacos embrionarios se desarrollan a partir de las megasporas dentro de los óvulos. La polinización, que precede a la fecundación, es el depósito del polen sobre el estigma de un
- Mecanismos que impiden la autofecundación (pp. 775-776). Algunas plantas rechazan el polen que tiene un gen S coincidente con un alelo en las células del estigma. El reconocimiento del polen como "propio" desencadena una vía de transducción de señales que conduce a un bloqueo del crecimiento del tubo polínico.

Concepto 30

Después de la fecundación, los óvulos se desarrollan hasta convertirse en semillas y los ovarios en frutos

- Fecundación doble (pp. 776-777). El tubo polínico descarga dos células espermáticas dentro del saco embrionario; una fecunda a la ovocélula, mientras que la otra se combina con los núcleos polares, dando origen al endospermo, donde se almacenan los nutrientes.
- Del óvulo a la semilla (pp. 777-778). La cubierta de la semilla encierra al embrión junto con el suplemento alimentario que se encuentra en los cotiledones o en el endospermo.
- Del ovario al fruto (pp. 778-779). El fruto protege a las semillas que encierra, contribuye a su dispersión por medio del viento, y atrae a los animales que diseminan las semillas.
- Germinación de la semilla (pp. 779-780). La dormancia asegura que las semillas germinan solo cuando las condiciones para la supervivencia de la plántula son óptimas. La interrupción de la dormancia por lo general requiere señales ambientales, como los cambios de temperatura o de iluminación.

Concepto 30

Muchas plantas con flores se clonan a sí mismas por reproducción asexual

- La reproducción asexual facilita que los clones se diseminen: la reproducción sexual genera la variación genética que hace posible la adaptación evolutiva (p. 781).
- Mecanismos de la reproducción asexual (p. 781). Una manera importante de reproducción asexual es la fragmentación de una planta progenitora en partes que se transforman en plantas comple-
- Propagación vegetativa y agricultura (pp. 781-782). La clonación de las plantas a partir de sus esquejes o estacas es una práctica antigua. Actualmente podemos clonar plantas a partir de una única célula, que puede ser manipulada genéticamente antes de la clona-

Concepto

La biotecnología vegetal está transformando la agricultura

- Selección artificial (p. 783). La hibridación interespecífica de las plantas es frecuente en la naturaleza y ha sido utilizada por los criadores de plantas, antiguos y modernos, para introducir genes nue-
- Reducción del hambre y de la desnutrición mundial (p. 784). Las plantas modificadas genéticamente podrían aumentar la cantidad y calidad de los alimentos en todo el mundo.
- El debate sobre la biotecnología vegetal (pp. 784-786). Existen ciertas preocupaciones acerca de los riesgos desconocidos de liberar organismos modificados genéticamente al medio ambiente, pero deben tenerse en cuenta los beneficios potenciales de los cultivos transgénicos.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- Lo más probable es que una planta que tiene pétalos pequeños y verdes, sea polinizada:
 - a. Por una abeja.
 - b. Por un pájaro.
 - c. Por un murciélago.
 - d. Por acción del viento.

- 2. El grano de polen es a como- es al gametofito femenino:
 - a. El gametofito masculino; el saco embrionario
 - b. El saco embrionario; el óvulo
 - c. El óvulo; el esporofito
 - d. La antera; la semilla
 - e. El pétalo; el sépalo
- 3. Una semilla se desarrolla a partir de
 - a. Una ovocélula.
 - b. Un grano de polen.
 - c. Un óvulo.
 - d. Un ovario.
 - e. Un embrión.
- 4. Un fruto es un(a):
 - a. Ovario maduro.
 - b. Óvulo maduro.
 - c. Semilla más integumentos.
 - d. Carpelo fusionado.
 - e. Saco embrionario agrandado.
- 5. ¿Cuál de las siguientes condiciones es necesaria para que casi todas las semillas interrumpan su dormancia?:
 - a. Exposición a la luz.
 - b. Imbibición.
 - c. Abrasión de la cubierta de la semilla.
 - d. Exposición al frío.
 - e. Cobertura de suelo fértil.
- 6. Las fuentes de variabilidad genética en una especie que se propaga asexualmente involucra todos los siguientes procesos *excepto*:
 - a. Fusión de protoplastos.
 - b. Mutación.
 - c. Hibridación.
 - d. Ingeniería genética.
- 7. Los biotecnólogos especialistas en plantas utilizan la fusión de protoplastos principalmente para:
 - a. Cultivar células vegetales in vitro.
 - b. Propagar asexualmente las variadades vegetales deseables.
 - c. Introducir genes bacterianos en un genoma vegetal.
 - d. Estudiar los acontecimientos precoces que suceden a la fertilización.
 - e. Producir nuevas especies híbridas.
- 8. La célula basal formada en la primera división de un cigoto vegetal se desarrollará hasta convertirse en:
 - a. El suspensor que fija al embrión y transfiere los nutrientes.
 - b. El proembrión.
 - c. El endospermo que nutre al embrión en desarrollo.
 - d. El ápice radical del embrión.
 - e. Dos cotiledones en las eudicotiledóneas, pero uno en las monocotiledóneas.
- Los cuestionamientos al desarrollo de cultivos Bt continúan en aumento porque:
 - a. Los cultivos Bt han demostrado ser tóxicos para el ser humano.

- El polen de estos cultivos es perjudicial para las larvas de mariposas monarca en el campo.
- c. Si los genes de la toxina Bt "escapan" hacia especies de malezas relacionadas de malas hierbas, las especies híbridas podrían tener efectos ecológicos dañinos.
- d. Bacillus thuringiensis es un patógeno para el ser humano.
- e. La toxina Bt reduce la calidad nutritiva del cultivo.
- 10. El "arroz dorado" es una variedad transgénica que:
 - a. Es resistente a varios herbicidas, haciendo que sea práctico en campos de arroz donde se utilizan estos herbicidas.
 - Es resistente a un virus que ataca los campos de arroz con frecuencia.
 - c. Incluye genes bacterianos que producen una toxina que reduce el daño ocasionado por las plagas de insectos.
 - d. Produce granos más grandes, de color dorado, que aumentan el rendimiento de los cultivos.
 - e. Contiene genes del narciso que aumentan el contenido de vitamina A.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Con respecto a la reproducción sexual, algunas especies vegetales se autofecundan totalmente, otras son completamente autoincompatibles, y algunas han adoptado una "estrategia mixta" con una autoincompatibilidad parcial. Estas estrategias reproductivas varían en su implicación en la potencialidad evolutiva. ¿Por ejemplo de que forma ¿Cómo funcionaría una especie autoincompatible funcionar como una pequeña población fundadora o población restante en un cuello de botella demográfico, comparada con una especie que se autofecunda?

Problemas científicos

Quienes critican a los alimentos modificados genéticamente argumentan que la inserción de genes extraños puede causar un trastorno en el funcionamiento celular normal, y que podrían aparecer sustancias inesperadas y potencialmente perjudiciales. Las sustancias tóxicas intermediarias, que normalmente se producen en muy pequeñas cantidades, podrían aumentar de manera considerable o podrían aparecer nuevas sustancias. Existe también un riesgo potencial de que la modificación genética pueda producir pérdida de sustancias importantes para mantener un metabolismo normal. Si usted fuera el jefe de los consultores científicos de su país, ¿cómo respondería a estas críticas?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los seres humanos se han dedicado a la manipulación genética durante milenios, produciendo variedades animales y vegetales mediante cruzamiento selectivo y procesos de hibridación que modifican los genomas de los organismos de manera significativa. ¿Por qué piensa usted que la moderna ingeniería genética, que con frecuencia implica la introducción o modificación de solamente uno o unos pocos genes, se ha encontrado con tanta oposición en la opinión pública? ¿Alguna forma de ingeniería genética es más preocupante que otras? Explique.

Respuestas de las plantas a las señales internas y externas



▲ Fig. 39-1. Una plántula de gramínea se inclina hacia la luz.

Conceptos clave

- 39-1 La vía de transducción de señales conecta la recepción de las señales con la respuesta
- 39-2 Las hormonas vegetales ayudan a coordinar el crecimiento, el desarrollo y las respuestas a los estímulos
- **39-3** Las respuestas a la luz son fundamentales para la vida de las plantas
- 39-4 Las plantas responden a una gran variedad de estímulos además de la luz
- **39-5** Las plantas se defienden de los herbívoros y de los patógenos

Panorama general

Los estímulos y la vida sedentaria

pesar de estar ancladas al suelo mediante sus raíces, las plantas deben responder a cualquier cambio ambiental que aparezca en su entorno. Por ejemplo, la inclinación de una pequeña gramínea hacia la luz (fig. 39-1) comienza por la detección de la dirección, cantidad y color de la luz. Después de integrar esta información, las células del extremo de la plántula experimentan modificaciones bioquímicas complejas que influyen en la distribución de señales químicas en la planta. Por último, los cambios en la distribución de estos compuestos químicos reguladores del crecimiento conducen a la inclinación de la planta hacia la luz. Éste es un ejemplo de cómo se adaptan constantemente la morfología y la fisiología de una planta al ambiente por medio de complejas interacciones entre los estímulos procedentes del ambiente y las señales internas.

En este capítulo se describe cómo responden las plantas a las señales externas e internas. Como organismo, las plantas y los animales responden a los estímulos ambientales de maneras muy diferentes. Los animales, que pueden desplazarse, responden principalmente moviéndose hacia los estímulos positivos y ale-

jándose de los negativos. Como no pueden desplazarse, las plantas, por lo general, responden a las señales ambientales ajustando su patrón de crecimiento y desarrollo. Por esta razón, las plantas de una misma especie difieren en la forma de su cuerpo mucho más que los animales de una misma especie. Todos los leones tienen cuatro patas y casi las mismas proporciones corporales, pero los robles se diferencian considerablemente en su número de ramas y en su forma. Comenzaremos nuestro estudio de las respuestas de las plantas, describiendo el papel de la transducción de señales en las células vegetales.

Concepto 39-1

La vía de transducción de señales conecta la recepción de las señales con la respuesta

Todos los organismos reciben señales específicas del ambiente y responden a ellas mejorando su supervivencia y éxito reproductivo. Por ejemplo, las abejas, que en sus ojos poseen fotorreceptores sensibles a la luz ultravioleta, pueden percibir patrones en los pétalos de las flores que las orientan hacia el néctar, patrones que son completamente invisibles para los seres humanos. Las plantas también poseen receptores celulares que utilizan para detectar cambios importantes en su ambiente, como el aumento de la concentración de una hormona de crecimiento, la lesión provocada por una oruga que mastica las hojas o la reducción del período diurno cuando se acerca el invierno.

Para que un estímulo desencadene una respuesta, ciertas células deben tener un receptor apropiado, una molécula afectada por el estímulo. Por ejemplo, nuestra incapacidad para ver luz ultravioleta se debe a que nuestros ojos carecen de fotorreceptores para esa longitud de onda. Cuando recibe un estímulo, el receptor inicia una serie de pasos bioquímicos, una vía de transducción de señales, que acopla la recepción con la respuesta. Las plantas son sensibles a una gran variedad de estímulos, cada uno de los cuales inicia una vía de transducción de señales específica.

En el capítulo 11 se introdujeron los conceptos generales de la transducción de señales en las células. En este capítulo aplicare-

mos estos conceptos a las plantas.

Imagine una patata olvidada en la parte trasera de un armario de la cocina. Este tallo subterráneo modificado, o tubérculo, ha generado brotes a partir de sus "ojos" (yemas axilares). Estos brotes, sin embargo, se parecen muy poco a los de una planta típica. En lugar de tener hojas verdes y anchas y tallos robustos, estas plantas tienen una palidez "fantasmal", poseen hojas no expandidas y carecen de raíces alargadas (fig. 39-2a). Estas adaptaciones morfológicas para el crecimiento en la oscuridad, denominadas, en conjunto, etiolación, tienen sentido si tenemos en cuenta que una planta joven de patata en la naturaleza, por lo general, encuentra solo oscuridad cuando brota debajo de la tierra. En estas circunstancias, las hojas expandidas serían un obstáculo para la penetración en el suelo y se dañarían cuando los brotes empujasen la planta a través del suelo. Como las hojas no están expandidas y son subterráneas, hay poca pérdida de agua por evaporación y poca necesidad de que el extenso sistema de raíces reemplace la pérdida de agua por transpiración. Además, la energía gastada en producir clorofila verde sería un desperdicio por la ausencia de luz para la fotosíntesis. Por el contrario, una planta de patata que crece en la oscuridad destina la mayor cantidad de energía posible al alargamiento de los tallos. Esta adaptación permite que los brotes quiebren el suelo antes de que las reservas de nutrientes del tubérculo se agoten. La respuesta de etiolación es un ejemplo de cómo la morfología y fisiología de una planta se sintonizan con el ambiente que la rodea mediante interacciones complejas entre las señales del ambiente y las señales internas.

Cuando un brote alcanza la luz del sol, la planta experimenta profundos cambios que, en conjunto, se denominan **desetiolación** (proceso que de manera informal se conoce como enverdecimiento). La velocidad de alargamiento de los tallos disminuye, las hojas se expanden, las raíces se alargan y el brote produce clorofila. En re-

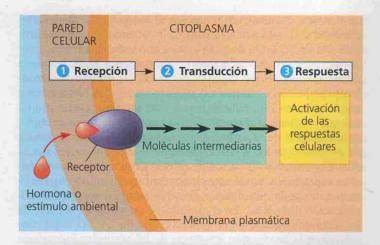


(a) Antes de la exposición a la luz.

Una patata que ha crecido en la
oscuridad tiene tallos altos, largos
y delgados y hojas no expandidas,
adaptaciones morfológicas que
permiten a los brotes penetrar en
el suelo. Las raíces son cortas,
pero tienen poca necesidad de
absorber agua porque los brotes
tienen poca pérdida de agua.

(b) Después de la exposición du-rante una semana a la luz natural del día. La planta de la patata comienza a parecerse a una planta típica, con hojas anchas y verdes, tallos robus-tos y cortos, y largas raíces. Esta transformación comienza con la recepción de luz por un pigmento específico, el fito-cromo.

▲ Fig. 39-2. La desetiolación (enverdecimiento) inducida por la luz en patatas que crecen en la oscuridad.



▲ Fig. 39-3. Revisión de un modelo general para las vías de transducción de señales. Como se mencionó en el capítulo 11, una hormona u otra señal que se une a un receptor específico estimula a la célula para producir moléculas intermediarias, como los segundos mensajeros. Estas moléculas intermediarias desencadenan diferentes respuestas de la célula ante la señal original. En este diagrama, el receptor está en la superficie de la célula diana. En otros casos, las hormonas entran en las células y se unen a receptores específicos dentro de ellas.

sumen, comienza a parecerse a una planta típica (fig. 39-2b). Usaremos esta respuesta de desetiolación como un ejemplo de la forma en que la recepción de una señal por las células vegetales —en este caso, la luz— se transduce en una respuesta (enverdecimiento). A lo largo de este trayecto, exploraremos cómo los estudios con mutantes proporcionan indicios sobre las funciones que desempeñan las moléculas en las etapas del procesamiento celular de una señal: recepción, transducción y respuesta (fig. 39-3).

Recepción

En primer lugar, las señales son detectadas por los receptores, proteínas que experimentan cambios en su conformación en respuesta a un estímulo específico. El receptor que participa en la desetiolación es un tipo de fitocromo, un fotorreceptor que examinaremos con mayor detalle en un apartado posterior de este capítulo. A diferencia de muchos receptores, que están incorporados a la membrana plasmática, el fitocromo, que actúa en la desetiolación, se encuentra en el citoplasma. Los investigadores demostraron la necesidad del fitocromo para la desetiolación en estudios con el tomate, un pariente cercano de la patata. El mutante aurea del tomate, que tiene niveles de fitocromo inferiores al normal, enverdece menos que el tipo silvestre de tomate cuando se expone a la luz. El nombre aurea proviene del latín "de color dorado". En ausencia de clorofila, los pigmentos amarillos de la planta, denominados carotenoides, son más evidentes. Los investigadores produjeron una respuesta de desetiolación en células individuales de la hoja de aurea, inyectando fitocromo de otras plantas y exponiendo las células a la luz. Dichos experimentos indican que el fitocromo tiene la función de detectar la luz durante la desetiolación.

Transducción

Los receptores son sensibles a señales químicas y ambientales muy débiles. Algunas respuestas de desetiolación se desencadenan por niveles demasiados bajos de luz. Por ejemplo, niveles de luz equivalentes a unos pocos segundos de luz lunar son sufi-

cientes para ocasionar un retraso en el alargamiento del tallo en plántulas de avena que crecieron en la oscuridad. ¿Cómo se amplifica la información de estas señales que son muy débiles, y cómo se transduce su recepción en una respuesta específica de la planta? La respuesta se produce por medio de segundos mensajeros, pequeños compuestos químicos secretados internamente que transmiten y amplifican la señal del receptor a otras proteínas que originan la respuesta. En la desetiolación, por ejemplo, cada molécula de fitocromo activada puede dar origen a cientos de moléculas de un segundo mensajero, cada una de las cuales puede provocar la activación de cientos de moléculas de una enzima específica. Usando estos mecanismos, el segundo mensajero de una vía de transducción de señales origina una rápida amplificación de la señal. En el capítulo 11 examinamos el papel de los segundos mensajeros en general (véase fig. 11-12). Aquí consideramos la producción y función de los segundos mensajeros en la desetiolación. Consulte con frecuencia la figura 39-4 mientras lee la siguiente descripción de este proceso complejo.

La luz induce un cambio en la estructura del fitocromo que origina el aumento de los niveles del segundo mensajero GMP cíclico (cGMP) y del Ca²⁺. La modificación en los niveles de cGMP puede producir cambios iónicos dentro de la célula, influyendo en las propiedades de los canales iónicos. El GMP cíclico también activa a las proteincinasas, enzimas que influyen en la activación de otras enzimas por fosforilación, proceso por el cual un grupo fosfato se une a la proteína en un sitio específico. La inyección de cGMP en las células de la hoja del tomate *aurea* inducen una res-

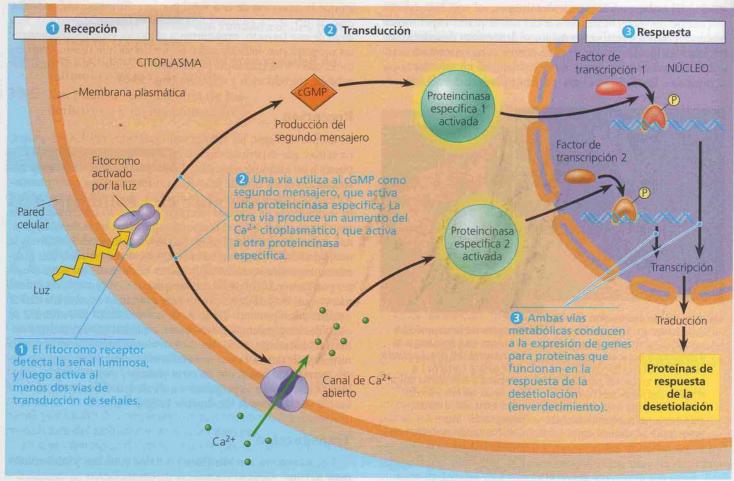
puesta de desetiolación parcial, incluso sin añadir fitocromo. Los cambios en los niveles de Ca^{2+} en el citosol también desempeñan un papel importante en la transducción de señales del fitocromo. La concentración de Ca^{2+} es, por lo general, muy baja en el citosol (alrededor de 10^{-7} M). Pero la activación del fitocromo puede abrir los canales de Ca^{2+} y origina un aumento transitorio de 100 veces en los niveles de Ca^{2+} del citosol. Al igual que el cGMP, el Ca^{2+} citosólico puede influir en la actividad de canales iónicos específicos y en las proteincinasas.

Respuesta

En última instancia, una vía de transducción de señales produce la regulación de una o más actividades celulares. En la mayoría de los casos, estas respuestas ante un estímulo implican el aumento de actividad de ciertas enzimas. Hay dos mecanismos principales por los cuales una vía de señalización puede activar una enzima. Un mecanismo consiste en estimular la transcripción del mRNA de dicha enzima (regulación transcripcional). El otro mecanismo consiste en activar las moléculas enzimáticas existentes (modificación postraduccional).

Regulación transcripcional

Los factores de transcripción se unen directamente a regiones específicas del DNA y controlan la transcripción de genes específicos (véase la fig. 19-5). En el caso de la desetiolación induci-



▲ Fig. 39-4. Un ejemplo de transducción de señales en las plantas: el papel del fitocromo en la respuesta de desetiolación (enverdecimiento).

da por el fitocromo, se activan por fosforilación varios factores de transcripción en respuesta a unas condiciones de luz apropiadas. La activación de algunos de estos factores de transcripción depende del cGMP, mientras que la de otros requiere Ca²⁺.

El mecanismo por el cual una señal promueve una nueva vía de desarrollo puede depender de la activación de factores de transcripción positivos (proteínas que aumentan la transcripción de genes específicos), de factores de transcripción negativos (proteínas que disminuyen la transcripción), o de ambos. Por ejemplo, existen mutantes de Arabidopsis que, con excepción de su color pálido, tienen una morfología que corresponde al crecimiento en un ambiente luminoso (hojas expandidas, tallos cortos y robustos) cuando en realidad crecen en la oscuridad (aunque no son verdes, ya que el último paso en la producción de clorofila requiere luz directa). Estos mutantes tienen defectos en un factor de transcripción negativo que inhibe la expresión de otros genes normalmente activados por la luz. Cuando el factor negativo se elimina por la mutación, se activa la vía que casi siempre está bloqueada. En consecuencia, estos mutantes, con excepción de su coloración pálida, tienen el aspecto de haber crecido en un ambiente con luz.

Modificación postraduccional de las proteínas

Aunque la síntesis de nuevas proteínas por transcripción y traducción son hechos moleculares importantes que se asocian con la desetiolación, también lo son las modificaciones postraduccionales de las proteínas existentes. En la mayoría de los casos, estas proteínas existentes se modifican por fosforilación. Muchos segundos mensajeros, entre ellos el cGMP, e inclusive algunos receptores, como ciertas formas de fitocromo, activan directamente las proteincinasas. Con frecuencia, una proteincinasa fosforilará a otra proteincinasa, que luego fosforilará a otra, y así sucesivamente. Dichas cascadas de cinasas pueden finalmente asociar los estímulos iniciales con respuestas a nivel de la expresión de genes, por lo general, mediante la fosforilación de factores de transcripción. Por estos mecanismos, muchas vías de transmisión de señales regulan en última instancia la síntesis de nuevas proteínas, casi siempre activando o desactivando ("encendiendo" o "apagando") genes específicos.

Las vías de señalización también deben tener mecanismos para "apagarse", una vez que la señal inicial ya no está presente. Por ejemplo, ¿qué pasa sí colocamos otra vez la patata dentro del armario de la cocina? Las proteinfosfatasas, enzimas que desfosforilan proteínas específicas, participan en estos procesos de "encendido" y "apagado". En un momento concreto, la actividad de una célula depende del balance de la actividad de muchos tipos de proteincinasas y de proteinfosfatasas.

Proteínas de la desetiolación ("enverdecimiento")

¿Qué clase de proteínas se transcriben o activan por fosforilación durante el proceso de desetiolación? Muchas son enzimas que actúan de manera directa en la fotosíntesis; otras son enzimas que participan aportando los precursores químicos necesarios para la producción de clorofila; algunas otras afectan a los niveles de las hormonas vegetales que regulan el crecimiento. Por ejemplo, los niveles de dos tipos de hormonas, la auxina y los brasinoesteroides, que facilitan el alargamiento del tallo, disminuyen tras la activación de los fitocromos, esto es, reducen el alargamiento del tallo que acompaña a la desetiolación.

Hemos descrito en detalle la transducción de señales implicada en la respuesta de desetiolación de una patata para darle una idea de la complejidad de las modificaciones bioquímicas que subyacen en este proceso. Cada hormona vegetal y cada estímulo ambiental desencadenan una o más vías de transducción de señales de complejidad comparable. Como en el caso del mutante del tomate aurea, las técnicas de biología molecular combinadas con los estudios de los mutantes están ayudando a los investigadores a identificar estas diferentes vías. Pero la biología molecular está basada en una larga historia de minuciosas investigaciones fisiológicas y bioquímicas sobre la forma en que funcionan las plantas. Como leerá en la próxima sección, las observaciones y experimentos clásicos proporcionaron a los biólogos los primeros indicios de que las señales químicas, las hormonas, son reguladores internos del crecimiento y desarrollo de las plantas.

Evaluación de conceptos



- 1. El medicamento Viagra que se utiliza para tratar la disfunción eréctil inhibe a una enzima que hidroliza al GMP cíclico. Suponiendo que las células de la hoja del tomate tengan una enzima similar, ¿cree usted que la aplicación de sildenafil causaría una desetiolación normal de las hojas de tomate aurea?
- 2. La cicloheximida es un fármaco que inhibe la síntesis proteica. Explique qué efecto tendrá la cicloheximida en la desetiolación.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 39-2

Las hormonas vegetales ayudan a coordinar el crecimiento, el desarrollo y las respuestas a los estímulos

La palabra hormona deriva de un verbo griego que significa "excitar". Presentes en todos los organismos multicelulares, las hormonas son sustancias químicas que coordinan las diferentes partes de un organismo. Por definición, una hormona es un compuesto que se produce en un sitio del cuerpo y luego se transporta a otras partes del cuerpo, donde se une a un receptor específico y desencadena respuestas en las células y tejidos efectores. Otra característica importante de las hormonas es que solo se necesitan cantidades minúsculas para producir cambios sustanciales en un organismo. Las concentraciones de hormonas o las tasas de su transporte pueden cambiar en respuesta a un estímulo ambiental. Con frecuencia, la respuesta de una planta depende de la interacción de dos o más hormonas.

El descubrimiento de las hormonas vegetales

El concepto de mensajeros químicos en las plantas surgió a partir de una serie de experimentos clásicos que estudiaron cómo responden los tallos a la luz. El brote de una planta doméstica en el alféizar de una ventana crece hacia la luz. Si usted gira la planta, ésta reorienta su crecimiento hasta que sus hojas se colocan enfrente de la ventana. Cualquier respuesta de crecimiento

Figura 39-5

Investigación: ¿Qué parte de un coleóptilo percibe la luz y cómo se transmite la señal?

ENPERIMENTO En 1880, Charles Darwin y su hijo Francis diseñaron un experimento para determinar qué parte del coleóptilo detecta la luz. En 1913, Peter Boysen-Jensen dirigió un experimento para determinar cómo se transmite la señal del fototropismo.

RESULTADOS Cara del Control coleóptilo en la sombra Cara iluminada del coleóptilo Darwin y Darwin (1880) Ápice Ápice Apice Base eliminado recubierto recubierto recubierta con una con una con una cubierta cubierta pantalla transparente opaca opaca Boysen-Jensen (1913) **Apice** Ápice separado separado mediante mica mediante un bloque de

CONCLUSIÓN

En el experimento de Darwin y Darwin se produce la respuesta fototrópica solo cuando la luz puede alcanzar el extremo o ápice del coleóptilo. Por esa razón, ellos concluyen que solo el ápice detecta la luz. Boysen-Jensen observó que la respuesta fototrópica se produce si el ápice se separa mediante una barrera permeable (gelatina), pero no cuando se separa por una barrera impermeable sólida (un mineral denominado mica). Estos resultados sugirieron que la señal es un compuesto químico móvil activado por la luz.

que tenga como resultado la curvatura de la totalidad de los órganos de la planta hacia un estímulo o en dirección contraria se denomina **tropismo** (del griego *tropos*, girar, orientarse hacia). El crecimiento de un brote hacia la luz se llama **fototropismo** positivo, mientras que el crecimiento en dirección contraria a la luz se denomina fototropismo negativo.

En un bosque o en otro ecosistema natural, donde las plantas pueden ser numerosas, el fototropismo dirige el crecimiento de las plántulas hacia la luz del sol, que impulsa la fotosíntesis. ¿Cuál es el mecanismo de esta respuesta adaptativa? Gran parte de lo que sabemos sobre fototropismo se aprendió estudiando las plántulas de las gramíneas, en particular, la avena. El brote de una plántula germinada de gramínea está encerrado en una vaina denominada coleóptilo (véase fig. 38-10b), que crece hacia arriba en línea recta si la pequeña planta se deja en la oscuridad, o si se ilumina de manera uniforme por todos lados. Si el coleóptilo en crecimiento se ilumina desde un solo lado, crece hacia la luz. Esta respuesta es el resultado de un crecimiento diferencial de células en las caras opuestas del coleóptilo; las células de la cara más oscura se alargan más rápido que las células de la cara más iluminada.

Charles Darwin y su hijo Francis realizaron algunos de los experimentos más antiguos sobre fototropismo a finales del siglo XIX. Observaron que una plántula de gramínea solo podía inclinarse hacia la luz si estaba presente el extremo o ápice del coleóptilo (fig. 39-5). Si se eliminaba el ápice, el coleóptilo no se curvaba. La pequeña planta dejaba de crecer hacia la luz si se cubría dicho extremo con una cubierta opaca; ni una cubierta transparente ni un blindaje opaco colocado por debajo del ápice del coleóptilo impedían la respuesta fototrópica. Los Darwin concluyeron que el extremo o ápice del coleóptilo era el responsable de detectar la luz. Sin embargo, la verdadera respuesta de crecimiento, la curvatura del coleóptilo, se producía a cierta distancia, por debajo del extremo del coleóptilo. Los Darwin postularon que se transmitía alguna señal desde el extremo superior hacia la región del coleóptilo que se alargaba. Algunas décadas más tarde, el danés Peter Boysen-Jensen demostró que la señal era una sustancia química móvil. Separó el extremo del resto del coleóptilo mediante un bloque de gelatina, que impedía el contacto celular, pero permitía el paso de los compuestos químicos. Estas plántulas respondieron de manera normal, inclinándose hacia la luz. Sin embargo, si el ápice del coleóptilo se separaba de la parte inferior usando una barrera impermeable, con un mineral como la mica, la respuesta fototrópica no se producía.

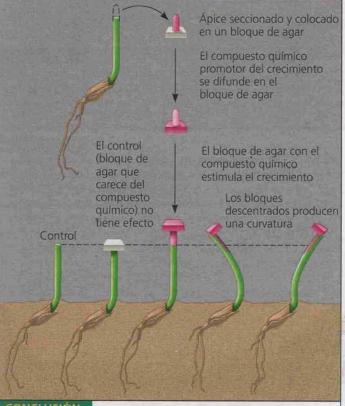
En 1926, el estudiante graduado holandés Frits Went aisló el mensajero químico del fototropismo modificando los experimentos de Boysen-Jensen (fig. 39-6). Went eliminó el ápice del coleóptilo y lo colocó en un bloque de agar, un material gelatinoso. El mensajero químico del extremo, razonó Went, debería difundirse en el agar, y el bloque de agar debería ser capaz de sustituir al ápice del coleóptilo. Went colocó bloques de agar sobre coleóptilos decapitados que se mantuvieron en la oscuridad. Un bloque centrado en la parte superior del coleóptilo produjo el crecimiento recto hacia arriba del tallo. Sin embargo, si el bloque se colocaba fuera del centro, el coleóptilo comenzaba a inclinarse, alejándose del lado del bloque de agar, como si estuviera creciendo hacia la luz. Went llegó a la conclusión de que el bloque de agar contenía un compuesto químico producido en el ápice del coleóptilo, que este compuesto químico estimulaba el crecimiento cuando descendía y que el coleóptilo se curvaba hacia la luz porque tenía una mayor concentración de la sustancia química promotora del crecimiento en la cara oscura del coleóptilo. Para este mensajero químico u hormona, Went eligió el nombre de auxina (del griego auxein, aumentar). Más tarde, la auxina fue

Figura 39-6

muestigación: ¿La distribución asimétrica de un compuesto químico promotor del desarrollo determina que un coleóptilo crezca hacia la luz?

EN 1926, el experimento de Frits Went identificó que un compuesto químico promotor del crecimiento hace que el coléoptilo crezca hacia la luz. Puso coleóptilos en la oscuridad y eliminó sus ápices, colocando algunos de los ápices en bloques de agar, que predijo que absorberían el compuesto químico. En un coleóptilo de control instaló un bloque que carecía del compuesto químico. En los otros colocó bloques que contenían el compuesto químico, centrado en la parte superior del coleóptilo para que se distribuya de un modo uniforme, o bien de manera asimétrica para aumentar la concentración en una cara.

RESULTADOS El coleóptilo creció de forma recta cuando el compuesto químico estaba distribuido de un modo uniforme. Cuando no estaba distribuido uniformemente, el coleóptilo se curvó hacia fuera desde la cara que tenía el bloque, como si estuviera creciendo hacia la luz, aunque estaba situado en la oscuridad.



Went concluyó que el coleóptilo se curvaba hacia la luz porque su cara oscura tiene una mayor concentración del compuesto químico promotor del crecimiento, al que denominó auxina.

purificada por Kenneth Thimann en el Instituto de Tecnología de California y se demostró que su estructura era la del ácido indolacético (AIA).

La hipótesis clásica sobre las causas del crecimiento hacia la luz de los coleóptilos de las gramíneas, basada en el trabajo de los Darwin y Went, es que la distribución asimétrica de la auxina desplazándose hacia abajo desde el ápice del coleóptilo hace que las células de la cara oscura se alarguen más rápido que las células de la cara más iluminada. Sin embargo, los estudios del

fototropismo de órganos diferentes a los coleóptilos de las gramíneas no confirman demasiado esta idea. Por ejemplo, no hay evidencias de que la iluminación desde una de las caras provoque una distribución asimétrica de la auxina en el tallo de los girasoles, rábanos y otras eudicotiledóneas. Existe, por el contrario, una distribución asimétrica de ciertas sustancias que pueden actuar como *inhibidores* del crecimiento, con mayor concentración de estas sustancias en la cara iluminada del tallo. Los primeros estudios sobre fototropismo proporcionaron la base de la posterior investigación de las hormonas vegetales.

Estudio de las hormonas vegetales

En el **cuadro 39-1** se presentan las principales clases de hormonas vegetales: auxina, citocininas, giberelinas, brasinoesteroides, ácido abscísico y etileno. Es probable que muchas moléculas que actúan en defensa de las plantas contra los agentes patógenos también sean hormonas (estas moléculas se describirán en otro apartado de este capítulo). Las hormonas son moléculas relativamente pequeñas. Su transporte de célula a célula, con frecuencia, implica el paso a través de paredes celulares que impiden el movimiento de las moléculas más grandes.

Por lo general, las hormonas controlan el crecimiento y el desarrollo, afectando a la división, el alargamiento y la diferenciación de las células. Algunas hormonas también son mediadoras de las respuestas fisiológicas a corto plazo de las plantas a los estímulos ambientales. Cada hormona tiene múltiples efectos, dependiendo de su sitio de acción, su concentración y del estado de desarrollo de la planta.

Las hormonas vegetales se producen en concentraciones muy bajas, pero una cantidad mínima de hormona puede tener un profundo efecto en el crecimiento y desarrollo de un órgano de la planta. Esto implica que la señal hormonal deba ser amplificada de alguna manera. Una hormona puede actuar alterando la expresión de ciertos genes, afectando la actividad de enzimas existentes o modificando las propiedades de las membranas. Cualquiera de estas acciones podría reorganizar el metabolismo y el desarrollo de una célula que responde a un pequeño número de moléculas de hormona. Las vías de transducción de señales amplifican la señal hormonal y la conectan con una respuesta celular específica.

La respuesta a una hormona, por lo general, no depende tanto de la cantidad de hormona como de su concentración relativa en comparación con otras hormonas. El equilibrio, más que las hormonas de individuales, es lo que permite controlar el crecimiento y el desarrollo. Estas interacciones se comprobarán en la siguiente descripción de la función hormonal.

Auxina

El término **auxina** se utiliza para cualquier sustancia química que promueva el alargamiento de los coleóptilos, aunque las auxinas, en realidad, tienen múltiples funciones en las plantas con flores. La auxina natural que está presente en las plantas, es el ácido indolacético, o AIA, pero muchos otros compuestos, incluso algunos sintéticos, tienen actividad de auxinas. Sin embargo, a lo largo de este capítulo, el término *auxina* se utiliza de manera específica para referirse al AIA. Aunque el AIA fue la primera hormona vegetal que se descubrió, queda mucho por aprender acerca de la transducción de la señal de la auxina y la regulación de la biosíntesis de auxina.

La velocidad a la cual la auxina es transportada por el tallo hacia abajo desde el ápice del brote es casi de 10 mm/hora, una velocidad mucho más rápida que la de la difusión, aunque es infe-

Hormona	Dónde se produce o se encuentra en las plantas	Funciones principales
Auxina (AIA)	Embrión de la semilla, meristemas de yemas apicales, hojas jóvenes	Estimula el alargamiento del tallo (solo a baja concentra- ción), el crecimiento de la raíz, la diferenciación celular y la ramificación; regula el desarrollo del fruto; facilita la domi- nancia apical; actúa en el fototropismo y gravitropismo; pro- mueve la diferenciación del xilema; retrasa la abscisión de la hoja.
Citocininas	Sintetizada en las raíces y transportada a otros órganos	Afecta el crecimiento y a la diferenciación de la raíz; estimula la división y el crecimiento de la célula; estimula la germinación; retrasa la senescencia.
Giberelinas	Meristemas de las yemas apicales y raíces, hojas jóvenes, embriones	Promueve la germinación de la semilla y de la yema, la elongación del tallo y el crecimiento de la hoja; estimula la floración y el desarrollo del fruto; afecta el crecimiento y la diferenciación de la raíz.
Brasinoesteroides	Semillas, frutos, brotes, hojas y yemas florales	Inhibe el crecimiento de la raíz; retrasa la abscisión de las hojas; promueve la diferenciación del xilema.
Ácido abscísico	Hojas, tallos, raíces, frutos verdes	Inhibe el crecimiento; cierra los estomas durante el estrés por falta de agua; promueve la dormancia de la semilla.
Etileno	Tejidos del fruto en maduración, nodos de los tallos, hojas y flores envejecidas	Promueve la maduración del fruto, se opone a algunos efec- tos de la auxina; promueve o inhibe el crecimiento y desa- rrollo de las raíces, hojas y flores, dependiendo de las espe- cies.

rior a la de la translocación en el floema. Parece que la auxina se transporta de modo directo a través del tejido parenquimatoso, de una célula a la otra. Se desplaza solo desde el ápice o extremo del brote hacia la base, y no en la dirección inversa. Este transporte unidireccional de la auxina se denomina transporte polar. El transporte polar no tiene nada que ver con la gravedad; se ha demostrado experimentalmente que la auxina viaja hacia arriba cuando el tallo o segmento de coleóptilo se coloca con la cara superior hacia abajo. La polaridad del desplazamiento de la auxina se atribuye a la distribución polar de la proteína de transporte de la auxina en las células. Concentrados en el extremo basal de una célula, los transportadores de auxina desplazan a la hormona hacia afuera de la célula. La auxina entonces penetra en la célula vecina por su extremo apical (fig. 39-7).

El papel de la auxina en el alargamiento celular. Aunque la auxina afecta a varios aspectos del desarrollo de la planta, una de sus funciones principales es estimular el alargamiento de las células dentro de los brotes jóvenes en desarrollo. El meristema apical de un brote es el sitio principal de síntesis de auxina. Como la auxina se desplaza desde el ápice del brote hacia abajo a la región donde se produce el alargamiento celular (véase fig. 35-15), la hormona estimula el crecimiento de las células, probablemente, al unirse a un receptor en la membrana plasmática. La auxina estimula el crecimiento solo por encima de un intervalo de concentración, desde más o menos 10-8 hasta 10-4 M. A concentraciones superiores, la auxina puede inhibir el alargamiento celular, posiblemente, al inducir la producción de etileno, una hormona que, por lo general, inhibe el alargamiento. Volveremos a esta interacción hormonal cuando hablemos del etileno.

De acuerdo con un modelo denominado hipótesis del crecimiento ácido, las bombas de protones desempeñan un papel im-

portante en la respuesta de crecimiento de las células ante la auxina. En la región de alargamiento de un brote, la auxina estimula las bombas de protones de la membrana plasmática. Este bombeo de H+ aumenta el voltaje a través de la membrana (potencial de membrana) y disminuye el pH en la pared celular en unos minutos (fig. 39-8). La acidificación de la pared activa enzimas denominadas expansinas que rompen las uniones cruzadas (puentes de hidrógeno) entre las microfibrillas de celulosa y de otros constituyentes de la pared celular, desarmando la trama de la pared (las expansinas pueden inclusive debilitar la integridad del papel de filtro constituido por celulosa pura). El aumento del potencial de membrana facilita el ingreso de iones dentro de la célula, lo que ocasiona una captación osmótica de agua y un aumento de la turgencia. El aumento de la turgencia y de la plasticidad de la pared celular posibilita que la célula se alargue.

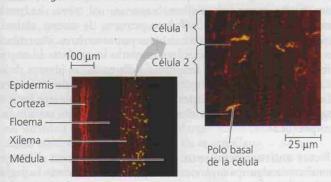
La auxina también altera rápidamente la expresión de los genes, ocasionando que las células en la región del alargamiento produzcan nuevas proteínas en pocos minutos. Algunas de estas proteínas son factores de transcripción de vida corta que reprimen o activan la expresión de otros genes. Para lograr un crecimiento sostenido después de este esfuerzo inicial, las células deben fabricar más material para la pared y el citoplasma. La auxina también estimula esta respuesta de crecimiento prolongado.

Formación de raíces laterales y adventicia. La auxina se comercializa para la propagación vegetativa de las plantas mediante esquejes o estacas. Tratar una hoja o tallo desprendidos con un polvo de enraizamiento que contenga auxina, con frecuencia, ocasiona la formación de raíces adventicias cerca de la superficie del esqueje. La auxina también participa en la ramificación de las raíces. Los investigadores han descubierto que un mutante de Arabidopsis que presenta una proliferación extrema de las raíces

Figura 39-7

Invastiguition ¿Qué origina el movimiento polar de la auxina desde el extremo del brote hasta la base?

en una sola dirección, los investigar cómo se transporta la auxina en una sola dirección, los investigadores diseñaron un experimento para identificar la localización de la proteína transportadora de auxina. Utilizaron una mólecula amarillo-verdosa fluorescente para marcar los anticuerpos que se unen con la proteína transportadora de auxina. Aplicaron los anticuerpos a tallos de *Arabidopsis* seccionados longitudinalmente.



RESULTADOS

La microfotografía de la derecha demuestra que la proteína transportadora de auxina no se encuentra en todos los tejidos del tallo, sino solo en el parénquima del xilema. En la microfotografía de la derecha, una ampliación mayor revela que la proteína transportadora de auxina se localiza sobre todo, en el polo basal de las células.

CONCLUSIÓN

Los resultados sostienen la hipótesis de que la concentración de la proteína transportadora de auxina en los polos basales de las células es la responsable del transporte polar de la auxina.

laterales tiene una concentración de auxina 17 veces superior a lo normal.

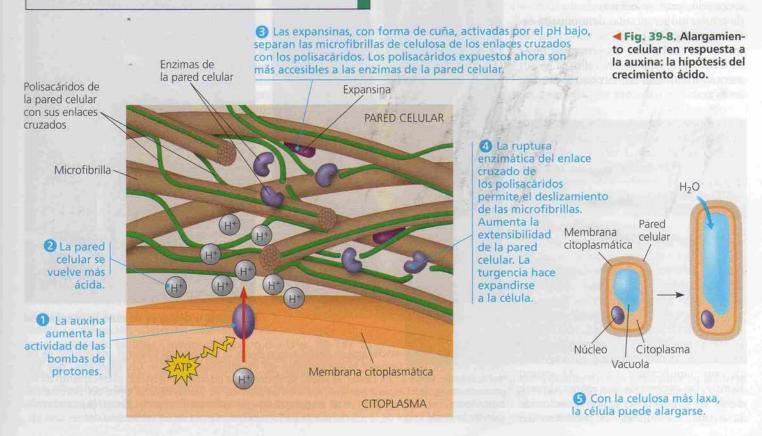
Auxinas como herbicidas. Una cantidad de auxinas sintéticas, como el ácido 2,4–diclorofenoxiacético (2,4–,D), se utilizan frecuentemente como herbicidas. Las monocotiledóneas, como el maíz y las gramíneas pueden inactivar de un modo rápido a estas auxinas sintéticas. Sin embargo, las eudicotiledóneas no pueden hacerlo y, por esa razón, mueren por sobredosis hormonal. Rociando los campos de cereales con 2,4–D se eliminan las malezas de plantas eudicotiledóneas como los dientes de león.

Otros efectos de la auxina. Además de estimular el alargamiento celular para el crecimiento primario, la auxina influye en el crecimiento secundario. Produce la división celular en el cambium vascular e influye en la diferenciación del xilema secundario (véanse figs. 35-18 y 35-19).

Las semillas en desarrollo sintetizan auxina, que promueve el crecimiento de los frutos de las plantas. En condiciones de invernadero, el conjunto de semillas es casi siempre bajo, por la ausencia de insectos polinizadores; ésta es la razón del escaso desarrollo de los frutos del tomate. Las auxinas sintéticas rociadas sobre tomates que crecen en un invernadero permiten el desarrollo de los frutos sin necesidad de polinización. Esto hace posible el crecimiento de tomates sin semillas sustituyendo la auxina sintetizada por las semillas en desarrollo por la auxina sintética.

Citocininas

Los intentos, mediante ensayo y error, para encontrar aditivos químicos que puedan facilitar el crecimiento y desarrollo de células vegetales en cultivos de tejidos llevó al descubrimiento de las citocininas. En la década de 1940, Johannes van Overbeek, trabajando en el Cold Spring Harbor Laboratory de Nueva York, obser-



vó que podía estimular el crecimiento de embriones vegetales agregando leche de coco, el endospermio líquido de una semilla gigante de coco, a su medio de cultivo. Una década más tarde, Folke Skoog y Carlos O. Miller, de la University of Wisconsin-Madison, indujeron la división de células de tabaco cultivadas agregando muestras degradadas de DNA. Los ingredientes activos de ambos aditivos experimentales resultaron ser formas modificadas de adenina, uno de los componentes de los ácidos nucleicos. Estos reguladores del crecimiento se denominaron citocininas porque estimulan la citocinesis o división celular. Entre la variedad de citocininas que se producen de modo natural en las plantas, la más frecuente es la zeatina, denominada así porque se descubrió en el maíz (Zea mays). Aunque todavía queda mucho por aprender sobre de la síntesis y la vía de transducción de señales de las citocininas, algunos de sus principales efectos en la fisiología y desarrollo de las plantas están bien documentados.

Control de la división y diferenciación celular. Las citocininas se producen en tejidos de crecimiento activo, en particular, en las raíces, embriones y frutos. Las citocininas producidas en la raíz alcanzan sus tejidos diana ascendiendo por la savia del xilema de la planta. Actuando en conjunto con la auxina, las citocininas estimulan la división celular e influyen en la vía de la diferenciación. Los efectos de las citocininas en un cultivo de tejido proporcionan claves sobre cómo este tipo de hormonas puede funcionar en una planta intacta. Cuando un fragmento de tejido parenquimatoso de un tallo se cultiva en ausencia de citocininas, las células crecen alcanzando un gran tamaño, pero no se dividen. Pero si se agregan citocininas junto con auxina, la células se dividen. Las citocininas solas no producen ningún efecto. La relación entre las citocininas y la auxina controla la diferenciación

celular. Cuando las concentraciones de ambas hormonas se encuentran a niveles apropiados, la masa de células continúa creciendo, pero se conserva un acúmulo de células indiferenciadas denominado callo (véase fig. 38-12). Si se aumentan los niveles de citocininas, las yemas del brote se desarrollan a partir del callo. Si se aumentan los niveles de auxina, se forman las raíces.

Control de la dominancia apical. Las citocininas, la auxina y otros factores interactúan en el control de la dominancia apical, la capacidad de la vema terminal de inhibir el desarrollo de las yemas axilares (fig. 39-9a). Hasta hace muy poco, la hipótesis más aceptada para explicar la regulación hormonal de la dominancia apical -la hipótesis de inhibición directaproponía que la auxina y la citocinina actuaban como antagonistas en la regulación del crecimiento de la yema axilar. De acuerdo con este punto de vista, la auxina transportada hacia abajo desde la yema terminal del brote inhibe de forma directa el crecimiento de las yemas axilares, haciendo que el brote se alargue a expensas de una ramificación lateral. Al mismo tiempo, las citocininas que entran al brote desde las raíces contrarrestan la acción de la auxina, estimulando el comienzo del

crecimiento de las yemas axilares. Por lo tanto, la relación entre la auxina y la citocinina es un factor crítico en el control de la inhibición de la yema axilar. Muchas observaciones están de acuerdo con la hipótesis de la inhibición directa. Si la yema terminal, la fuente primaria de auxina, se elimina, la inhibición de los brotes axilares se elimina y la planta toma un aspecto de arbusto (fig. 39-9b). La aplicación de auxina a la superficie de corte del brote decapitado nuevamente inhibe el crecimiento de las yemas laterales. Los mutantes con una sobreproducción de citocininas o las plantas tratadas con citocininas también tienden a ser más tupidas de lo normal. Una predicción de la hipótesis de inhibición directa, que no se confirmó experimentalemente, es que la decapitación, al eliminar la fuente primaria de auxina, debería disminuir los niveles de auxina de las yemas axilares. Sin embargo, los estudios bioquímicos han revelado lo opuesto: la auxina precisamente aumenta en las yemas axilares de las plantas decapitadas. Por lo tanto, la hipótesis de la inhibición directa no explica todos los hallazgos experimentales. Es probable que los biólogos vegetales no hayan descubierto todas las piezas de este rompecabezas.

Efectos antienvejecimiento. Las citocininas retrasan el envejecimiento de algunos órganos de las plantas, inhibiendo la degradación proteica, estimulando la síntesis de RNA y de proteínas, y movilizando los nutrientes desde los tejidos circundantes. Si las hojas eliminadas de una planta se sumergen por un instante en una solución de citocininas, permanecen verdes más tiempo. Las citocininas también retrasan el deterioro de las hojas en las plantas intactas. A causa de este efecto antienvejecimiento, los floristas utilizan aerosoles con citocininas para conservar frescas las flores cortadas.



(a) Planta intacta



(b) Planta a la que se eliminó la yema apical

▲ Fig. 39-9. Dominancia apical. (a) La auxina desde la yema apical inhibe el crecimiento de las yemas axilares. Esto favorece el alargamiento del eje principal del brote. Las citocininas, que son transportadas hacia arriba desde las raíces, se oponen a la auxina, estimulando el crecimiento de las yemas axilares. Esto explica por qué, en muchas plantas, las yemas axilares cerca del extremo del brote tienen menos probabilidad de crecer que las que están próximas a las raíces. (b) La eliminación de la yema apical de la misma planta permite el crecimiento de las ramas laterales.

Giberelinas

Hace un siglo, los granjeros en Asia observaron que ciertas plántulas de arroz crecían en sus arrozales tan altas, largas y delgadas que se quebraban y caían antes de que pudieran madurar y florecer. En 1926, Ewiti Kurosawa, un patólogo vegetal japonés, descubrió que un hongo del género Gibberella causaba la enfermedad "Bakanae" (semillas bobas o plantas tontas). En la década de 1930, los científicos japoneses determinaron que el hongo producía hiperalargamiento de los tallos de arroz por la secreción de un compuesto químico que se llamó giberelina. En la década de 1950, los investigadores descubrieron que las plantas también producen giberelinas. A finales de los años cincuenta, los científicos identificaron más de 100 giberelinas diferentes que se producen de manera natural en las plantas, aunque en cada especie vegetal se desarrolla un número mucho más pequeño. Parece que las plántulas del quebradizo "arroz tonto" poseen una sobredosis de las giberelinas que normalmente están presentes en las plantas en menores concentraciones. Las giberelinas tienen una variedad de efectos, como el alargamiento del tallo, el crecimiento del fruto y la germinación de la semilla.

Alargamiento del tallo. Las raíces y hojas jóvenes son los sitios principales de producción de giberelinas. Las giberelinas estimulan tanto el crecimiento de las hojas como el de los tallos, pero tienen poca acción sobre el crecimiento de la raíz. En los tallos, las giberelinas estimulan el alargamiento celular y la división. Como la auxina, las giberelinas ocasionan la disolución de la pared celular, pero no por un mecanismo de acidificación. Una hipótesis propone que las giberelinas estimulan enzimas disolventes de la pared celular que facilitan la entrada de las expansinas dentro de la pared celular. Por lo tanto, en un tallo en crecimiento, la auxina, que acidiftca la pared celular y activa a las expansinas, y las giberelinas, que facilitan la entrada de las expansinas, actúan en conjunto para promover el alargamiento celular.

Los efectos de las giberelinas para facilitar el alargamiento del tallo son evidentes cuando ciertas variedades de plantas enanas (mutantes) se tratan con estas hormonas vegetales. Por ejemplo, algunas plantas de guisantes enanas (incluida la variedad que estudió Mendel, véase capítulo 14) crecen hasta su altura normal si se tratan con giberelinas. Si se aplican las giberelinas a plantas de tamaño normal, con frecuencia, no hay ninguna respuesta. Se supone que estas plantas ya están produciendo una dosis óptima de la hormona.

El ejemplo más impactante de alargamiento del tallo inducido por giberelinas es el crecimiento rápido del pedúnculo de la flor. En su estado vegetativo, algunas plantas, como el repollo, se desarrollan en forma de roseta, cerca del suelo, con internodos muy cortos. Cuando la planta cambia al crecimiento reproductivo, una oleada de giberelinas induce a los internodos a alargarse con rapidez, elevando las yemas florales que se desarrollan en los extremos de los tallos.

Crecimiento del fruto. En muchas plantas, tanto la auxina como las giberelinas deben estar presentes para la formación del fruto. La aplicación comercial más importante de las giberelinas es el rociado de las uvas Thompson sin semillas (fig. 39-10). La hormona hace que las uvas individuales crezcan hasta un mayor tamaño, un rasgo muy apreciado por el consumidor. El rociado con giberelinas también produce que los internodos del racimo de uvas se alarguen, proporcionando un espacio mayor para cada una de las uvas. Este aumento de espacio, al aumentar la circulación de aire entre las uvas, hace también más difícil la infección de las frutas por levaduras y otros microorganismos.

Germinación. El embrión de una semilla es una fuente rica de giberelinas. Después de la imbibición de agua, la liberación de giberelinas del embrión señala a las semillas la interrupción de la dormancia y la germinación. Algunas semillas que requieren condiciones ambientales especiales para germinar, como la exposición a la luz o temperaturas frías, interrumpen la dormancia si se tratan con giberelinas. Las giberelinas contribuyen al crecimiento de las plántulas de los cereales, al estimular la síntesis de enzimas digestivas como la α-amilasa que moviliza los nutrientes almacenados (fig. 39-11).

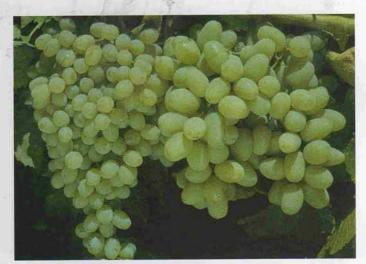
Brasinoesteroides

Los brasinoesteroides son esteroides químicamente similares al colesterol y a las hormonas sexuales de los animales. Promueven el alargamiento y la división en segmentos de tallos y semillas a concentraciones tan bajas como 10-12 M. También retrasan la abscisión de las hojas y promueven la diferenciación del xilema. Estos efectos son cualitativamente tan similares a los de la auxina que los fisiólogos vegetales tardaron varios años en determinar que los brasinosteroides no eran un tipo de auxinas.

Las evidencias de la biología molecular establecieron que los brasinoesteroides son hormonas vegetales. Joanne Chory y sus colegas del Instituto Salk en San Diego se interesaron en un mutante de Arabidopsis que tenía características morfológicas similares a las plantas que crecen en la luz, aunque estos mutantes se desarrollan en la oscuridad. Descubrieron que la mutación afecta a un gen que, por lo general, codifica a una enzima similar a otra que participa en la síntesis de esteroides en los mamíferos. También demostraron que estas plantas mutantes podían volver a su fenotipo normal mediante la aplicación experimental de brasinoesteroides. El mutante estudiado por Chory era deficiente en brasinoesteroides.

Ácido abscísico

En la década de 1960, un grupo de investigación, que estudiaba las modificaciones químicas que preceden a la dormancia



▲ Fig. 39-10. Efecto del tratamiento con giberelina en las uvas Thompson sin semillas. El racimo de uvas de la izquierda es un control sin tratamiento. El racimo de la derecha creció de una vid rociada con giberelina durante el desarrollo de las frutas.

de la yema y a la abscisión de las hojas en los árboles deciduos, y otro equipo que investigaba las modificaciones químicas que preceden a la abscisión de los frutos de algodón, aislaron el mismo compuesto, el ácido abscísico. Irónicamente ya no se piensa que el ácido abscísico desempeñe un papel importante en la dormancia de la yema ni en la abscisión de las hojas, pero es muy importante en otras funciones. A diferencia de las hormonas estimulantes del crecimiento que hemos estudiado hasta ahora —auxina, citocininas, giberelinas y brasinoesteroides—, retrasa el ácido abscísico retrasa el crecimiento. Con frecuencia, el ácido abscísico antagoniza la acción de las hormonas de crecimiento, y es la relación del ácido abscísico con una o varias hormonas de crecimiento la que determina el resultado fisiológico final. Consideraremos ahora dos de los muchos efectos del ácido abscísico: la dormancia de la semilla y la tolerancia a la sequía.

Dormancia de la semilla. La dormancia o estado latente de la semilla tiene un gran valor para la supervivencia porque asegura que la semilla germinará solo cuando haya condiciones óptimas de luz, temperatura y humedad (véase el capítulo 38). ¿Qué impide a una semilla dispersada en otoño germinar de inmediato, solo para morirse cuando llegue el invierno? ¿Qué mecanismos aseguran que dicha semilla germinará en la primavera? ¿Qué impide a las semillas la germinación en el interior oscuro y húmedo del fruto? La respuesta a todas estas preguntas es el ácido abscísico. Los niveles de ácido abscísico pueden aumentar 100 veces durante la maduración de la semilla. Los niveles elevados de ácido abscísico en las semillas en fase de maduración inhiben la germinación e inducen la producción de proteínas especiales que contribuyen a que las semillas resistan la deshidratación extrema que acompaña a la maduración.

Muchos tipos de semillas en dormancia germinan cuando el ácido abscísico se elimina o inactiva de alguna manera. Las semillas de ciertas plantas del desierto solo interrumpen la dormancia cuando las fuertes lluvias lavan el ácido abscísico de la semilla. Otras semillas requieren luz o una exposición prolongada al frío para desencadenar la inactivación del ácido absícico. Con frecuencia, la relación entre el ácido absísico y las giberelinas determina si la semilla permanece en estado de dormancia o germina, y la adición de ácido absísico a las semillas que están listas para germinar las devuelve al estado de dormancia. Un maíz mutante tiene granos que germinan mientras se encuentran todavía en la mazorca, porque carece de un factor de transcripción funcional requerido para que el ácido absísico induzca la expresión de ciertos genes (fig. 39-12).

Tolerancia a la sequía. El ácido abscísico es la principal señal interna que permite a las plantas resistir la sequía. Cuando una planta comienza a marchitarse, el ácido abscísico se acumula en las hojas y origina una rápida oclusión de los estomas, reduciendo la transpiración e impidiendo que haya mayor pérdida de agua. El ácido abscísico, mediante sus efectos en segundos mensajeros como el calcio, ocasiona un aumento en la abertura de los canales de potasio dirigidos hacia el exterior de la membrana plasmática de las células guardianas, lo que conduce a una pérdida masiva de potasio por medio de ellos. La consiguiente pérdida de agua por ósmosis produce una reducción en la turgencia de las células guardianas y una disminución de la abertura de los estomas (véase fig. 36-15). En algunos casos, la disminución de agua puede provocar estrés en el sistema de raíces más que en los brotes, y el ácido abscísico transportado desde las raíces hacia las hojas puede funcionar como un "sistema precoz de alarma". En muchos casos, los mutantes propensos a marchitarse tienen deficiencias en la producción de ácido abscísico.

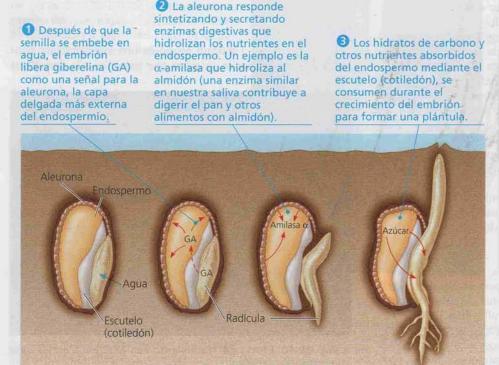
Etileno

Durante el siglo XIX, cuando se usaba el gas de carbón para iluminar las calles, la salida de gas de los conductos hacía que las hojas de los árboles de las cercanías cayeran antes de tiempo. En

1901, el científico ruso Dimitry Neljubow demostró que el gas etileno era el factor activo en el "gas de iluminación". Sin embargo, la idea de que el etileno es una hormona vegetal solo fue aceptada con amplitud cuando la llegada de la cromatografía de gases simplificó su medición.

Las plantas producen etileno en respuesta a diferentes tipos de estrés, como sequía, inundación, presión mecánica, lesiones e infección. También se produce etileno durante la maduración del fruto y la muerte celular programada, y en respuesta a altas concentraciones de aplicaciones externas de auxina. Sin embargo, muchos efectos que son atribuidos a la auxina, como la inhibición del alargamiento de las raíces, pueden deberse a la producción de etileno inducida por la auxina. Nos concentraremos en cuatro de los muchos efectos del etileno: la respuesta al estrés mecánico, la muerte celular programada, la abscisión de las hojas y la maduración del fruto.

La respuesta triple al estrés mecánico. Imagine una plántula de guisante empujando hacia arriba a través del suelo, o en-



▲ Fig. 39-11. Las giberelinas movilizan nutrientes durante la germinación de las semillas.



▲ Fig. 39-12. Germinación precoz de las semillas del maíz mutante. El ácido abscísico induce la dormancia de las semillas. Cuando su acción está bloqueada −en este caso, por una mutación que afecta a un factor de transcripción regulado por el ácido abscísico – se produce la germinación precoz.

contrándose con una piedra. A medida que choca contra el obstáculo, el estrés en sus delicados extremos induce la producción de etileno por la plántula. La hormona entonces provoca una maniobra de crecimiento conocida como respuesta triple, que permite al brote evitar el obstáculo. Las tres partes de esta respuesta son el enlentecimiento del alargamiento del tallo, el engrosamiento del tallo (que lo hace más fuerte), y la curvatura, que hace que el tallo comience a crecer de manera horizontal. A medida que el tallo continúa creciendo, su extremo se inclina intermitentemente hacia arriba. Si estos movimientos continúan detectando un objeto sólido en la parte superior, se genera un nuevo pulso de etileno y el tallo continúa progresando horizontalmente. Si, por el contrario, al ir hacia arriba, la planta no detecta un objeto sólido, disminuye la producción de etileno, y el tallo, libre del obstáculo, vuelve a crecer de un modo normal hacia arriba. El etileno es el que induce al tallo a crecer de manera horizontal más que la obstrucción física por sí sola; cuando se aplica etileno a plántulas normales que crecen libres de cualquier impedimento físico, todavía experimentan la triple respuesta (fig. 39-

Los estudios de los mutantes de Arabidopsis con triple respuesta anormal son un ejemplo de cómo los biólogos identifican una vía de transducción de señales. Los científicos aislaron mutantes insensibles al etileno (ein) que no producen la respuesta triple cuando se exponen al etileno (fig. 39-14a). Algunos tipos de mutantes ein son insensibles al etileno porque carecen de un receptor funcional para el etileno. Otros mutantes experimentan la respuesta triple aunque se encuentren fuera del suelo, en el aire, donde no hay obstáculos físicos. Algunos mutantes de este tipo tienen un defecto regulatorio que hace que produzcan etileno a una velocidad 20 veces mayor de lo normal. El fenotipo de dichos mutantes sobreproductores de etileno (eto) puede volver al tipo salvaje tratando las plántulas con inhibidores de la síntesis de etileno. Existen incluso otros mutantes, denominados mutantes con respuesta triple constitutiva (ctr) que experimentan la respuesta triple en el aire, pero que no responden a los inhibidores de la síntesis de etileno (**fig. 39-14b**). En este caso, la transducción de la señal del etileno está siempre activa ("encendida"), aunque no haya etileno presente. La **figura 39-15** resume las respuestas de los mutantes *ein*, *eto* y *ctr* al etileno y a los inhibidores de la síntesis de etileno.

Los genes afectados en los mutantes *ctr* dejan de codificar una proteincinasa. El hecho de que esta mutación *active* la respuesta al etileno sugiere que el producto normal de la cinasa del alelo de tipo silvestre es un regulador *negativo* de la transducción de la señal de etileno. Una hipótesis de cómo funciona la vía en las plantas de tipo silvestre es la siguiente: la unión de la hormona etileno al receptor de etileno produce la inactivación de la cinasa; y la inactivación de este regulador negativo permite la síntesis de las proteínas requeridas para la respuesta triple.

Apoptosis: la muerte celular programada. Considere la caída de una hoja en otoño o la muerte de una planta anual después de florecer. O piense en la etapa final en la diferenciación de un componente vascular, cuando se destruyen sus contenidos vivos, dejando como resultado un tubo hueco. Estos acontecimientos conllevan la muerte programada de ciertas células u órganos, o de la planta en su totalidad. Las células, los órganos y las plantas programados genéticamente para morir en un momento determinado no se detienen solo la maquinaria celular y se espera la

Figura 39-13

investigación: ¿Cómo afecta la concentración de etileno a la respuesta triple en las plántulas?

EXPERIMENTO Plántulas de guisantes en germinación fueron colocadas en la oscuridad y expuestas a concentraciones variables de etileno. Su crecimiento se comparó con una plántula de control no tratada con etileno.

RESULTADOSTodas las plántulas tratadas exhibieron la respuesta triple. La respuesta fue mayor a medida que aumentó la concentración.



CONCLUSIÓN El etileno induce la respuesta triple en las plántulas de guisantes y el aumento de la concentración de etileno provoca una respuesta aumentada.

muerte. Por el contrario, el comienzo de la muerte celular programada, denominada apoptosis, es un momento de mucha actividad en la vida de una célula, que exige nuevas expresiones de genes (véase fig. 21-17). Durante la apoptosis, algunas enzimas recién sintetizadas degradan muchos componentes químicos, como la clorofila, el ADN, el RNA, las proteínas y los lípidos de la membrana. La planta recupera muchos de estos productos del catabolismo. Un aumento brusco de etileno en forma de oleada está asociado casi siempre con esta destrucción programada de células, órganos o de la planta entera.

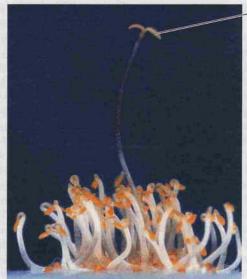
Abscisión de la hoja. La pérdida de las hojas cada otoño es una adaptación que protege a los árboles deciduos de la desecación durante el invierno, cuando las raíces no pueden absorber agua del suelo congelado. Antes de la caída de las hojas, se recuperan muchos elementos esenciales de las hojas moribundas y se almacenan en las células parenquimatosas del tallo. Estos nutrientes vuelven a

reciclarse para desarrollar las hojas en la primavera siguiente. El color de las hojas en otoño es una combinación de nuevos pigmentos rojos fabricados en esa estación con carotenoides amarillos y anaranjados (véase capítulo 10) que ya están presentes en la hoja, pero que se hacen visibles en otoño por la degradación de la clorofila verde oscura.

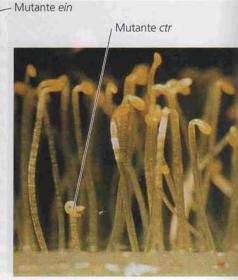
Cuando cae una hoja en otoño, el punto de ruptura es una capa de abscisión que se desarrolla cerca de la base del peciolo (fig. 39-16). Las pequeñas células parenquimatosas de esta capa tienen paredes muy delgadas, y no hay células fibrosas alrededor del tejido vascular. La capa de abscisión se debilita aun más cuando las enzimas hidrolizan los polisacáridos de las paredes celulares. Por último, el peso de la hoja, con la ayuda del viento, ocasiona la separación de la capa de abscisión. Incluso antes de que la hoja caiga, una capa de corcho forma una cicatriz protectora en el lado de la capa de abscisión que corresponde a la pequeña rama, impidiendo que los patógenos invadan la planta.

Una modificación del equilibrio entre el etileno y la auxina controla la abscisión. Una hoja que envejece produce cada vez menos auxina, y esto hace que las células de la capa de abscisión sean más sensibles al etileno. Como la influencia del etileno en la capa de abscisión predomina, las células producen enzimas que digieren la celulosa y otros componentes de las paredes celulares.

Maduración del fruto. Los frutos carnosos inmaduros, que son agrios, duros y verdes, contribuyen a proteger a las semillas en desarrollo de los herbívoros. Cuando maduran, los frutos contribuyen en la dispersión de las semillas, *atrayendo* a los animales que las dispersan (véanse figs. 30-8 y 30-9). Una oleada de producción de etileno en el fruto desencadena el proceso de maduración. La degradación enzimática de los componentes de la pared celular ablanda el fruto, y la conversión de los almidones y ácidos en hidratos de carbono lo hace dulce. La producción de nuevos aromas y colores contribuye a que los animales detecten la maduración de los frutos, los coman y dispersen las semillas.

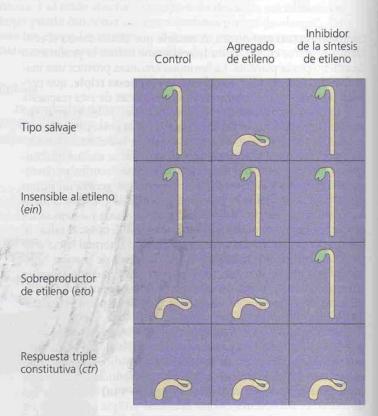


(a) Mutante ein. Un mutante insensible al etileno (ein) no experimenta la respuesta triple en presencia de etileno.



(b) Mutante ctr. Un mutante con respuesta triple constitutiva (ctr) experimenta la respuesta triple aun en ausencia de etileno.

▲ Fig. 39-14. Respuesta triple al etileno en mutantes de Arabidopsis.



▲ Fig. 39-15. Los mutantes de la transducción de la señal del etileno pueden distinguirse por sus distintas respuestas a los tratamientos experimentales.

Durante la maduración se produce una reacción en cadena. El etileno desencadena la maduración y la maduración, a su vez, desencadena una mayor producción de etileno –uno de los raros ejemplos de retroalimentación positiva en la fisiología (véase fig. 1-12). El resultado es una enorme producción de etileno. Como

el etileno es un gas, la señal para madurar se disemina incluso de fruto en fruto: una manzana podrida, efectivamente, echa a perder a las demás. Si usted compra un fruto verde, tiene la posibilidad de acelerar la maduración guardando la fruta en una bolsa de papel, permitiendo que el gas etileno se acumule. En escala comercial, muchos tipos de frutos maduran en enormes contenedores de almacenamiento, en los cuales se aumentan de los niveles de etileno. En otros casos se toman medidas para retrasar la maduración que ocasiona el etileno natural. Las manzanas, por ejemplo, se almacenan en depósitos rociados con dióxido de carbono. La circulación del aire impide la acumulación del etileno, y el dióxido de carbono inhibe la síntesis de nuevo etileno. Almacenadas de esta manera, las manzanas recolectadas en otoño pueden ser despachadas en las fruterías durante el verano siguiente.

Dada la importancia del etileno en la fisiología de los frutos después de la cosecha, la ingeniería genética de las vías de transducción de señales del etileno tiene importantes aplicaciones comerciales potenciales. Por ejemplo, los biólogos moleculares, al modificar la vía que bloquea la transcripción de uno de los genes necesarios para la síntesis de etileno, han creado frutos de toma-

Capa protectora Capa de abscisión
Tallo Peciolo

▲ Fig. 39-16. Abscisión de una hoja de arce. La abscisión está controlada por una modificación en el balance entre el etileno y la auxina. La capa de abscisión puede verse aquí como una banda vertical en la base del peciolo. Después de que la hoja cae, una capa protectora de corcho se transforma en la cicatriz de la hoja que contribuye a impedir la invasión de la planta por los patógenos (MO).

te que maduran a voluntad. Estos frutos se recolectan cuando están verdes y no madurarán a menos que se agregue el gas etileno. A medida que se vayan refinando, estos procedimientos reducirán el deterioro de los frutos y vegetales, un problema que, en la actualidad, estropea casi la mitad de la cosecha producida en los Estados Unidos.

Biología de los sistemas e interacciones hormonales

Como ya hemos mencionado, las respuestas de las plantas, con frecuencia, implican interacciones de varias hormonas y de sus vías de transducción de señales. El estudio de las interacciones hormonales puede constituir un problema complejo. Por ejemplo, la inundación del arroz en zonas profundas con agua produce un aumento de 50 veces en el etileno interno y a un rápido aumento en el alargamiento del tallo. Pero el papel del etileno en esta respuesta es una pequeña parte de la historia. La irrigación también provoca un aumento en la sensibilidad a la giberelina mediada por un descenso en los niveles de ácido abscísico. Por lo tanto, la elongación del tallo es, en realidad, el resultado de una interacción entre estas tres hormonas y sus cadenas de transducción de señales.

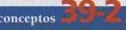
Imagínese que usted es un biólogo molecular a quien se le encarga la tarea de modificar genéticamente una planta de arroz de aguas profundas de manera que crezca aun más rápido cuando está sumergida. ¿Cuáles serían las mejores dianas moleculares para la manipulación genética? ¿Una enzima que inactive al ácido abscísico? ¿Una enzima que produzca más giberelina? ¿Un receptor del etileno? Es díficil de predecir. No es un problema aislado. Todas las respuestas vegetales estudiadas en en este capítulo tienen similar complejidad. A causa de este inevitable problema que impregna todo, el de las interacciones complejas, muchos biólogos vegetales, incluso Natasha Raikhel, que entrevistamos en las páginas 710 -711, están promoviendo un nuevo enfoque de la biología vegetal basado en los sistemas.

En el capítulo se ofrece una descripción general de la biología de sistemas, que intenta descubrir y comprender las propiedades biológicas que surgen de las interacciones de muchos elementos del sistema (por ejemplo, los RNAm, proteínas, hormonas y metabolitos). En la actualidad, los biólogos pueden identificar todos los genes de una planta mediante técnicas genómicas, y ya han secuenciado dos genomas vegetales: la planta de investigación Arabidopsis y la planta de arroz de cultivo (Oryza sativa). Además, utilizando técnicas de micromatrices y proteómica (véase capítulo 20), los científicos pueden resolver qué genes se activan o inactivan durante el desarrollo o en respuesta a un cambio ambiental. Sin embargo, la identificación de todos los genes y proteínas (elementos del sistema) de un organismo es similar a la relación de todas las partes constitutivas de un avión. Aunque una lista de ese tipo proporciona un catálogo de los componentes, no es suficiente para comprender la complejidad del sistema integrado. Lo que de verdad necesitan conocer los biólogos vegetales es cómo interactúan entre sí todos estos elementos del sistema.

Un enfoque basado en la biología de los sistemas puede alterar considerablemente la forma de trabajar en biología vegetal. El sueño es que los laboratorios estén equipados con escáners robóticos de alta velocidad (alto flujo de datos) que registren cuáles son los genes activados, en qué células y bajo qué condiciones. Nuevas hipótesis y líneas de investigación surgirán del análisis de este detallado conjunto de datos. En última instancia, el objetivo

de la biología de sistemas es un modelo capaz de predecir cómo será una planta viva. Teniendo estos conocimientos, el intento de un biólogo molecular de modificar genéticamente el arroz para obtener un alargamiento más veloz de su tallo, se podría lograr con mucho más eficiencia. La posibilidad de generar el modelo de una planta viva podría facilitar la predicción del resultado de la manipulación genética aun antes de comenzar a trabajar en el laboratorio.

Evaluación de conceptos



- 1. Describa el fenotipo de la respuesta triple de una planta con la doble mutación *ctr* y *ein*. Explique esta predicción.
- En un estado de la enfermedad conocida como "agalla" o
 "escoba de bruja", las ramas crecen y proliferan de un
 modo excesivo. Sugiera una hipótesis para explicar cómo
 podría inducir un agente patógeno este patrón de crecimiento.
- 3. La fusicoccina es una toxina fúngica que estimula el bombeo de H⁺ a través de la membrana plasmática de las células vegetales. ¿Cómo podría esta toxina afectar al crecimiento de partes aisladas del tallo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 39-3

Las respuestas a la luz son fundamentales para la vida de las plantas

La luz es un factor ambiental muy importante en la vida de las plantas. Además de ser necesaria para la fotosíntesis, la luz desencadena múltiples episodios clave en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Los biólogos vegetales denominan fotomorfogénesis a los efectos de la luz en la morfología vegetal. La recepción de luz también permite a las plantas medir el paso de los días y de las estaciones.

Las plantas pueden detectar no solo la presencia de luz, sino también su dirección, intensidad y longitud de onda (color). Un gráfico denominado espectro de acción describe la eficacia relativa de diferentes longitudes de onda de radiación para impulsar un proceso concreto. Por ejemplo, el espectro de acción de la fotosíntesis tiene dos picos, uno en el rojo y otro en el azul (véase fig. 10-9). Esto se debe a que la clorofila absorbe la luz, sobre todo, en las porciones roja y azul del espectro visible. Los espectros de acción son útiles en el estudio de cualquier proceso que dependa de la luz, como el fototropismo (fig. 39-17). Mediante la comparación de los espectros de acción de diferentes respuestas vegetales, los investigadores determinan qué respuestas son mediadas por el mismo fotorreceptor (pigmento). También comparan los espectros de acción con los espectros de absorción de los pigmentos. Una correspondencia más estrecha sugiere que el pigmento puede ser el fotorreceptor que media la respuesta. Los espectros de acción revelan que la luz roja y azul son los colores más importantes en la regulación de la fotomorfogénesis de una planta. Estas observaciones llevaron a los investigadores a descri-

Figura 39-17

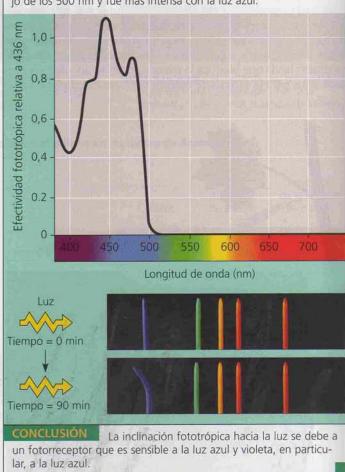
Imperio de la completa de la localita del localita de la localita de la localita del localita de la localita del localita de la localita de la localita del localita de la localita de la localita de la localita del loca

EXPERIMENTO

Los investigadores expusieron coleóptilos de maíz (Zea mays) a luz violeta, azul, verde, amarilla, anaranjada y roja, para poner a prueba qué longitudes de onda estimulaban la inclinación fototrópica hacia la luz.

RESULTADOS

El gráfico de abajo muestra la efectividad fototrópica (curvatura por fotón) en relación con la efectividad de la luz
con una longitud de onda de 436 nm. El collage de fotografías
muestra los coleóptilos antes y después de 90 minutos de exposición a una iluminación lateral con los colores indicados. Se produjo
una curvatura pronunciada solo con longitudes de onda por debajo de los 500 nm y fue más intensa con la luz azul.



bir dos clases principales de receptores de luz: **fotorreceptores de luz azul** y **fitocromos**, fotorreceptores que absorben, principalmente, luz roja.

Fotorreceptores de luz azul

La luz azul desencadena diversas respuestas en las plantas, que comprenden el fototropismo, la apertura de los estomas inducida por la luz (véase fig. 36-14), y el retraso del alargamiento del hipocótilo inducido por la luz cuando una plántula emerge del suelo. La identidad bioquímica del fotorreceptor de luz azul era tan difícil de determinar que, en la década de 1970, los fisiólogos comenzaron a llamar a este supuesto receptor cripto-

Figura 39-18

Investigación: ¿Cómo afecta el orden de la iluminación del rojo y rojo lejano a la germinación de una semilla?

Durante la década de 1930, algunos científicos del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos expusieron de forma breve lotes de semillas de lechuga a la luz roja y a la luz roja lejana para estudiar los efectos de la iluminación en la germinación. Las semillas se colocaron en la oscuridad, y los resultados se compararon con semillas de control que no se expusieron a la luz.

La barra situada debajo de cada fotografía indica la secuencia de exposición a la luz roja, a la luz roja lejana y a la oscuridad. La tasa de germinación aumenta de modo considerable en los grupos de semillas que fueron expuestos por último a la luz roja (izquierda). La germinación se inhibió en los grupos de semillas que fueron expuestos a la luz roja lejana al final (derecha).



Oscuro (control)













Rojo Rojo Oscuro

Rojo lejano Rojo lejano

La luz roja estimuló la germinación, y la luz roja lejana inhibió la germinación. La exposición final fue el factor determinante. Los efectos de la luz roja y la luz roja lejana fueron reversibles.

cromo (del griego, *kryptos*, oculto, y *chrom*, pigmento). En la década de 1990, los biólogos moleculares, analizando los mutantes de *Arabidopsis*, descubrieron que estas plantas utilizan, por lo menos, tres tipos de pigmentos diferentes para detectar la luz azul: *criptocromos* (para la inhibición del alargamiento del hipocótilo), *fototropina* (para el fototropismo), y un fotorreceptor basado en los carotenoides que se denominó *zeaxantina* (para la apertura de los estomas).

Fitocromos como fotorreceptores

Cuando anteriormente introdujimos el tema de la transducción de señales en las plantas en este capítulo, mencionamos el papel de una familia de pigmentos vegetales denominados fitocromos en el proceso de desetiolación. Los fitocromos regulan muchas de las respuestas vegetales a la luz a lo largo de la vida de las plantas. Veamos algunos ejemplos.

Fitocromos y germinación de la semilla

Los estudios de la germinación de la semilla produjeron el descubrimiento de los fitocromos. A causa de sus limitadas reservas de nutrientes, la germinación satisfactoria de muchas clases de semillas pequeñas, como la lechuga, exige que se produzca solo cuando las condiciones ambientales, en especial, la luz, sean casi óptimas. Dichas semillas, frecuentemente, permanecen en estado de dormancia durante muchos años hasta que se produce un cambio en las condiciones de luz. Por ejemplo, la muerte de un árbol que da sombra o el trabajo de arar un campo pueden crear un ambiente de iluminación favorable.

En la década de 1930, los científicos del Departamento de Agricultura de Estados Unidos determinaron el espectro de acción de la germinación de las semillas de lechuga inducida por la luz (fig. 39-18). Expusieron semillas hidratadas durante unos pocos minutos a luz monocromática (de un solo color) de diferentes longitudes de onda y luego colocaron las semillas en la oscuridad. A los dos días, los científicos contaron el número de semillas que germinaron con cada uno de los regímenes de luz. Encontraron que la luz roja de una longitud de onda de 660 nm aumenta de forma máxima el porcentaje de germinación de las semillas de lechuga, mientras que una luz roja lejana -esto es, luz roja de una mayor longitud de onda, muy cercana al límite de visibilidad humana (730 nm)- inhibe la germinación, comparada con los controles que estaban en la oscuridad. Qué pasa cuando las semillas de lechuga se someten a un destello de luz roja (R) y a continuación a un destello de luz roja lejana (RL), o de forma inversa, a la luz RL seguida por la luz R? El último destello de luz determina la respuesta de las semillas. En otras palabras, los efectos de la luz roja y de la luz roja lejana son reversibles.

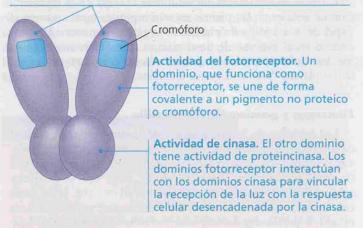
El fotorreceptor responsable de los efectos opuestos de la luz roja y la luz roja lejana es un fitocromo. Está constituido por un componente proteico que se une de forma covalente con una parte no proteica que funciona como cromóforo, la parte de la molécula que absorbe la luz (fig. 39-19). Hasta ahora, los investigadores han identificado cinco fitocromos en *Arabidopsis*, cada uno con un componente proteico ligeramente diferente.

El cromóforo de un fitocromo es fotorreversible, alternando entre dos formas isoméricas que se convierten una en la otra y viceversa, según el color de la luz que lo estimula (véase fig. 4-7). En su forma isomérica F_r , un fitocromo absorbe la luz roja de forma máxima, mientras que en su forma isomérica F_{rl} , absorbe la luz roja lejana:



La interconversión $F_r \leftrightarrow F_{rl}$ es un mecanismo alternante que controla distintos episodios inducidos por la luz en la vida de las

Un fitocromo está constituido por dos proteínas idénticas unidas para formar una molécula funcional. Cada una de estas proteínas tiene dos dominios.



▲ Fig. 39-19 Estructura de un fitocromo.

plantas **(fig. 39-20)**. F_{rl} es la forma isomérica del fitocromo que desencadena muchas de las respuestas del desarrollo de la planta inducidas por la luz. Por ejemplo, en las semillas de lechuga que están expuestas a la luz roja, F_r se transforma en F_{rl} , estimulando las respuestas celulares que llevan a la germinación. Cuando las semillas iluminadas con luz roja son expuestas después a la luz roja lejana, F_{rl} vuelve a convertirse en F_r , inhibiéndose así la respuesta germinativa.

¿Cómo explica esta alternancia de los isómeros de los fitocromos la germinación inducida por la luz en la naturaleza? Las plantas sintetizan el fitocromo como F_r , y si las semillas se mantienen en la oscuridad, el pigmento se conserva casi por completo en la forma F_r (véase fig. 39-20). Pero, si la luz del sol ilumina las semillas, el fitocromo queda expuesto a la luz roja (junto con todas las demás longitudes de onda presentes en la luz solar), y una gran parte de F_r se convierte en F_{rl} . La aparición del isómero F_{rl} es una de las maneras por las que las plantas detectan la luz del sol. Cuando las semillas se exponen por primera vez a la luz del sol, la aparición de F_{rl} es lo que desencadena su germinación.

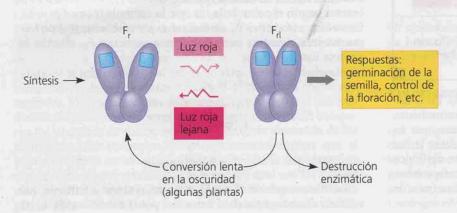
Fitocromos y evitación de la sombra

El sistema de fitocromos también proporciona a la planta información sobre de la calidad de la luz. La luz del sol incluye ambas radiaciones, la roja y la roja lejana. Por esa razón, durante el día, la fotorreversión F, === F, alcanza un equilibrio dinámico, en el que la relación de las dos formas de fitocromo indica las cantidades relativas de luz roja y luz roja lejana. Este mecanismo de detección permite a las plantas adaptarse a los cambios en las condiciones de luz. Considere, por ejemplo, la respuesta de "evitación de la sombra" de un árbol que requiere una intensidad de luz elevada. Si otros árboles del bosque dan sombra a este árbol, la relación de los fitocromos se desplaza a favor de F, porque la cubierta del bosque absorbe más luz roja que luz roja lejana. Esto se debe a que los pigmentos de clorofila de las hojas más altas del bosque absorben luz roja y permiten el paso de la luz roja lejana. Este desplazamiento en la relación entre la luz roja y la luz roja lejana induce al árbol a destinar muchos de sus recursos para crecer a mayor altura. Por el contrario, la luz de sol directa aumenta la proporción de F_{rl}, que estimula la ramificación e inhibe el crecimiento vertical.

Además de ayudar a las plantas a detectar la luz, los fitocromos contribuyen a que las plantas puedan registrar el paso de los días y las estaciones. Para comprender el papel de los fitocromos en estos procesos de registro del tiempo, en primer término, debemos examinar el reloj en sí mismo.

Relojes biológicos y ritmos circadianos

Muchos procesos vegetales, como la transpiración y la síntesis de ciertas enzimas, oscilan a lo largo del día. Algunas de estas variaciones cíclicas son respuestas a los cambios en los niveles de luz, temperatura y humedad relativa que acompañan al ciclo de 24 horas del día y la noche. Sin embargo, se pueden eliminar estos factores exógenos (externos) haciendo crecer a las plantas en cámaras de crecimiento bajo condiciones de luz, temperatura y humedad mantenidas estrictamente. Pero incluso en condiciones constantes artificiales, muchos procesos fisiológicos de las plantas, como la apertura y cierre de los estomas y la producción de enzimas fotosintéticas, continúan oscilando con una frecuencia de aproximadamente 24 horas. Por ejemplo, muchas legumbres bajan sus hojas al atardecer y las elevan por la mañana (fig. 39-21). Una planta de judía continúa con estos "movimientos del sueño" aunque se mantenga con luz constante u oscuridad permanente; las hojas no están respondiendo al amanecer y al atardecer. Dichos ciclos, con una frecuencia aproximada de 24 horas y no marcados de modo directo por ninguna variable ambiental conocida, se denominan ritmos circadianos (del latín circa, aproximadamente, y dies, día), y son comunes a todos los organismos vivos eucariontes. Su pulso, presión arterial, temperatura, velocidad de división celular, recuento de células sanguíneas, estado de alerta, composición de la orina, metabolismo, impulso



◆ Fig. 39-20. El fitocromo: un mecanismo molecular alternante. La absorción de luz roja ocasiona que el F, azulado se modifique formando el Fn azul verdoso. La luz roja lejana invierte esta conversión. En la mayoría de los casos, es la forma Fn del pigmento la que desencadena las respuestas fisiológicas y de desarrollo de la planta.





Mediodía

Medianoche

▲ Fig. 39-21. Movimientos del sueño de una planta de judía (Phaseolus vulgaris). Los movimientos están ocasionados por cambios reversibles en la presión de turgencia de las células en las caras opuestas de los pulvínos, órganos motores de la hoja.

sexual y respuesta a los medicamentos, fluctúan según un ritmo

La investigación actual indica que los "engranajes" moleculares del reloj circadiano son endógenos (internos), no una respuesta diaria a algún ciclo ambiental sutil, pero que impregna todo, como el geomagnetismo o la radiación cósmica. Los organismos, incluidos las plantas y los seres humanos, continuarán con sus ritmos aunque se coloquen en lo más profundo de una mina o girando en la órbita de un satélite, condiciones que alteran estas periodicidades geofísicas sutiles. Sin embargo, el reloj circadiano, puede adaptarse (ajustarse) con precisión a un período de 24 horas por medio de señales diarias procedentes del ambiente.

Si un organismo se mantiene en un ambiente constante, su ritmo circadiano se desvía de un período de 24 horas (un período es la duración de un ciclo). Estos períodos denominados de "curso libre", varían entre 21 y 27 horas, dependiendo de la respuesta rítmica particular. Los movimientos del sueño de la planta de judía, por ejemplo, tienen un período de 26 horas cuando la planta se mantiene en condiciones de curso libre en oscuridad constante. La desviación del período de curso libre de las 24 horas exactas no significa que los relojes biológicos se desplacen de manera errática. Los relojes de curso libre todavía mantienen sus tiempos a la perfección, aunque no están sincronizados con el mundo exterior.

¿Cómo funcionan los relojes biológicos? Con el fin de responder a esta pregunta, debemos diferenciar entre el reloj y el proceso rítmico que controla. Por ejemplo, las hojas de la planta de la judía en la figura 39-21 son las "manecillas" del reloj, pero no son la esencia misma del reloj. Si las hojas de la judía son inmovilizadas durante varias horas y luego liberadas, se desplazarán rápidamente a la posición apropiada al momento del día. Podemos interferir con un ritmo biológico, pero el mecanismo del reloj continúa.

Los investigadores están considerando actualmente que el reloj es un mecanismo molecular que puede ser común a todos los eucariontes. Una de las hipótesis más aceptadas es que el registro biológico del tiempo puede depender de la síntesis de una proteína que regula su propia producción mediante un mecanismo de retroalimentación. Esta proteína puede ser un factor de transcripción que inhibe la transcripción del gen que codifica al mismo factor de transcripción. La concentración de este factor de transcripción puede acumularse durante la primera mitad del ci-

clo circadiano y luego declinar durante la segunda mitad, debido a la autoinhibición de su propia producción.

Recientemente, los investigadores utilizaron una nueva técnica para identificar relojes mutantes de Arabidopsis. Un ritmo circadiano prominente en las plantas es la producción diaria de ciertas proteínas relacionadas con la fotosíntesis. Los biólogos moleculares rastrearon este ritmo hasta el promotor que regula la transcripción de genes para estas proteínas fotosintéticas. Para identificar los relojes mutantes, los científicos empalmaron el gen de una enzima denominada luciferasa al promotor. La luciferasa es la enzima responsable de la bioluminiscencia de las luciérnagas. Cuando el reloj biológico activa el promotor en el genoma de Arabidopsis, también activa la producción de luciferasa. Las plantas comienzan a brillar con una periodicidad circadiana. Después se aislaron los relojes mutantes, seleccionando las muestras que brillaban durante un período más largo o más corto que el normal. Los genes alterados de algunos de estos mutantes afectan a las proteínas que normalmente se unen a los fotorreceptores. Quizás estas mutaciones particulares destruyen un mecanismo dependiente de la luz que ajusta el reloj biológico.

El efecto de la luz sobre el reloj biológico

Como hemos mencionado, el período de curso libre del ritmo circadiano del movimiento de la hoja de judía es de 26 horas. Observe una planta de judía colocada al atardecer en una habitación oscura durante 72 horas: sus hojas no se levantarán otra vez hasta 2 horas después del amanecer natural del segundo día, y 4 horas después del amanecer natural del tercer día, y así sucesivamente. Desconectada de todas las señales ambientales, la planta se desincroniza. La desincronización también se produce cuando atravesamos varios husos horarios viajando en avión; cuando alcanzamos nuestro destino, los relojes de la pared no están sincronizados con nuestros relojes internos. Es muy probable que todos los eucariontes tengan tendencia a sufrir esta descompensación horaria.

El factor que ajusta el reloj biológico a 24 horas exactas todos los días es la luz. Tanto el fitocromo como los fotorreceptores de luz azul pueden ajustar los ritmos circadianos en las plantas, pero nuestra comprensión sobre cómo realiza esto el fitocromo es más completa. El mecanismo implica el encendido y apagado de las respuestas celulares mediante la alternancia de $F_r \Longrightarrow F_{rl}$.

Considere otra vez el sistema fotorreversible de la figura 39-20. En la oscuridad, la relación entre los isómeros del fitocromo se desplaza de modo gradual en favor de la forma F_r, en parte como resultado del recambio en el conjunto total de fitocromos. El pigmento se sintetiza en la forma F_r, y las enzimas destruyen más F_{rl} que F_r. En algunas especies de plantas, el F_{rl} presente durante la puesta del sol se va transformando lentamente en F_r. En la oscuridad no hay posibilidades de que F_r se reconvierta en F_{rl}, pero con iluminación, el nivel de F_{rl} vuelve a aumentar de manera brusca por una rápida conversión a partir de F_r. Este aumento de F_{rl} cada día al amanecer reajusta el reloj biológico: las hojas de judía alcanzarán su posición nocturna más extrema 16 horas después del amanecer.

En la naturaleza, las interacciones entre el fitocromo y el reloj biológico permiten a las plantas determinar el paso de la noche y del día. Las duraciones relativas de la noche y del día, sin embargo, se modifican a lo largo del año (excepto en el ecuador). Las plantas utilizan esta modificación para ajustar sus actividades en sincronía con las estaciones.

en sincionia con las estaciones.

Fotoperiodicidad y respuestas a las estaciones

Imagine las consecuencias si una planta produce flores cuando no están presentes los polinizadores, o si un árbol deciduo produce flores en la mitad del invierno. Los acontecimientos estacionales son críticos para los ciclos vitales de la mayoría de las plantas. La germinación de las semillas, la floración, y el comienzo y la interrupción de la dormancia de las yemas son estados que ocurren, por lo general, en un momento específico del año. El estímulo ambiental que las plantas utilizan con mayor frecuencia para detectar la época del año es el fotoperíodo, las duraciones relativas de la noche y del día. Una respuesta fisiológica al fotoperíodo, como la floración, se denomina fotoperiodicidad

Fotoperiodicidad y control de la floración

Una de las primeras claves de cómo las plantas detectan las estaciones provino de una variedad mutante de tabaco, el tabaco "Maryland Mammoth", que alcanza gran altura pero no florece durante el verano. Finalmente, se abrieron las flores en un invernadero en diciembre (invierno). Después de intentar la inducción de una floración más temprana variando la temperatura, la humedad y la nutrición mineral, los investigadores aprendieron que el acortamiento de los días en invierno estimula el florecimiento de esta variedad. Si las plantas se conservaban en cajas herméticas a la luz, de manera que las lámparas pudieran manipular el "día" y la "noche", la floración se producía solo si la duración del día era de 14 horas menos. No florecía durante el verano porque a la latitud de Maryland, los días eran muy largos en dicha estación.

Los investigadores denominaron el tabaco "Maryland Mammoth" una planta de días cortos porque parecía necesitar un período de luz más corto que una duración determinada para florecer. Los crisantemos, la flor de Pascua o estrella de Navidad y algunas variedades de soja son otras plantas de día corto, que, por lo general, florecen al finalizar el verano, en el otoño o en el invierno. Otro grupo de plantas florece solo cuando el período de luz es varias horas más largo. Estas plantas de días largos florecerán al final de la primavera o al comienzo del verano. La espinaca, por ejemplo, florece cuando los días tienen 14 horas o son más largos. El rábano, la lechuga, el lirio y muchas variedades de cereales también son plantas de día largo. Las plantas de días neutros no están afectadas por el fotoperíodo y florecen cuando alcanzan cierto estado de madurez, independientemente de la duración del día. Los tomates, el arroz y el diente de león son ejemplos de plantas de día neutro.

Duración crítica de la noche. En la década de 1940, los investigadores descubrieron que la floración y otras respuestas al fotoperíodo se controlan eficazmente por la duración de la noche y no por la duración del día (fig. 39-22). Muchos de estos científicos trabajaron con la bardana menor (Xanthium strumarium), una planta de días cortos que florece solo cuando los días son de 16 horas o más cortos (y las noches tienen una duración de 8 horas por lo menos). Estos investigadores descubrieron que si la porción diurna del fotoperíodo se interrumpía por una breve exposición a la oscuridad no se producían efectos en la floración. Sin embargo, si la parte nocturna del fotoperíodo se interrumpía aunque sea durante unos pocos minutos de penumbra o luz tenue, la bardana menor no florecía. Esta observación también resultó cierta para otras plantas de días cortos (véase fig. 39-22a). Así, la bardana menor no es sensible a la duración del día, sino

que requiere por lo menos 8 horas de oscuridad continua para florecer. Las plantas de días cortos son, en realidad, plantas de noches largas, pero el antiguo término ya está muy incorporado en la jerga de la fisiología vegetal. De forma similar, las plantas de días largos son, en realidad, plantas de noches cortas. Una planta de días largos que ha crecido en fotoperíodos de noches largas que por lo general no inducirán la floración, florecerá si el período de oscuridad continua se interrumpe durante unos pocos minutos de luz (véase fig. 39-22b). Observe que no diferenciamos las plantas de días cortos y de días largos en base a una duración absoluta de la noche, sino en base a una duración crítica de la noche que tiene un número máximo (plantas de día largo) o un mínimo (plantas de día corto) de horas de oscuridad que son necesarias para que la planta florezca. En ambos casos, el número real de horas en la duración crítica de la noche es específico para cada especie de planta.

La luz roja es el color más eficaz para interrumpir la porción nocturna del fotoperíodo. Los experimentos sobre los espectros de acción y la fotorreversibilidad demuestran que el fitocromo es el pigmento que recibe la luz roja (fig. 39-23). Por ejemplo, si un destello de luz roja (R) durante el período de oscuridad va seguido de un destello de luz roja lejana (RL), la planta no detecta la interrupción durante la noche. Como en el caso de la germinación de la semilla inducida por el fitocromo, se produce la fotorreversibilidad roja/roja lejana.

Las plantas detectan la duración de la noche con mucha precisión; algunas plantas de día corto no florecerán si la noche es solo un minuto más corta que la duración crítica. Algunas especies de plantas florecen siempre el mismo día todos los años. Parece que las plantas utilizan su reloj biológico, aparentemente ajustándolo con la ayuda del fitocromo, para determinar la estación del año, midiendo la duración de la noche. La industria de la floricultura ha aplicado estos conocimientos para producir flores fuera de estación. Los crisantemos, por ejemplo, son plantas de día corto que, de manera normal, florecen en otoño, pero su floración puede ser postergada hasta el "Día de la Madre", en el mes de mayo (primavera en el hemisferio Norte), interrumpiendo cada noche larga con un breve período de luz, transforman-

do de esa manera una noche larga en dos noches cortas.

Ciertas plantas florecen tras una sola exposición al fotoperíodo requerido para la floración. Otras especies necesitan varios días sucesivos con el fotoperíodo apropiado. Algunas otras plantas responderán a un fotoperíodo sólo si han sido previamente expuestas a otro estímulo ambiental, como un período de temperaturas frías. El trigo de invierno, por ejemplo, no florecerá a menos que haya estado expuesto durante varias semanas a temperaturas inferiores a los 10 °C. El uso de este pretratamiento con frío para inducir la floración se denomina vernalización (del latín para "primavera"). Varias semanas después de que el trigo de invierno es vernalizado, un fotoperíodo con días largos (noches cortas) induce la floración.

¿Una hormona de la floración?

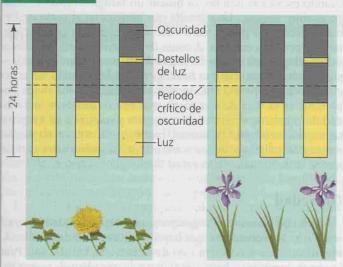
Las yemas florales se convierten en flores, pero, en muchas especies, son las hojas las que detectan el fotoperíodo. Cuando se alcanzan las necesidades fotoperiódicas para la floración, las señales de las hojas inducen a las yemas a desarrollarse como flores. Para inducir a una planta de día corto o de día largo a florecer, es suficiente para muchas especies exponer una sola hoja al fotoperíodo apropiado. En efecto, si solo una hoja se deja adherida a la planta, se detecta el fotoperíodo y se inducen las yemas florales. Si todas las hojas son eliminadas, la planta es insensible

Figura 39-22

Micentificación ¿Cómo afecta a la floración la interrupción del período oscuro con una breve exposición a la luz?

realizaron experimentos en los que los períodos de oscuridad fueron interrumpidos por exposiciones breves a la luz para estudiar cómo las porciones luminosa y oscura de un fotoperíodo afectaban a la floración en las plantas de "días cortos" y de "días largos".

RESULTADOS



(a) Las plantas de "días cortos" florecieron solo si el período de oscuridad continua era más largo que el período crítico de oscuridad para dicha especie (13 horas en este ejemplo). Un período de oscuridad puede terminarse por una breve exposición a la luz.

(b) Las plantas de "días largos" florecieron solo si el período de oscuridad continua era más corto que el período crítico de oscuridad para dicha especie (13 horas en este ejemplo).

conclusión

Los experimentos indicaron que la floración de cada especie está determinada por un período crítico de oscuridad ("duración crítica de la noche") para esta especie, y no por un período específico de luz. Por lo tanto, las plantas de "días cortos" se denominan más apropiadamente plantas de "noches largas", y las plantas de "días largos" son, en realidad, plantas de "noches cortas".

al fotoperíodo. La señal para florecer, que aún no ha sido identificada químicamente, se denomina florígeno, y puede ser una hormona o una modificación en la concentración de múltiples hormonas (fig. 39-24). El estímulo para florecer parece ser el mismo para las plantas de días cortos y de días largos, a pesar de que se requieren en cada caso diferentes condiciones fotoperiódicas para que las hojas envien esta señal.

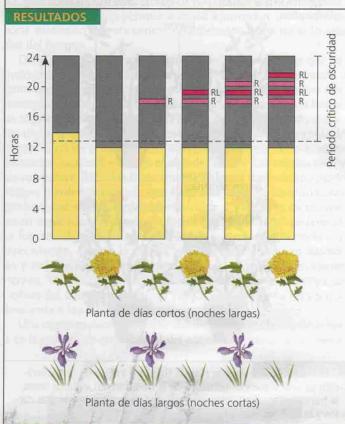
Transición del meristema y floración

Cualquiera que sea la combinación de señales ambientales (como el fotoperíodo o la vernalización) y las señales internas (como las hormonas) necesaria para que se produzca la floración, el resultado es la transición del meristema de la yema de un es-

Figura 39-23

la interrupción de los períodos de oscuridad en la respuesta fotoperiódica?

EXPERIMENTO Una característica única del fitocromo es la reversibilidad de su respuesta a la luz roja y a la luz roja lejana. Para estudiar si el fitocromo es o no el pigmento que mide la interrupción de los períodos de oscuridad, los investigadores observaron cómo los destellos de luz roja (R) y luz roja lejana (RL) afectaron a la floración en plantas de "días cortos" y de "días largos".



CONCLUSIÓN

Un destello de luz roja acortó el periodo de oscuridad. Un destello posterior de luz roja lejana anuló el efecto de la luz roja. Cuando un destello de luz roja siguió a uno de luz roja lejana, se anuló el efecto de la luz roja lejana. Esta reversibilidad indica que el fitocromo es el que mide la interrupción de los períodos de oscuridad.

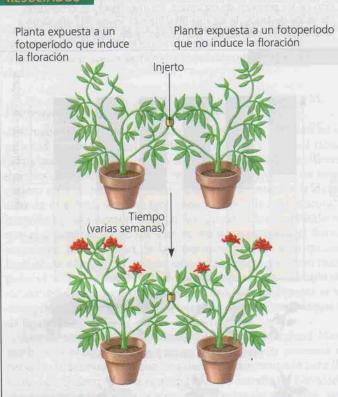
tado vegetativo a un estado de floración. Esta transición exige cambios en la expresión de genes que regulan la formación de patrones. Los genes de identidad del meristema que inducen a la yema a formar una flor en lugar de un brote vegetativo primero deben ser activados. Luego, los genes de identidad de órgano que especifican la organización espacial de los órganos florales —sépalos, pétalos, estambres y carpelos— se activan en las regiones apropiadas del meristema (véase fig. 35-31). La investigación sobre el desarrollo floral está progresando rápidamente, y uno de sus objetivos es identificar las vías de transducción de señales que vinculan a dichos estímulos como el fotoperíodo y los cambios hormonales con la expresión génica requerida para la floración.

Figura 39-24

Hay una hormona de la floración?

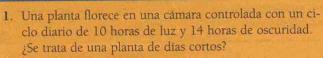
EXPERIMENTO Para investigar si hay una hormona de la floración, los investigadores realizaron un experimento en el que una planta que había sido inducida a florecer por el fotoperíodo fue injertada a otra planta que no había sido inducida.

RESULTADOS



conclusión Ambas plantas florecen, indicando la transmisión de una sustancia inductora de la floración. En algunos casos, la transmisión actúa incluso cuando una es una planta de días cortos y la otra, de días largos.

Evaluación de conceptos



Justifique su respuesta.

2. Suponga que el crecimiento de las flores de Pascua o estrellas de Navidad en un invernadero requieren por lo menos 14 horas de oscuridad para florecer. Si se debe trabajar por la noche, ¿qué fuente de luz no alterará el proceso de floración? Justifique su respuesta.

3. Después de la germinación, algunas plántulas de vid crecen hacia la oscuridad hasta alcanzar una estructura vertical. Esta adaptación ayuda a la vid a "encontrar" un objeto con sombra para trepar. Sugiera un experimento para poner a prueba si este fototropismo negativo está mediado por fotorreceptores de luz azul o por fitocromo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 39-4

Las plantas responden a una gran variedad de estímulos además de la luz

Las plantas no pueden trasladarse hasta un pozo de agua cuando escasea el líquido, ni buscar un refugio cuando el tiempo es muy ventoso. Una semilla que aterriza en el suelo de forma invertida, no puede maniobrar sobre sí misma para recuperar una posición correcta. A causa de su inmovilidad, las plantas deben adaptarse a un amplio intervalo de circunstancias ambientales mediante mecanismos fisiológicos y del desarrollo. La selección natural ha perfeccionado estas respuestas. La luz es tan importante en la vida de una planta que hemos dedicado la totalidad de la sección anterior a la recepción y respuesta de las plantas a este único factor ambiental. En esta sección examinamos las respuestas a algunos de los otros estímulos ambientales con los que se enfrenta una planta en su "lucha por la existencia".

Gravedad

Como las plantas son organismos que dependen de la energía solar, no es sorprendente que hayan evolucionado desarrollando mecanismos de crecimiento en dirección a la luz del sol. Pero ¿qué señal ambiental hace que el brote de una plántula crezca hacia arriba cuando está totalmente bajo tierra y no hay ninguna luz que pueda detectar? De forma similar, ¿qué factor ambiental incita a la joven raíz a crecer hacia abajo? La respuesta a ambas preguntas es la gravedad.

Coloque una planta de costado, y ésta ajustará su crecimiento de manera que el brote se incline hacia arriba y la raíz se curve hacia abajo. En su respuesta a la gravedad, o geotropismo, las raíces presentan geotropismo positivo (fig. 39-25a) y los brotes exhiben geotropismo negativo. El geotropismo actúa tan pronto como una semilla germina, asegurando que la raíz crezca dentro del suelo y el brote alcance la luz del sol, independientemente de cómo esté orientada la semilla cuando cae en la tierra.

Las plantas pueden detectar la gravedad por la posición de los estatolitos, plástidos especializados que contienen densos granos de almidón en las porciones inferiores de las células (fig. 39-25b). En las raíces, los estatolitos están localizados en ciertas células de la cofia de la raíz. De acuerdo con una hipótesis, la agregación de estatolitos en los puntos inferiores de estas células desencadena una redistribución del calcio, que ocasiona el transporte lateral de auxina en la raíz. El calcio y la auxina se acumulan en la cara inferior de la zona de alargamiento de la raíz. Como estos compuestos químicos están disueltos, no responden a la gravedad, sino que deben ser transportados de manera activa a uno de los lados de la raíz. En concentraciones altas, la auxina inhibe el alargamiento celular, un efecto que retrasa el crecimiento en la cara inferior de la raíz. El alargamiento más rápido de las células en la parte superior causa la curvatura de la raíz mientras crece. Este tropismo continúa hasta que la raíz crece en forma recta hacia abajo.

Los fisiólogos vegetales están refinando esta hipótesis del "estatolito que cae", que explica el geotropismo de la raíz, mediante el ensayo de nuevos experimentos. Por ejemplo, mutantes de *Arabidopsis* y tabaco que carecen de estatolitos todavía presentan geotropismo, aunque la respuesta es más lenta que en las plantas

de tipo silvestre. Podría ser que la totalidad de la célula contribuya al sentido de la gravedad de la raíz mediante el empuje mecánico de proteínas que fijan el protoplasto a la pared celular, distendiendo las proteínas de la cara "superior" y comprimiendo las proteínas de la cara "inferior" de las células de la raíz. Los orgánulos densos, además de los gránulos de almidón, también pueden contribuir a este efecto mediante distorsión del citoesqueleto cuando son atraídos por la gravedad. Los estatolitos, a causa de su densidad, pueden facilitar el sentido gravitacional por un mecanismo que actúa de modo más lento en ausencia de ellos.

Estímulos mecánicos

Un árbol que crece azotado por el viento de la cima de las montañas tiene, por lo general, un tronco más corto y más grueso que un árbol de la misma especie que crece en una localización más protegida. La ventaja de esta morfología deformada es que permite a la planta mantener su base, a pesar de las fuertes ráfagas de viento. El término tigmomorfogénesis (del griego thigma, tocar, contacto) se refiere a los cambios de forma que resultan de la perturbación mecánica. Las plantas son muy sensibles al estrés mecánico: incluso el acto de medir la longitud de una hoja altera su crecimiento subsiguiente.

Frotar de los tallos de una joven planta un par de veces por día produce plantas más cortas que las de control **(fig. 39-26)**. La estimulación mecánica activa una vía de transducción de señales que implica un aumento en el Ca²⁺ citosólico que media la

Estatolitos 20 μm

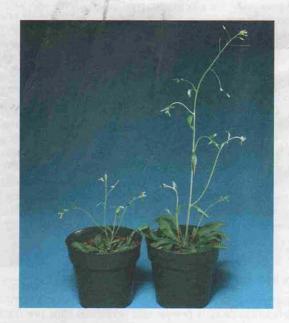
▲ Fig. 39-25. Geotropismo positivo en las raíces: la hipótesis de los estatolitos. (a) Durante el transcurso de las horas, una raíz primaria de maíz orientada de modo horizontal se curvará por geotropismo hasta que su extremo de crecimiento quede orientado de modo vertical. (b) Minutos después de que la raíz se coloca horizontalmente, los estatolitos comienzan a ubicarse en las caras inferiores de las células de la cofia de la raíz. La hipótesis de los estatolitos propone que esta ubicación puede ser el mecanismo de detección de la gravedad que conduce a la redistribución de la auxina y a las tasas de alargamiento diferencial de las células de las caras opuestas de la raíz (MO).

activación de genes específicos, algunos de los cuales codifican proteínas que afectan a las propiedades de la pared celular.

Algunas especies de plantas se han transformado, a lo largo de su evolución, en "especialistas táctiles". Las respuestas rápidas a los estímulos mecánicos son una parte integral de las "estrategias" de vida de estas plantas. Muchas vides y otras plantas trepadoras tienen zarcillos que se enrollan con rapidez alrededor de soportes (véase fig. 35-7a). Estos órganos —de sostén— generalmente, crecen de forma recta hasta que tocan algo; el contacto estimula una respuesta de enrollamiento ocasionada por un crecimiento diferencial de células en las caras opuestas del zarcillo. Este crecimiento direccional en respuesta al tacto se denomina tigmotropismo, y permite a la vid aprovechar cualquier soporte mecánico que encuentre a medida que trepa hacia lo más alto del bosque.

Otros ejemplos de especialistas táctiles son las plantas que experimentan movimientos rápidos de sus hojas como respuesta a estímulos mecánicos. Por ejemplo, cuando se toca la hoja compuesta de la planta sensible Mimosa pudica, colapsa y las hojuelas se pliegan juntas (fig. 39-27). Esta respuesta, que dura apenas uno o dos segundos, es el resultado de una pérdida rápida de turgencia en las células de los pulvínulos, órganos motores especializados localizados en los nudos de la hoja. Las células motoras se vuelven fláccidas bruscamente después de la estimulación porque pierden potasio, lo que hace salir agua de las células por ósmosis. Las células tardan alrededor de 10 minutos en recuperar su turgencia y restauran la forma "no estimulada" de la hoja. La función del comportamiento sensitivo de la planta invita a la especulación. Quizás la planta conserve agua, plegando sus hojas y reduciendo su superficie cuando es empujada por fuertes vientos. O, tal vez, a causa del colapso de las hojas exponga las espinas del tallo, una respuesta rápida sensitiva de la planta que desalienta a los herbívoros.

Una característica destacable del movimiento rápido de la hoja es la manera de transmisión del estímulo a través de la planta.



▲ Fig. 39-26. Alteración de la expresión génica por contacto en Arabidopsis. Se frotó la planta más corta de la izquierda dos veces al día. La planta que no fue tocada (a la derecha) creció mucho más altura.

Si se toca una hojuela de una planta sensible, en primero responde dicha hojuela, luego responde la hojuela adyacente, y así sucesivamente, hasta que todos los pares de hojuelas terminan por plegarse en conjunto. La señal que produce esta respuesta viaja a una velocidad de alrededor de 1 cm/seg desde el punto de la estimulación. Un impulso eléctrico, que viaja a la misma velocidad, puede detectarse adhiriendo electrodos a la hoja. Estos impulsos, denominados potenciales de acción, recuerdan a los impulsos nerviosos de los animales, aunque los de las plantas son miles de veces más lentos. Los potenciales de acción, que han sido descubiertos en muchas especies de algas y plantas, pueden ser utilizados como una forma de comunicación interna. Otro ejemplo es la Venus atrapamoscas (Dionaea muscipula), en la cual, los potenciales de acción se transmiten desde los pelos sensoriales de la trampa hasta las células que responden al estímulo cerrando la trampa (véase fig. 37-13). En el caso de la Mimosa pudica, los estímulos más violentos, como el contacto de una hoja con una aguja caliente, producen la inclinación hacia abajo de todas las hojas y hojuelas de la planta, pero esta respuesta sistémica implica la diseminación de señales químicas liberadas desde el área dañada a otras partes del brote.

Estrés ambiental

A veces se modifican determinados factores ambientales con suficiente gravedad como para tener un efecto que puede ser adverso en la supervivencia, crecimiento y reproducción de una planta. Las condiciones de estrés ambiental, como una inundación, la sequía o las temperaturas extre-

mas, pueden tener un impacto devastador en la agricultura, afectando al rendimiento de los cultivos. En los ecosistemas naturales, las plantas que no pueden tolerar el estrés ambiental sucumbirán, o serán desplazadas por otras plantas que compitan con ellas, y terminarán extinguiéndose en ese lugar. Por esa razón, las condiciones de estrés ambiental también son importantes para determinar el rango geográfico de las plantas. Consideraremos a continuación algunas de las situaciones de estrés abiótico (no vivo) más comunes que sufren las plantas. En la última sección de este capítulo examinaremos las respuestas defensivas de las plantas a factores comunes de estrés biótico (vivo), como los patógenos y los herbívoros.

Estrés hídrico

En un día claro, caluroso y seco, una planta puede sufrir estrés por deficiencia de agua porque está perdiendo agua por transpiración más rápidamente de la que puede recuperar incorporando agua del suelo. La sequía prolongada puede afectar a los cultivos y a las plantas de los ecosistemas naturales durante semanas o meses. Un déficit importante de agua, por supuesto, matará a la planta, co-

(b) Estimulada (a) No estimulada Cara del pulvínulo con células fláccidas Hojuelas · después de la Cara del pulvínulo estimulación con células turgentes Pulvínulos (órgano motor) (c) Órganos motores

▲ Fig. 39-27. Movimientos rápidos de turgencia de la planta sensitiva o dormilona (Mimosa pudica). (a) En la planta no estimulada, las hojuelas están separadas. (b) Un segundo o dos después de haber sido tocadas, las hojuelas se pliegan en conjunto. (c) En esta microfotografía óptica de un par de hojuelas en el estado cerrado (estimulado) pueden verse las células motoras en los pulvínulos (órganos motores) seccionados. La curvatura del pulvínulo está causada por las células motoras de una cara que pierden agua y se vuelven fláccidas, mientras que las células de la cara opuesta conservan su turgencia.

mo usted ya sabrá por la experiencia con plantas caseras mal cuidadas. Pero las plantas tienen sistemas de control que les permiten superar deficiencias de agua menos extremos.

0,5 µm

Algunas de las respuestas de una planta al déficit de agua contribuyen a que la planta conserve agua reduciendo la tasa de transpiración. El déficit de agua en una hoja causa una pérdida de turgencia en las células guardianas, un simple mecanismo de control que reduce la velocidad de transpiración mediante el cierre de los estomas (veáse fig. 36-15). El déficit de agua estimula también el aumento de la síntesis y liberación de ácido abscísico en la hoja y esta hormona contribuye a mantener los estomas cerrados, actuando sobre las membranas de las células guardianas. Las hojas responden al déficit de agua de varias formas. Como la expansión celular es un proceso dependiente de la turgencia, un déficit de agua inhibe el crecimiento de las hojas jóvenes. Esta respuesta minimiza la pérdida de agua por transpiración, retrasando el aumento de la superficie de la hoja. Cuando las hojas de muchas gramíneas y otras plantas se marchitan por un déficit de agua, se enrollan adquiriendo una forma que reduce la transpiración porque expone una menor superficie de la hoja al aire y al viento seco. Al mismo tiempo que todas estas respuestas de las hojas contribuyen a que la planta conserve agua, también reducen la fotosíntesis. Ésta es una de las razones por la cual la sequía

disminuve el rendimiento de los cultivos.

El crecimiento de la raíz también responde al déficit de agua. Durante una sequía, el suelo, por lo general, se va desecando desde la superficie hacia abajo. Esto inhibe el crecimiento de las raíces superficiales, en parte porque las células no pueden mantener la turgencia requerida para la elongación. Las raíces más profundas, rodeadas por un suelo que todavía está húmedo, continúan creciendo. Por esa razón, el sistema de raíces prolifera para maximizar la exposición al agua del suelo.

Inundación

Una planta con exceso de agua puede sofocarse porque el suelo carece de espacios de aire que proporcionen oxígeno para la respiración celular en las raíces. Algunas plantas están estructuralmente adaptadas a hábitats muy húmedos. Por ejemplo, las raíces sumergidas de los árboles denominados manglares, que se encuentran en los pantanos costeros, se prolongan en raíces aéreas que permiten el acceso al oxígeno. ¿Pero cómo hacen las plantas menos especializadas en ambientes acuáticos para superar la deprivación de oxígeno en suelos anegados? La deprivación de oxígeno estimula la producción de la hormona etileno, que causa que algunas de las células ubicadas en la corteza de la raíz experimenten apoptosis (muerte celular programada). La destrucción enzimática de las células crea tubos de aire que funcionan como un "tubo de buceo", proporcionando oxígeno a las raíces sumergidas (fig. 39-28).

Salinidad

El exceso de cloruro de sodio u otras sales en el suelo amenaza a las plantas por dos razones. En primer lugar, al disminuir el potencial de agua de la solución del suelo, la sal puede causar un déficit de agua en las plantas, a pesar de que el suelo esté lleno de agua. Como el potencial de agua de la solución del suelo se vuelve más negativo, disminuye el gradiente del potencial de agua del sue-

lo a las raíces, reduciendo de esa manera la captación de agua (véase capítulo 36). El segundo problema con el suelo salino es que el sodio y otros iones son tóxicos para las plantas cuando sus concentraciones son relativamente altas. Las membranas de las células de la raíz con permeabilidad selectiva impiden la captación de la mayoría de los iones dañinos, pero esto solo agrava el problema de adquirir agua del suelo, rico en solutos. Muchas plantas pueden responder a una salinidad moderada del suelo, produciendo solutos que se toleran bien en altas concentraciones, sobre todo, compuestos orgánicos que mantienen el potencial de agua de las células más negativas que el de la solución del suelo, sin admitir cantidades tóxicas de sal. Sin embargo, la mayoría de las plantas no pueden sobrevivir al estrés salino durante mucho tiempo. Las excepciones son las halófitas, plantas tolerantes a la salinidad que presentan adaptaciones tales como glándulas salinas. Estas glándulas bombean sal al exterior a través de la epidermis de la hoja.

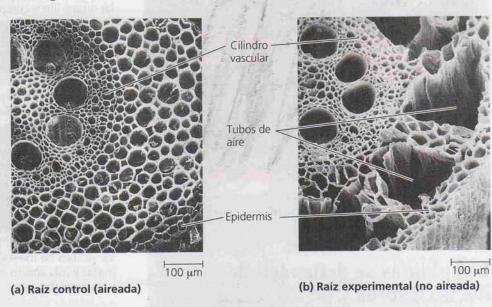
Estrés por calor

El calor excesivo puede dañar y, a veces, matar a una planta, al desnaturalizar sus enzimas y modificar su metabolismo de distintas formas. Una función de la transpiración es el enfriamiento por evaporación. En un día cálido, por ejemplo, la temperatura de una hoja puede estar 3 a 10 °C por debajo de la temperatura del aire del ambiente. Por supuesto, el tiempo caluroso y seco también tiende a causar deficiencia de agua en muchas plantas; el cierre de los estomas en respuesta a este estrés conserva agua, pero sacrifica rel enfriamiento por evaporación. Este dilema es una de las razones por la que los días muy calurosos y secos afectan tanto a casi todas las plantas.

La mayoría de las plantas tienen una respuesta de seguridad que les permite sobrevivir al estrés por calor. Por encima de cierta temperatura -alrededor de 40 °C para la mayoría de las plantas que habitan en regiones templadas- las células vegetales comienzan a sintetizar cantidades relativamente grandes de proteínas especiales denominadas proteínas de choque térmico. Los investigadores también han descubierto esta respuesta en animales y microorganismos estresados por el calor. Algunas proteínas de choque térmico son chaperonas, cuya función en las células no estresadas es constituir estructuras temporales que contribuyen a que otras proteínas se plieguen adquiriendo sus formas funcionales (véase capítulo 5). En sus papeles como proteínas de choque térmico, quizás estas moléculas se unen a enzimas y otras proteínas y contribuyen a impedir su desnaturalización.

Frio

Un problema al que las plantas se enfrentan cuando baja la temperatura del ambiente es la modificación de la fluidez de las membranas celulares. Recuerde (capítulo 7) que una membrana biológica es un mosaico fluido, con proteínas y lípidos que se mueven de manera lateral en el plano de la membrana. Cuando una membrana se enfría por debajo de cierto punto crítico, pierde su fluidez, ya que los lípidos se inmovilizan, al transformarse en estructuras cristalinas. Esto altera el transporte de solutos a



▲ Fig. 39-28. Una respuesta de desarrollo de las raíces del maíz al anegamiento y deprivación de oxígeno. (a) Una sección transversal de una raíz de control que ha crecido en un medio hidropónico aireado. (b) Una raíz experimental que ha crecido en un medio hidropónico no aireado. La apoptosis (muerte celular programada) estimulada por el etileno crea los tubos de aire (MEB).

través de la membrana y también afecta de modo adverso a las funciones de las proteínas de membrana. Las plantas responden al estrés por frío alterando la composición lipídica de sus membranas. Por ejemplo, en los lípidos de membrana aumenta la proporción de ácidos grasos no saturados, cuya forma que contribuye a mantener la fluidez de las membranas a temperaturas más bajas, impidiendo la formación de cristales (véase fig. 7-5b). Dicha modificación molecular de la membrana requiere desde algunas horas hasta días. Ésta es una de las razones que explica por qué un enfriamiento rápido es, por lo general, más estresante para las plantas que una caída gradual de la temperatura del aire, como la que se produce por el cambio estacional.

El congelamiento es una versión más grave del estrés por frío. A temperaturas debajo del punto de congelación, en la mayoría de las plantas se forma hielo en las paredes celulares y espacios intercelulares. El citosol, por lo general, no se congela a las tasas de enfriamiento que se producen en la naturaleza porque contiene más solutos que la solución muy diluida que se encuentra en la pared celular, y los solutos disminuyen el punto de congelación de una solución. La reducción del agua líquida en la pared celular causada por la formación de hielo disminuye el potencial de agua extracelular, haciendo que el agua salga del citoplasma. El aumento resultante de la concentración de sales iónicas en el citoplasma es perjudicial y puede llevar a la muerte de la célula. El hecho de que la célula sobreviva o no, depende, en gran parte, de su resistencia a la deshidratación. Las plantas nativas de regiones donde los inviernos son fríos tienen adaptaciones especiales que les permiten superar el estrés por congelamiento. Por ejemplo, antes del comienzo del verano, las células de muchas especies que toleran las heladas aumentan sus niveles citoplasmáticos de solutos específicos, como los hidratos de carbono, que se toleran mejor a altas concentraciones y que contribuyen a reducir la pérdida de agua de la célula durante el congelamiento extracelular.

Evaluación de conceptos

- Las imágenes térmicas son fotografías del calor emitido por un objeto. Los investigadores han útilizado las imagénes térmicas de las plantas para aislar mutantes que producen un exceso de ácido abscísico. Sugiera una razón que explique por qué estos mutantes son más calientes que las plantas de tipo silvestre en condiciones normalmente no estresantes.
- Un trabajador en un invernadero comercial descubre que los crisantemos en macetas muy cercanas de los pasillos son con frecuencia más cortos que aquellos que crecen en la mitad de la bancada. Sugiera una explicación.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 39-5

Las plantas se defienden de los herbívoros y de los patógenos

Las plantas no existen aisladas, sino que interactúan con muchas otras especies en sus comunidades. Algunas de estas interacciones

interespecíficas —por ejemplo, las asociaciones de plantas con hongos en las micorrizas (véase fig. 37-12) o con los polinizadores (véase fig. 30-13)— son mutuamente beneficiosas. Sin embargo, la mayoría de las interacciones que las plantas tienen con otros organismos no son beneficiosas para la planta. Como productores primarios, las plantas son la base de muchas redes alimentarias y están sujetas al ataque de un amplio rango de animales que comen plantas (herbívoros). Una planta también está expuesta a la infección de una diversidad de virus, bacterias y hongos patógenos, que tienen el potencial de dañar sus tejidos o incluso de matar a la planta. Las plantas contrarrestan estas amenazas mediante sistemas defensivos que espantan a los herbívoros e impiden la infección o combaten a los patógenos que pueden infectarlas.

Defensas contra los herbívoros

El herbivorismo –animales comedores de plantas– es un estrés al que las plantas se enfrentan en cualquier ecosistema. Las plantas se oponen al excesivo herbivorismo con defensas físicas, como las espinas y con defensas químicas, como la producción de compuestos tóxicos o desagradables. Por ejemplo, algunas plantas producen un aminoácido no habitual denominado canavanina, cuyo nombre proviene de una de sus fuentes, el haba blanca (Canavalia ensiformis). La canavanina se parece a la arginina, uno de los 20 aminoácidos que los organismos incorporan en sus proteínas. Si un insecto come una planta que contiene canavanina, la molécula se incorpora en las proteínas del insecto en lugar de la arginina. Como la canavanina es suficientemente diferente de la arginina como para afectar de un modo adverso a la estructura, y en consecuencia la función de las proteínas, el insecto muere.

Algunas plantas incluso "reclutan" animales depredadores que contribuyen a defender al vegetal contra herbívoros específicos. Por ejemplo, los insectos denominados avispas parasitoides inyectan sus huevos dentro de la presa, incluidas las orugas que se alimentan de las plantas. Los huevos se incuban dentro de las orugas, y las larvas comen a sus contenedores orgánicos desde dentro hacia fuera. La planta, que se beneficia con la destrucción de las orugas herbívoras tiene un papel activo en este drama. Una hoja dañada por las orugas libera compuestos volátiles que atraen a las avispas parasitoides. El estímulo para esta respuesta es una combinación del daño físico a la hoja ocasionado por la masticación de la oruga y un compuesto específico de la saliva de la oruga (fig. 39-29).

Las moléculas volátiles que una planta libera en respuesta al daño de los herbívoros también pueden funcionar como un "sistema de alarma precoz" para las plantas vecinas de la misma especie. Las plantas de judía de lima infestadas por arañuelas liberan compuestos químicos volátiles que "avisan" del ataque a las plantas de judía de lima vecinas no infestadas. En respuesta a estos compuestos volátiles, las hojas de las plantas de judía de Lima no infestadas activan los genes defensivos. Los compuestos volátiles liberados por las hojas lesionadas de manera mecánica no tienen el mismo efecto. Los genes activados por los compuestos volátiles liberados por la infestación se superponen de modo considerable con los producidos por la exposición al ácido jasmónico, una molécula importante para la defensa vegetal. Como resultado de esta activación genética, los vecinos no infestados se vuelven menos susceptibles a las arañuelas y más atractivos para otras especies de ácaros que depredan a las arañuelas.

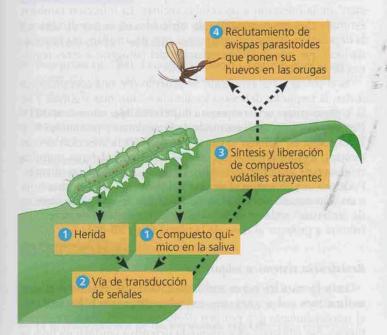
Defensas contra los patógenos

La primera línea de defensa de una planta contra la infección es la barrera física de la "piel" del vegetal, la epidermis del cuerpo primario de la planta y la peridermis del cuerpo secundario de la planta (véase fig. 35-18). Sin embargo, este primer sistema de defensa, no es impenetrable. Los virus, las bacterias y las esporas e hifas de los hongos todavía pueden entrar a la planta a través de lesiones o de las aberturas naturales de la epidermis, como los estomas. Una vez que un patógeno la invade, la planta inicia un ataque químico como una segunda línea de defensa que mata a los patógenos e impide su diseminación desde el sitio de la infección. Este segundo sistema de defensa se ve favorecido por la capacidad heredada de las plantas de reconocer a ciertos agentes patógenos.

Reconocimiento gen por gen

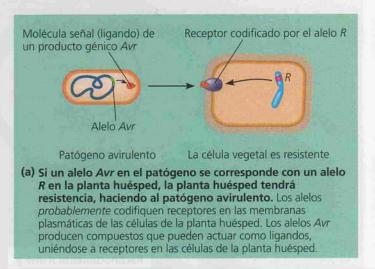
Las plantas son, por lo general, resistentes a la mayoría de los patógenos. Esto se debe a que las plantas tienen la capacidad de reconocer a los patógenos invasores y, luego, desarrollar defensas eficaces. A la inversa, los patógenos eficaces ocasionan enfermedad porque tienen la capacidad de evadir el reconocimiento o suprimir los mecanismos de defensa del huésped. Los patógenos contra los cuales una planta tiene poca defensa específica se denominan virulentos. Hay excepciones porque, si no las hubiera, los huéspedes y los patógenos perecerían juntos muy pronto. Un tipo de "compromiso" ha coevolucionado entre las plantas y la mayoría de sus patógenos. En estos casos, el agente patógeno gana suficiente acceso a su huésped que le permite perpetuarse a sí mismo sin dañar de modo grave o matar a la planta. Las cepas de patógenos que solo dañan con moderación, pero que no matan a la planta huésped, se llaman avirulentos.

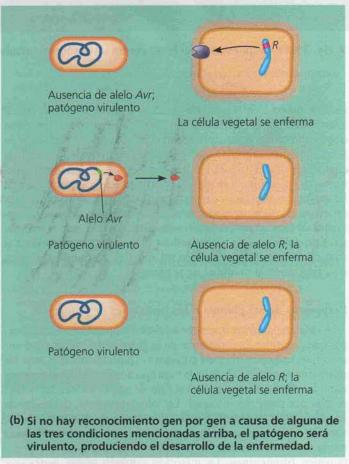
El reconocimiento gen por gen es una forma muy amplia y difundida de resistencia vegetal a la enfermedad, que implica el reconocimiento de moléculas derivadas del patógeno por parte de los productos proteicos de genes específicos de resistencia (R) a la enfermedad de las plantas. Hay muchos patógenos, y las plantas tienen muchos genes R; Arabidopsis tiene cientos de ellos. Una proteína R, por lo general, solo reconoce una única molécula patógena correspondiente que es codificada por un gen aviru-



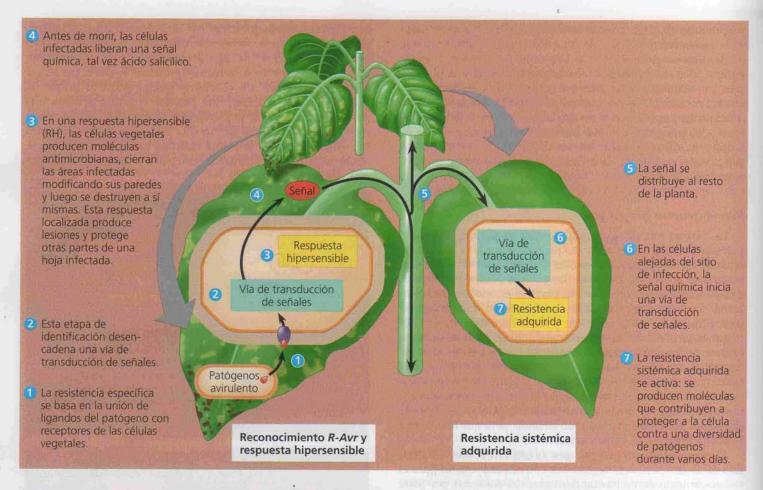
▲ Fig. 39-29. Una hoja de maíz "recluta" a una avispa parasitoide como respuesta defensiva a un herbívoro, una oruga militar.

lento (Avr). Muchas proteínas Avr desempeñan un papel activo en la patogénesis y se piensa que reorganizan el metabolismo del huésped en beneficio del agente patógeno. Las preguntas sobre cómo funcionan y evolucionan las proteínas R son temas actuales de investigación. En el modelo bioquímico más simple (el modelo receptor-ligando), una proteína R funciona como una molécula receptora de la planta que desencadena la resistencia mediante su unión con la proteína correspondiente y correcta Avr (fig. 39-30). Si la planta huésped carece el gen R que se opone al gen Avr del patógeno, entonces, el patógeno puede in-





▲ Fig. 39-30. Resistencia gen por gen de las plantas a los patógenos: el modelo receptor-ligando.



▲ Fig. 39-31. Respuestas de defensa contra un patógeno avirulento.

vadir y matar a la planta. Un modelo alternativo de reconocimiento gen por gen, apodado hipótesis del "guardián", propone que las proteínas R funcionan como un sistema de vigilancia de otras proteínas vegetales que experimentan actividad o cambios conformacionales inducidos por proteínas Avr. Independientemente del mecanismo exacto que participe, el reconocimiento de las moléculas derivadas del patógeno por las proteínas R desencadena una vía de transducción de señales que origina un aumento de la respuesta defensiva en el tejido de la planta infectada. Esta defensa consiste en facilitar la respuesta localizada en el sitio de la infección y también en dar una respuesta sistémica más general de la totalidad de la planta.

Respuestas de las plantas a las invasiones de patógenos

A diferencia de las interacciones Avr-R específicas de cada cepa, que controlan la resistencia de la planta a la enfermedad ante grupos muy estrechos de patógenos (específicamente, ante las cepas que contienen el alelo Avr apropiado), las moléculas denominadas elicitores producen un tipo de respuesta defensiva más amplia por parte del huésped. Las oligosacarinas, derivadas de fragmentos de celulosa liberados por daño de la pared celular, son una de las clases más importantes de elicitores. Los elicitores estimulan la producción de compuestos antimicrobianos denominados fitoalexinas. La infección también activa genes que producen proteínas PR (proteínas relacionadas con la patogénesis). Algunas de estas proteínas son antimicrobianas y atacan, por

ejemplo, a ciertas moléculas de la pared celular de una bacteria. Otras pueden actuar como señales que diseminan la "información" de la infección a las células vecinas. La infección también estimula el entrecruzamiento de moléculas en la pared celular y la deposición de lignina, respuestas que desarrollan una barricada local que retrasa la diseminación del patógeno a otras regiones de la planta.

Si el patógeno es avirulento de acuerdo con una concordancia *R-Avr*, la respuesta defensiva localizada es aún más vigorosa y se la conoce como una **respuesta hipersensible** (abreviada **RH**). Hay una producción aumentada de fitoalexinas y proteínas PR, y la respuesta de "sellado" o cierre que controla la infección es más efectiva. Después de que las células instalan su defensa química en el sitio de infección y cierran el área, se destruyen a sí mismas. Podemos ver el resultado de una RH como lesiones en una hoja o en otro órgano infectado. A pesar de que la hoja tiene aspecto de "enferma", todavía sobrevivirá, y su respuesta defensiva contribuirá a proteger al resto de la planta **(fig. 39-31)**.

Resistencia sistémica adquirida

La respuesta de hipersensibilidad, como hemos comentado, es localizada y específica, una respuesta de contención basada en el reconocimiento gen por gen (*R-Avr*) entre el huésped y el patógeno. Sin embargo, esta respuesta defensiva también incluye la producción de señales químicas que hacen "sonar la alarma" de infección en toda la planta. Liberadas en el sitio de la infección,

las hormonas de alarma se transportan a través de toda la planta, estimulando la producción de fitoalexinas y proteínas PR. Esta respuesta, denominada **resistencia sistémica adquirida** (RSA), no es específica, sino que proporciona protección contra una diversidad de patógenos durante varios días (véase fig. 39-31).

Un buen candidato para ser una de las hormonas responsables de activar la RSA es el ácido salicílico. Una forma modificada de este compuesto, el ácido acetilsalicílico, es el ingrediente activo de la aspirina. Durante siglos, antes de que la aspirina se vendiera como analgésico, algunas culturas descubrieron que masticar la corteza de un sauce (Salix) disminuía el dolor de muelas o de cabeza. Con el descubrimiento de la resistencia sistémica adquirida, los biólogos finalmente han aprendido, una de las funciones del ácido salicílico en las plantas. La aspirina es una medicina natural para las plantas que la producen, pero con efectos muy diferentes de la acción medicinal que se produce en los seres humanos que consumen el medicamento.

Al investigar la resistencia a la enfermedad y otras adaptaciones evolutivas de las plantas, los biólogos vegetales están llegando a comprender cómo responde una planta a las señales internas y externas. Estos científicos, junto con miles de otros biólogos vegetales que trabajan en otras cuestiones y millones de estudiantes que experimentan con las plantas en los cursos de biología, están siguiendo la tradición de siglos de curiosidad acerca de los organismos verdes que alimentan la biosfera.

Evaluación de conceptos

39-5

- 1. Los insectos que mastican dañan a las plantas de un modo mecánico y disminuyen el área de la superficie de las hojas destinada a la fotosíntesis. Además, estos insectos hacen que las plantas sean más vulnerables ante el ataque de los patógenos. Sugiera una razón que explique esto.
- 2. Un científico descubre que una población de plantas que crece en una zona de brisa tiene mayor tendencia a la desfoliación por los insectos que una población de la misma especie que crece en un área más protegida. Sugiera una hipótesis para justificar esta observación.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 39

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



La vía de transducción de señales conecta la recepción de las señales con la respuesta

- Recepción (p. 789). Las señales internas y externas se detectan por receptores, proteínas que se modifican en respuesta a estímulos específicos.
- Transducción (pp. 789-790). El segundo mensajero transmite y amplifica las señales desde los receptores a las proteínas que originan las respuestas específicas.
- Respuesta (pp. 790-791). Por lo general, las respuestas a la estimulación implican la activación de enzimas, mediante la estimulación de la transcripción del mRNA para la enzima (regulación transcripcional) o mediante la activación de moléculas enzimaticas existentes (modificación post-traduccional de las proteínas).



Las hormonas vegetales ayudan a coordinar el crecimiento, el desarrollo y las respuestas a los estímulos

► El descubrimiento de las hormonas vegetales (pp. 791-793). Los investigadores descubrieron la auxina identificando al compuesto responsable de transmitir una señal descendente por medio del coleóptilo, desde los extremos de las regiones de alargamiento, durante el fototropismo.

- Estudio de las hormonas vegetales (pp. 793-801). La auxina, que se produce principalmente en el meristema apical del brote, estimula el alargamiento celular en diferentes tejidos diana. Las citocininas, producidas en los tejidos que crecen de manera activa, como las raíces, embriones y frutos, estimulan la división celular. Las giberelinas, producidas en las raíces y hojas jóvenes, estimulan el crecimiento en las hojas y en los tallos. Los brasinoesteroides, semejantes químicamente a las hormonas sexuales de los animales, inducen el alargamiento y la división celular. El ácido abscísico mantiene la dormancia en las semillas. El etileno controla la maduración del fruto.
- Biología de los sistemas e interacciones hormonales (pp. 801-802). Las interacciones entre las hormonas y sus vías de transducción de señales hacen difícil predecir qué efecto tendrá una manipulación genética en una planta. La biología de los sistemas busca un entendimiento exhaustivo de las plantas que permitirá realizar modelos exitosos de las funciones vegetales.

Concepto 39-3

Las respuestas a la luz son fundamentales para la vida de las plantas

Fotorreceptores de luz azul (pp. 802-803). Varios fotorreceptores de luz azul controlan el alargamiento del hipocótilo, la apertura de los estomas y el fototropismo.

- Fitocromos como fotorreceptores (pp. 803-804). Los fitocromos existen en dos estados fotorreversibles, y la conversión de F_r en F_{rl} desencadena varias respuestas de desarrollo.
- Relojes biológicos y ritmos circadianos (pp. 804-805). Los ritmos circadianos de curso libre tienen una duración aproximada de 24 horas, pero están ajustados a 24 horas con exactitud por el ciclo del día y la noche.
- El efecto de la luz sobre el reloj biológico (p. 805) La conversión del fitocromo indica el amanecer y la puesta del sol, proporcionandola al reloj una señal ambiental.
- ► Fotoperiodicidad y respuesta a las estaciones (pp. 806-807). Algunos procesos del desarrollo, incluyendo la floración de muchas especies vegetales, requieren un fotoperíodo determinado. Por ejemplo, una duración crítica de la noche establece un mínimo (en las plantas de días cortos) o un máximo (en las plantas de días largos) de horas de oscuridad necesarias para florecer.



Las plantas responden a una gran variedad de estímulos además de la luz

- Gravedad (pp. 808-809). La respuesta a la gravedad se conoce como geotiopismo. Las raíces presentan geotropismo positivo y los tallos tienen geotropismo negativo. Algunos plástidos especializados, denominados estatolitos, permiten a las plantas la detección de la gravedad.
- Estímulos mecánicos (pp. 809-810). El crecimiento en respuesta al contacto se llama tigmotropismo. Los movimientos rápidos de la hoja son transmisiones de impulsos eléctricos denominados potenciales de acción.
- Estrés ambiental (pp. 810-812). Durante la sequía, las plantas responden al déficit de agua reduciendo la transpiración. La destrucción enzimática de las células crea tubos de aire que contribuyen a que las plantas sobrevivan a la deprivación de oxígeno durante las inundaciones. Las plantas responden al estrés salino produciendo solutos tolerados a altas concentraciones, manteniendo el potencial de agua de las células más negativo que el de la solución del suelo. Las proteínas de choque térmico ayudan a las plantas a sobrevivir durante el estrés por calor. La alteración de la composición lipídica de las membranas es una respuesta al estrés por frío.



Las plantas se defienden de los herbívoros y de los patógenos

- Defensas contra los herbívoros (p. 812). Las defensas físicas comprenden las adaptaciones morfológicas como las espinas; las defensas químicas incluyen a los compuestos tóxicos o desagradables y los estímulos transportados por el aire que atraen a los animales que destruyen a los herbívoros.
- Defensas contra los patógenos (pp. 812-815). Un patógeno es avirulento si tiene un gen Avr específico que corresponde a un alelo R particular en la planta huésped. Una respuesta hipersensible contra un patógeno avirulento cierra la infección y mata tanto al patógeno como a las células huésped en la región de la infección. El ácido salicílico es una molécula señal que desencadena una resistencia sistémica adquirida (RSA), respuestas defensivas generalizadas en órganos distantes del sitio original de la infección.

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Autoevaluación

- ¿Cuál de estas hormonas está incorrectamente apareada con su función?
 - a. Auxina-promueve el crecimiento del tallo por medio del alargamiento celular.
 - b. Citocininas-inician la muerte celular programada.
 - c. Giberelinas-estimulan la germinación de la semilla.
 - d. Ácido abscísico-promueve la dormancia de la semilla.
 - e. Etileno-inhibe el alargamiento celular.
- 2. ¿Cuál de los siguientes no es un componente típico de una vía de transducción de señales?
 - a. Producción de más señal.
 - b. Producción de segundos mensajeros como el cGMP.
 - c. Expresión de proteínas específicas.
 - d. Activación de proteincinasas.
 - e. Fosforilación de factores de transcripción.
- 3. Las yemas y brotes se forman muchas veces en muñones de árboles. ¿Cuál de las siguientes hormonas esperaría usted que estimulara su formación?
 - a. Auxina.
 - b. Citocininas.
 - c. Ácido abscísico.
 - d. Etileno.
 - e. Giberelinas.
- 4. ¿Cuál de los siguientes enunciados no es parte de la hipótesis de crecimiento ácido?
 - a. La auxina estimula las bombas de protones en las membranas celulares.
 - El descenso del pH produce la ruptura de los enlaces cruzados entre las microfibrillas de celulosa.
 - c. La trama de la pared se hace más laxa (más plástica).
 - d. Las bombas de protones activadas por la auxina estimulan la división celular en los meristemas.
 - e. La presión de turgencia de la célula excede la presión de contención de la pared celular laxa, y la célula capta agua y se alarga.
- 5. La señal para la floración podría ser liberada antes de lo normal en una planta de día largo expuesta de manera experimental a breves períodos de:
 - a. Luz roja lejana durante la noche.
 - b. Luz roja durante la noche.
 - c. Luz roja seguida de luz roja lejana durante la noche.
 - d. Luz roja lejana durante el día.
 - e. Luz roja durante el día.
- 6. ¿Cómo podría responder una planta ante un estrés por calor muy intenso?
 - a. Orientando sus hojas hacia el sol para incrementar su enfriamiento evaporativo.
 - b. Produciendo etileno, que destruye algunas células de la corteza y crea tubos de aire para la ventilación.
 - c. Produciendo ácido salicílico, que inicia una respuesta de resistencia sistémica adquirida.

- d. Aumentando la proporción de ácidos grasos no saturados en las membranas celulares para reducir su fluidez.
- e. Produciendo proteínas de choque térmico, que pueden proteger a las proteínas de la planta de la desnaturalización.
- 7. Si una planta de días largos tiene una duración crítica de la noche de 9 horas, ¿cuál de los siguientes ciclos de 24 horas impedirá la floración?
 - a. 16 horas de luz / 8 horas de oscuridad.
 - b. 14 horas de luz / 10 horas de oscuridad.
 - c. 15,5 horas de luz / 8,5 horas de oscuridad.
 - d. 4 horas de luz / 8 horas de oscuridad / 4 horas de luz / 8 horas de oscuridad.
 - e. 8 horas de luz / 8 horas de oscuridad / destello de luz / 8 horas de oscuridad.
- 8. La función más probable del ácido salicílico en la resistencia adquirida sistémica de las plantas es:
 - a. Destruir los patógenos de modo directo.
 - Activar las defensas en toda la planta antes de que la infección se disemine.
 - c. Cerrar los estomas, previniendo así la entrada de patógenos.
 - d. Activar las proteínas de choque térmico.
 - e. Sacrificar los tejidos infectados mediante células hidrolizantes.
- 9. La auxina desencadena la acidificación de las paredes celulares que da como resultado un rápido crecimiento, pero también estimula el alargamiento celular sostenido a largo plazo. ¿Qué explica mejor esta respuesta doble de crecimiento?
 - a. La auxina se une a diferentes receptores en diferentes células.
 - b. Diferentes concentraciones de auxina tienen efectos distintos.
 - c. La auxina hace que los segundos mensajeros activen tanto a las bombas de protones como a determinados genes.
 - d. La respuesta doble está provocada por dos auxinas diferentes.
 - e. Otras hormonas antagonistas modifican los efectos de la auxina.
- Si un científico descubre un mutante de Arabidopsis que no almacena almidón en sus plástidos pero que experimenta una inclina-

- ción normal por geotropismo, ¿qué aspecto de nuestro actual conocimiento del geotropismo de las raíces debiera ser revaluado?
- a. El papel de la auxina en el geotropismo.
- b. El papel del calcio en el geotropismo.
- c. El papel de los estatolitos en el geotropismo.
- d. El papel de la luz en el geotropismo.
- e. El papel del crecimiento diferencial en la inclinación por geotropismo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La coevolución se define como las adaptaciones recíprocas entre dos especies, cada una de las cuales se adapta en la forma en que interactúa con la otra. En este contexto de coevolución, escriba un párrafo explicando la relación entre una planta y un patógeno virulento.

Problemas científicos

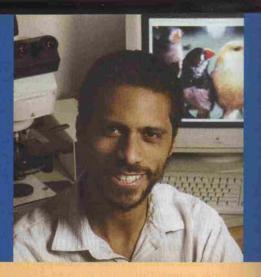
Un biólogo vegetal observó un patrón peculiar en un arbusto tropical atacado por orugas. Después de que una oruga se come una hoja, pasa a través de varias hojas vecinas y ataca a otra hoja ubicada a cierta distancia de la primera. El investigador descubrió que cuando una hoja es atacada, las hojas vecinas comienzan a producir compuestos químicos que espantan a las orugas. La simple eliminación de una hoja no impide que las orugas coman las hojas vecinas. El biólogo sospechó que una hoja dañada envía una señal química a las otras hojas. ¿Cómo podría el investigador probar esta hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

Basándose en lo que ha aprendido en este capítulo, escriba un breve ensayo describiendo por los menos tres ejemplos de cómo se aplica el conocimiento acerca de los sistemas de control de las plantas en agricultura u horticultura.



Forma y función de los animales



UNA ENTREVISTA CON

Erich Jarvis

Erich Jarvis es profesor adjunto en el Centro Médico de la Universidad de Duke, donde enseña neurociencia y estudia el cerebro, utilizando como modelo principal la comunicación vocal de los pinzones cebra y otras aves canoras. Creció en la ciudad de Nueva York, asistió a la Escuela Superior de Artes de Actuación, donde destacó como bailarín. Sin embargo, eligió seguir otro camino y se especializó en biología y matemáticas en el Colegio Hunter y luego obtuvo un Ph.D. en neurobiología molecular y comportamiento animal en la Universidad Rockefeller. El doctor Jarvis ha ganado numerosos premios, incluido la mayor distinción para investigadores jóvenes de la Fundación Nacional de Ciencias, el Premio Alan T. Waterman. Además de la investigación y la docencia, desde hace tiempo, el doctor Jarvis activamente recluta estudiantes jóvenes para la ciencia.

¿Qué aspiraciones y retos educativos encontró en su infancia y adolescencia?

Aunque mis padres estaban separados y a veces faltaba el dinero, tuve mucho apoyo por ambos lados de mi familia y mi madre siempre me estimuló a aspirar a algo grande. La mayor parte de mi familia se dedicaba a las artes escênicas, para continuar con la tradición, me propuse la meta de convertirme en bailarin. Comencé con el ballet y luego me pasé al jazz y la danza moderna. Pero cuando estaba en la escuela superior cambié mi vocación. Me di cuenta de que deseaba producir un mayor impacto positivo en el mundo y pensé que podía lograrlo mejor como científico. Era buen estudiante pero no tenía formación académica sólida. De modo que cuando fui a la Universidad, tomé clases de apoyo y estudié mucho para ponerme al día.

¿Nota alguna conexión entre la danza y la ciencia?

En cuanto a lo que se requiere para conseguir una carrera satisfactoria, en realidad no veo mucha diferencia. Como bailarín se necesita tener disciplina. Es un campo muy difícil, hay mucha competitividad y se debe practicar siempre. Como científico también se necesita disciplina y hay competitividad. En realidad hay más oportunidades en la ciencia, aunque sea muy difícil. ¡La naturaleza no entrega sus secretos sin lucha!

Además de eso, ambos campos requieren creatividad. Para ser artista se debe hacer algo nuevo y hermoso. Es lo mismo en la ciencia: hay que tratar de hacer algo nuevo y creativo. También, en ambos campos, uno debe adaptar su proyecto a lo que se requiere. Hay tanta superposición entre ser un artista y un científico que me sorprende que la gente no lo vea.

¿Por qué le atrajo la biología?

Creo que tiene que ver con mi formación cultural. Como muchos de nosotros en este país; tengo ascendencia mixta, africana, americana nativa y europea. Había algo en la atmósfera cultural de mi familia que parecía conectado de un modo especial con las cosas terrenales, la naturaleza y todo eso. Quizá, por esa razón, me sentí más cómodo con la biología que con la química o la física, que también me gustaban.

¿Comenzó a hacer investigación antes de graduarse?

En el Hunter College realicé varios programas que promovian el acceso de ménores a las carreras de investigación científica. Durante cuatro años trabajé en el laboratorio de Rivka Rudner, que estaba estudiando los genes bacterianos del RNA ribosómico. Me llevó casi un año comenzar a entender algunas cosas pero, luego, el entusiasmo por la investigación de laboratorio se convirtió en pasión. A veces el doctor Rudner me tenía que echar del laboratorio y mandarme a casa a dormir. Pero una vez graduado, publiqué seis artículos.

¿Qué fue lo que le llevó a la neurociencia?

Quedé fascinado con el cerebro humano. Quería saber cómo el cerebro genera el comportamiento, cómo percibe y cómo aprende. Por supuesto, me di cuenta que los neurobiólogos, en general, tienen que trabajar con animales. Cuando asisti a la escuela de graduados, comencé a leer muchos artículos y me decepcioné al enterarme de lo poco que se conocía acerca del comportamiento de los organismos modelo más comunes, como la rata. En ese momento, la neurociencia se componía de anatomía, neurofisiología (el estudio del impulso nervioso y todo eso) y una cantidad creciente de biología molecular, pero muy poco de comportamiento. Pero cuando conocí la emocionante investigación de Fernando Nottebohm con las aves canoras, me uní a su laboratorio.

Lo maravilloso fue que cuando comencé a estudiar el sistema de las aves canoras, había casi 40 años de investigación sobre la ecología y el comportamiento natural de estos animales. Esta investigación era como una caja llena de ideas para estudiar los mecanismos cerebrales del comportamiento de las aves canoras, en particular, su imitación de sonidos. Muy pocos animales tienen la capacidad de imitar lo que oyen, solo las aves canoras, los loros, los colibries, los murciélagos, los delfines y también los seres humanos. Por lo general, el animal imita sonidos de su propia especie, aunque algunas especies imitan a otras e incluso sonidos mecánicos como los de un auto. Fernando Nottebohm identificó casi la totalidad de la vía cerebral, que es responsable de la producción de un sonido aprendido por un ave canora. Quise combinar mi preparación en biología molecular con los descubrimientos del doctor Nottebohm y su conocimiento acerca del comportamiento. Ya en ese entonces, David Clayton, profesor adjunto en el laboratorio, estaba utilizando la biología molecular, por lo que me fascinó la idea de dilucidar la genética molecular del comportamiento imitativo en las aves

¿Cómo podrían estar conectados los genes con este tipo de comportamiento?

Después de años de trabajo en este asunto he comenzado a creer ahora que lo que produce un aprendiz vocal son los genes que controlan los circuitos cerebrales que los conectan con los músculos vocales. Y, además de estudiar cómo los genes regulan el comportamien-

to, ¡también estamos estudiando cómo el comportamiento regula los genes! El hecho de producir sonidos aprendidos causa enormes cambios a corto plazo en la expresión génica en ciertas áreas cerebrales. Muchos de los genes implicados codifican factores de transcripción, que regulan la expresión de una variedad de otros genes. Cuando un ave canora está cantando, observamos que la cantidad de mRNA y proteínas específicas aumenta hasta 60 veces en estas áreas cerebrales.

Creemos que esto sucede en la mayoría de los comportamientos animales, aunque no conocemos el circuito completo en otros casos, como el acto de caminar, por ejemplo. Pero en las aves canoras podemos estudiar cada grupo de neuronas que participan en la vía del canto y de qué manera se regulan sus genes.

De modo que ahora estamos intentando encontrar las relaciones entre los cambios rápidos en la expresión génica en el cerebro como resultado del acto de cantar, los impulsos eléctricos que atraviesan los circuitos neuronales para regular tanto a estos genes como al comportamiento, y el comportamiento en sí mismo. Para hacer esto, debemos medir la síntesis de mRNA y proteínas de ciertas células cerebrales y registrar los impulsos eléctricos que proceden de esas mismas células, ambos durante el comportamiento.

¿Cómo hace estas cosas?

Para detectar los impulsos eléctricos implantamos microelectrodos del grosor de un cabello en diferentes áreas cerebrales de un ave canora, por lo general, un pinzón cebra. Los alambres están conectados a lo que se llama un conmutador, un mecanismo originalmente empleado en los helicópteros. Esto permite que el ave vuele en la jaula sin quedarse enredada en los alambres. Puede cantar y comunicarse con otras aves mientras registramos los impulsos eléctricos.

Para averiguar qué genes se expresan en las células nerviosas que se activan, utilizamos micromatrices de DNA (véase la figura 20-14). En esta parte de nuestro trabajo secuenciamos el "transcriptoma" del cerebro del pinzón cebra, el DNA correspondiente a todos los mRNA diferentes sintetizados en el tejido cerebral. El objetivo es lograr colocar todos los genes expresados en el cerebro de un ave canora en las micromatrices. Esto permitirá identificar qué genes participan en un comportamiento determinado.

Usted también ha estudiado a las aves en estado salvaje. ¿Por qué?

Quería averiguar si la expresión génica inducida por el canto que encontramos en el laboratorio se producia en el mundo real. De modo que con mi colega Claudio Mello visité las zonas donde viven las aves, viajando en una furgoneta cargada con equipo de laboratorio y también con hielo seco. Para atraer a las aves salvajes, tocamos canciones grabadas, lo que provocaba que los machos de las cercanías cantaran de forma alocada. Después de casi media hora, cuando los productos de la expresión génica deberian haberse acumulado en el cerebro, los capturamos con una red. Luego llevamos los animales al laboratorio y encontramos una intensa expresión génica inducida por el canto. Pero, lo más interesante, fue que también encontramos fenómenos que no habíamos visto en el laboratorio: algunas regiones cerebrales mostraban patrones diferentes de expresión génica que, como más tarde descubri, dependian del contexto social en el que habían estado cantando las aves, a otro macho, a una hembra o a algo más. Y esto fue una evidencia de patrones de actividad dependientes del contexto en áreas del cerebro similares a las de otros animales, como los monos. Pensamos que existe una vía cerebral dependiente del contexto que se utiliza para la vocalización, el lenguaje y otras conductas cognitivas aprendidas.

Procuramos considerar lo que estudiamos de una manera integral... Éste es el modo en el que enfoco la ciencia: si me dedico a estudiar cómo funciona algo, tengo que examinar todos sus aspectos. Por este motivo, animo a la gente a mirar las cosas con una perspectiva amplia.



En su trabajo usted combina muchas áreas de estudio

Sí, y además de biología molecular, anatomía, electrofisiología y comportamiento, estamos haciendo gran uso de la bioinformática, que incluya a las matemáticas y a la informática. Los biólogos utilizan habitualmente el ordenador para analizar los datos de la expresión génica en micromatrices de DNA, pero nosotros también incluimos en los análisis por ordenador información acerca de la conectividad anatómica, datos de comportamiento a partir de sonogramas de canciones y patrones de impulsos neurales. Nuestro programa de informática para el algoritmo de inferencia nos ayuda a identificar relaciones causales y además propone modelos que podemos probar de manera experimental.

Procuramos considerar lo que estudiamos de una manera integral, no solo como un patrón de genes regulados o una combinación de circuitos neurales. Éste es el modo en el que enfoco la ciencia: si me dedico a estudiar cómo funciona algo, tengo que examinar todos sus aspectos. Por este motivo, animo a la gente a mirar las cosas con una perspectiva amplia. Quizá ésta sea la única manera de alcanzar el objetivo final de comprender cómo el cerebro genera el lenguaje y el idioma.

¿Es posible obtener beneficios médicos de esta investigación?

Uno de nuestros proyectos se relaciona con la enfermedad de Parkinson, que es causada por la degeneración de las neuronas de ciertas partes del cerebro. Nosotros estudiamos a las aves con defectos similares. El área del cerebro de las aves canoras que funciona de manera distinta en contextos sociales diferentes es la misma área afectada por la enfermedad de Parkinson en los seres humanos y vemos algunas similitudes en el comportamiento vocal asociado con este área. Por ejemplo, las personas con esta enfermedad a menudo tartamudean y, cuando este área cerebral del ave sufre una lesión, el ave afectada, a veces, también lo hace. De modo que pensamos que podríamos emplear a estas aves para estudiar los trastornos del lenguaje.

¿Cuál es su consejo para los estudiantes interesados en biología?

Es importante para los estudiantes, en especial, para aquellos que proceden de un medio desfavorable, saber que la investigación biológica puede ser una carrera muy gratificante, si se tiene pasión por ella. Al igual que un artista, el investigador tiene que sentir que su trabajo es, sobre todo interesante. Deducir cómo trabaja la naturaleza no es una tarea fácil; hay muchas frustraciones. Pero en el terreno intelectual, puede ser una de las carreras más estimulantes y gratificantes.

Principios básicos de la forma y la función de los animales



▲ Fig. 40-1. Una mariposa esfinge alimentándose con el néctar de una orquídea.

Conceptos clave

- **40-1** Las leyes físicas y las condiciones ambientales restringen la forma y el tamaño de los animales
- 40-2 La forma y la función de los animales se correlacionan en todos los niveles de organización
- **40-3** Los animales utilizan la energía química de los alimentos para mantener la forma y la función
- 40-4 Muchos animales regulan su medio interno dentro de límites relativamente estrechos
- **40-5** La termorregulación contribuye a la homeostasis y afecta a la anatomía, a la fisiología y al comportamiento

Panorama general

Formas diversas, desafíos comunes

os animales habitan en casi todos los rincones de la biosfera. A pesar de la asombrosa diversidad de hábitats, forma y función, todos los animales deben resolver un conjunto de problemas comunes: animales tan diferentes como las hidras, el pez hipogloso y los seres humanos deben obtener oxígeno, nutrirse, excretar los productos de desecho y moverse. ¿Cómo hacen los animales con diferente historia evolutiva y complejidad variada para resolver estos desafíos de la vida? A medida que exploremos este asunto en la Unidad 7 usted advertirá el tema recurrente de la selección natural y la adaptación.

Este capítulo introduce la unidad, presentando algunos conceptos unificadores que se aplican en todo el reino animal. Por ejemplo, el estudio comparativo de los animales revela que la forma y la función están estrechamente correlacionadas. Considere la probóscide larga y fina, similar a una lengua de la mariposa esfinge (*Xanthopan morgani*) de la **figura 40-1**. La probóscide extendida es una adaptación estructural para la alimentación y sirve como pajita a través de la cual la mariposa puede sorber el

néctar de la profundidad de las flores con forma de tubo. El análisis de una estructura biológica, como la probóscide de la mariposa esfinge, nos da la clave acerca de lo que hace y cómo funciona. La anatomía es el estudio de la estructura de un organismo; la fisiología es el estudio de las funciones que realiza un organismo. La selección natural puede ajustar la estructura a la función por medio de la selección, durante muchas generaciones, de lo que mejor funciona entre las variaciones disponibles en una población.

Una mariposa esfinge alimentándose también nos muestra las necesidades de combustible en forma de energía química que tiene un animal. A través de nuestro estudio comparativo de los animales aplicaremos conceptos de bioenergética —cómo obtienen, procesan y emplean sus recursos energéticos los organismos— como tema adicional. Un modo de utilizar los recursos energéticos del animal es regular su medio interno. En este capítulo comenzaremos a explorar el concepto de homeostasis utilizando el ejemplo de la regulación de la temperatura corporal.

Concepto 40-1

Las leyes físicas y las condiciones ambientales restringen la forma y el tamaño de los animales

La forma y el tamaño de un animal, características que los biólogos llaman "planes o diseños corporales", son aspectos fundamentales de la forma y la función que afectan significativamente a la manera en la que un animal interactúa con su ambiente. Al utilizar aquí los términos plan y diseño no queremos decir que las formas del cuerpo de un animal son producto de una invención consciente. El plan corporal de un animal es el resultado de un patrón de desarrollo programado por el genoma, que, en sí mismo, es el producto de millones de años de evolución. Y las posibilidades no son infinitas, las leyes físicas y la necesidad de intercambiar materiales con el ambiente plantean ciertos límites en el espectro de formas animales.

Leyes físicas y forma de los animales

Imagínese a una serpiente alada de varios metros de longitud y de cientos de kilos de peso volando por los aires. Afortunadamente, nunca experimentará esa horrible visión fuera de una película. Los requerimientos físicos restringen lo que la selección natural puede "inventar", incluido el tamaño y el aspecto de los animales voladores. Un animal con el tamaño y la apariencia del dragón mitológico no podría generar suficiente fuerza de ascenso con sus alas como para despegar del suelo. Éste es un ejemplo de cómo las leyes físicas —en este caso, la física del vuelo— limitan la evolución de la forma de un organismo.

Considere otro ejemplo: las leyes de la hidrodinámica restringen las formas posibles de los animales acuáticos que nadan a gran velocidad. El agua es mil veces más densa que el aire; por eso, cualquier resistencia sobre la superficie corporal detendría aun más a un nadador que a un corredor o a un volador. El atún y otros peces de aletas radiadas pueden nadar a velocidades mayores de 80 km/h. Los tiburones, pingüinos (aves) y mamíferos acuáticos, como delfines, focas y ballenas, también son nadadores rápidos. Todos estos animales tienen la misma forma corpo-

(a) Atún (b) Tiburón (c) Pingüino (d) Delfin

(e) Foca

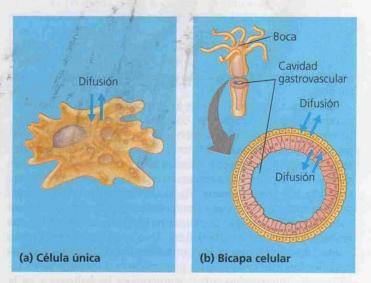
▲ Fig. 40-2. Convergencia evolutiva en nadadores rápidos.

ral hidrodinámica: una apariencia fusiforme; esto es, cónica en ambos extremos (fig. 40-2). El hecho de que estos nadadores rápidos tengan apariencias similares es un ejemplo de evolución convergente (véase el capítulo 25). La convergencia se produce porque la selección natural produce adaptaciones similares cuando los diversos organismos se enfrentan con el mismo reto ambiental, como la resistencia del agua para nadar rápidamente.

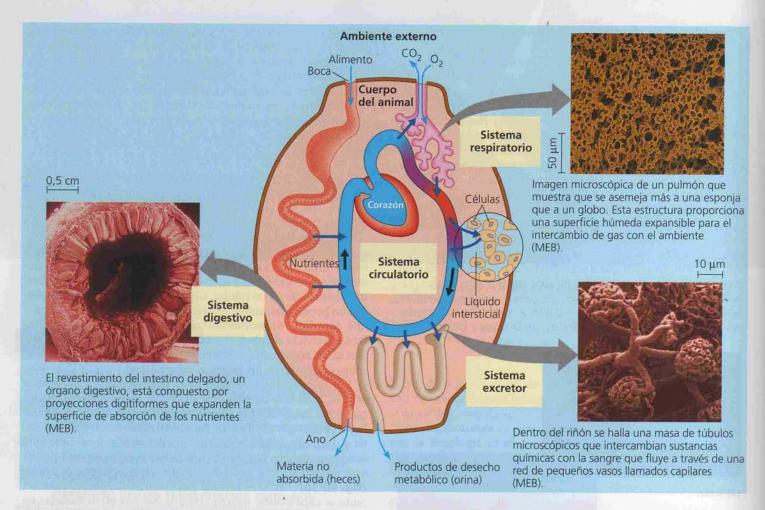
Intercambio con el ambiente

La apariencia y el tamaño de un animal tienen un efecto directo sobre el modo en que el animal intercambia energía y materiales con su ambiente. El plan corporal de un animal debe permitir que todas sus células vivas estén rodeadas de un medio acuoso, requerimiento necesario para mantener la integridad líquida de las membranas plasmáticas. El intercambio con el ambiente se produce a medida que las sustancias disueltas en el medio acuoso se difunden y se transportan a través de las membranas plasmáticas de las células. Como se muestra en la **figura 40-3a**, un protista fotosintético unicelular, que vive en el agua tiene una superficie de membrana plasmática suficiente como para prestar servicio al volumen total de su citoplasma (de este modo, la relación superficie a volumen es una de las restricciones físicas sobre el tamaño de los protistas unicelulares).

Los animales multicelulares están compuestos por numerosas células, cada una de ellas con su propia membrana plasmática que actúa como una plataforma de carga y descarga para un volumen escaso de citoplasma. Pero esta organización solo funciona si todas las células del animal tienen acceso a un ambiente acuoso apropiado. Una hidra, que tiene un plan corporal similar a un saco, tiene una pared de solo dos capas celulares de grosor (fig. 40-3b). Como su cavidad gastrovascular se abre al exterior, tanto la capa celular interna como la externa están bañadas en agua. Otro diseño que maximiza la exposición al medio circundante es una forma corporal plana. Por ejemplo, una tenia puede tener varios metros de largo pero, debido a que es muy delgada, la mayoría de sus células están bañadas por el líquido intes-



▲ Fig. 40-3. Contacto con el medio ambiente. (a) En un protista unicelular, como esta ameba, toda la superficie está en contacto con el medio ambiente. (b) El cuerpo de una hidra consta de dos capas celulares. Como el medio acuoso puede circular por dentro y por fuera de la boca de la hidra, virtualmente todas sus células están en contacto directo con el ambiente e intercambian materiales con él.



▲ Fig. 40-4. Superficies de intercambio interno de los animales complejos. Este animal esquemático ilustra la logística del intercambio químico con el medio ambiente de un mamífero. La mayoría de los animales tiene superficies que están especializadas para el intercambio de ciertas sustancias químicas con el entorno. Estas superficies de intercambio por lo general son internas, pero están conectadas con el medio ambiente a través de aberturas en la superficie del cuerpo (la boca, por ejemplo). Las superficies de intercambio están ramificadas de manera fina o plegadas, lo que les otorga un área muy amplia. Los sistemas respiratorio, excretor y digestivo poseen estas superficies de intercambio. Las sustancias químicas transportadas a través de ellas son llevadas por todo el cuerpo por medio del sistema circulatorio.

tinal de su huésped vertebrado, que constituye su fuente de nutrientes.

Las formas planas y los sacos de dos capas son diseños que exponen una gran superficie al contacto con el medio ambiente, pero estas formas simples no permiten que haya demasiada complejidad en la organización interna. La mayoría de los animales son más complejos y están constituidos por masas compactas de células; sus superficies externas son más bien pequeñas en comparación con sus volúmenes. A modo de comparación, la proporción superficie-volumen de una ballena es cientos de miles de veces más pequeña que la de una pulga de agua (*Daphnia*); sin embargo, cada célula de la ballena debe estar bañada en líquido y tener acceso al oxígeno, los nutrientes y otros recursos. Las superficies internas con extensos plegamientos o ramificaciones facilitan este intercambio con el ambiente en las ballenas y en la mayoría de los animales (fig. 40-4).

A pesar de los grandes retos del intercambio con el medio ambiente, las formas corporales complejas proporcionan beneficios diversos. Por ejemplo, una cubierta externa especializada puede proteger contra los depredadores; los músculos grandes pueden permitir el movimiento rápido y los órganos digestivos internos pueden degradar el alimento de manera gradual, controlando la liberación de la energía almacenada. Y debido a que el ambiente inmediato de las células es el líquido corporal interno, los sistemas orgánicos de los animales pueden controlar la composición de esta solución, permitiendo al animal mantener un medio interno relativamente estable mientras vive en un medio ambiente externo variable. Una forma corporal compleja es muy conveniente para los animales que viven sobre la tierra, donde el ambiente externo puede ser muy variable.

Evaluación de conceptos



 ¿De qué modo contribuye una superficie grande a las funciones del intestino delgado, los pulmones y los riñones?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

La forma y la función de los animales se correlacionan en todos los niveles de organización

Como todos los seres vivos, los animales muestran niveles jerárquicos de organización, cada uno de ellos con propiedades características (véase el capítulo 1). Los animales, en su mayoría, están compuestos por células especializadas organizadas en tejidos que tienen funciones diferentes. Los tejidos se encuentran combinados en unidades funcionales llamadas órganos y los grupos de órganos que trabajan juntos forman los sistemas. Por ejemplo, el sistema digestivo se compone de estómago, intestino delgado, intestino grueso y otros órganos, cada uno de ellos compuesto por diferentes clases de tejidos.

Estructura y función tisular

Los **tejidos** son grupos de células con una estructura y función común. Diferentes tipos de tejidos tienen estructuras diferentes apropiadas para sus funciones. Por ejemplo, un tejido se puede mantener unido por una matriz extracelular que recubre a las células (véase la figura 6-29) o entretejerse en una red de fibras. Por eso se denomina *tejido*.

Los tejidos se clasifican en cuatro categorías principales —epitelial, conectivo, muscular y nervioso— como vemos en la **figura 40-5**.

Tejido epitelial

El tejido epitelial, dispuesto en láminas de células estrechamente adheridas entre sí, cubre el exterior del cuerpo y reviste sus órganos y cavidades internas. Las células del tejido epitelial o epitelio están unidas de forma compacta con poco material entre ellas. En muchos epitelios, las células se aseguran con firmeza por medio de uniones estrechas (véase la figura 6-31). Esta disposición le permite al epitelio actuar como barrera contra las lesiones mecánicas, los microorganismos y la pérdida de líquidos. Algunos epitelios, llamados epitelios glandulares, absorben o segregan soluciones químicas. Por ejemplo, el epitelio glandular que reviste la luz (cavidad) de los aparatos digestivo y respiratorio forma una membrana mucosa; segrega mucus que lubrica la superficie y la mantiene húmeda.

Dos criterios para clasificar los epitelios son el número de capas de células y la forma de éstas sobre la superficie expuesta (véase la figura 40-5). Un **epitelio simple** tiene una sola capa de células, mientras que un **epitelio estratificado** tiene múltiples capas de células. Un epitelio "pseudoestratificado" tiene una sola capa, pero aparenta ser estratificado porque sus células varían en longitud. La forma de las células en la superficie puede ser **cuboideo** (en forma de dado), **cilíndrica** (en forma de ladrillos apilados) o **escamosa** (en forma de teja).

Tejido conectivo

La función principal del **tejido conectivo** es unir y sostener otros tejidos. En contraste con los epitelios, que tienen sus células estrechamente empaquetadas, los tejidos conectivos tienen una población de células dispersas a través de la matriz extracelular. Por lo

general, la matriz consta de una red de fibras embebidas en una base uniforme, que puede ser líquida, gelatinosa o sólida. En la mayoría de los casos, las sustancias que conforman la matriz son segre-

gadas por las células del tejido conectivo.

Las fibras del tejido conectivo, constituidas por proteínas, son de tres clases: colágenas, elásticas y reticulares. Las fibras colágenas están formadas por la proteína colágeno, quizá la más abundante del reino animal. Estas fibras no son elásticas y no se desgarran con facilidad cuando son traccionadas en sentido longitudinal. Si usted pellizca y levanta la piel del dorso de su mano, es sobre todo el colágeno, el que evita que la carne se separe del hueso. Las fibras elásticas son hebras largas compuestas por una proteína llamada elastina. Estas fibras dan al tejido una cualidad elástica que se complementa con la fuerza no elástica de las fibras colágenas. Cuando suelta la piel del dorso de su mano, las fibras elásticas recobran su forma original. Las fibras reticulares son muy delgadas y ramificadas. Compuestas de colágeno y en continuidad con las fibras colágenas, forman una trama densa que une el tejido conectivo a los tejidos adyacentes.

Los tipos principales del tejido conectivo en los vertebrados son el tejido conectivo laxo, el adiposo, el fibroso, el cartílago, el hueso y la sangre (véase la figura 40-5). En el tejido conectivo laxo predominan dos tipos celulares: fibroblastos y macrófagos. Los fibroblastos secretan los ingredientes proteicos de las fibras extracelulares. Los macrófagos son células ameboides que circulan por el laberinto de fibras, absorbiendo partículas extrañas y los restos de células muertas mediante fagocitosis (véase el capítulo 6). Más adelante, en esta unidad, aprenderá las funciones específicas de estas células y los diversos tejidos conectivos.

Tejido muscular

El tejido muscular está compuesto por células largas denominadas fibras musculares que tienen la capacidad de contraerse, por lo general, cuando son estimuladas por señales nerviosas. Ordenadas en paralelo dentro del citoplasma de las fibras musculares se encuentra un gran número de unidades contráctiles denominadas miofibrillas, compuestas por las proteínas actina y miosina (se describe más profundamente la contracción muscular en el capítulo 49). El músculo es el tejido más abundante en la mayoría de los animales y la contracción muscular representa la mayor parte del trabajo con gasto de energía de la célula en un animal activo. En el cuerpo de los vertebrados hay tres tipos de tejido muscular: el músculo esquelético, el músculo cardíaco y el músculo liso (véase la figura 40-5).

Tejido nervioso

El **tejido nervioso** percibe los estímulos y transmite señales en forma de impulsos nerviosos de una parte del animal a otra. La unidad funcional del tejido nervioso es la neurona, o célula nerviosa, que está especializada solo para transmitir los impulsos nerviosos, como explicaremos con detalle en el capítulo 48. En muchos animales, el tejido nervioso está concentrado en el encéfalo, que actúa como el centro de control que coordina muchas de las actividades del animal.

Órganos y sistemas

En todos los animales, excepto en los más simples (esponjas y algunos corales), los diferentes tejidos están organizados en órganos. En algunos órganos, los tejidos están dispuestos en capas. Por ejemplo, el estómago de los vertebrados tiene cuatro capas

Exploración de la estructura y función de los tejidos animales

TEJIDO EPITELIAL

Los epitelios cilíndricos, que poseen células con volúmenes citoplasmáticos relativamente grandes, generalmente están localizados donde la secreción o la absorción activa de sustancias son funciones importantes.

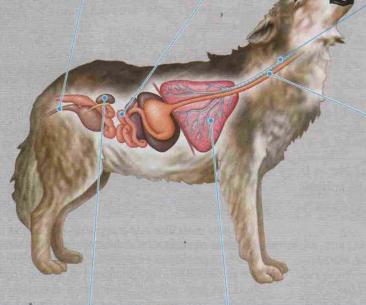


Un epitelio cilíndrico estratificado reviste la superficie interna de la uretra, el conducto a través del cual la orina sale del cuerpo.

Un epitelio cilíndrico simple reviste los intestinos. Este epitelio segrega jugos digestivos y



Un epitelio cilindrico ciliado seudoestratificado forma una membrana mucosa que recubre las vias respiratorias de muchos vertebrados. El movimiento de los cilios desplaza la película de moco a lo largo de la superficie. El epitelio ciliado de las vías respiratorias ayuda a mantener limpios los pulmones atrapando el polvo y otras particulas y barriendolas hacia la tráquea.



Los epitelios cúbicos, con células especializadas para la secreción, componen los epitelios de los túbulos renales y de muchas glándulas, incluidas las glándulas tiroides y salivares. Los epitelios

res. Los epitelios glandulares que revisten los túbulos en la glándula tiroides segregan una hormona que regula la tasa de consumo del combustible del cuerpo.

Los epitelios escamosos simples, que son delgados y permeables, actúan en el intercambio de material por difusión. Estos epitelios revisten los vasos sanguíneos y los sacos de aire de los pulmones, donde la difusión de nutrientes y gases es fundamental

Los epitelios escamosos estratificados se regeneran con rapidez mediante la división celular que se produce cerca de la membrana basal (véase más abajo). Las células nuevas son empujadas hacia la superficie libre como reemplazo de las células que se desprenden de forma continua. Este tipo de epitelio se encuentra con frecuencia sobre las superficies sometidas a abrasión, como la piel exterior y

esófago, ano y vagina.
La organización de
este tipo de tejido
asegura que la abrasión afecte a las células
más antiguas (externas), mientras
protege a los tejidos subyacentes.



Membrana basal

Las células basales de la capa epitelial están adheridas a una membrana basal, una capa densa de matriz extracelular. La superficie libre del epitelio está expuesta al aire o al líquido.

40 µm

TEJIDO CONECTIVO

El tejido conectivo más difundido en el cuerpo de los vertebrados es el tejido conectivo laxo que une a los epitelios con los tejidos subyacentes y actúa como "material de empaquetamiento", manteniendo a los organos en su lugar. El tejido conectivo laxo toma

Fibra colágena
Fibra elástica

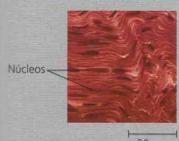
su nombre de la laxitud con la que están entrelazadas sus fibras, que incluyen los tres tipos: colágenas, elásticas y reticulares. Los fibroblastos y los macrófagos se encuentran diseminados en la malla fibrosa. El cartilago tiene abundantes fibras de colágeno embebidas en una matriz elástica compuesta por un complejo de proteína-carbohidrato denominado condroitin-sulfato. El condroitin-sulfato y el colágeno se segregan por las células llamadas condrocitos. El complejo de fibras colágenas y condroitin-sulfato hace del cartilago un material de sostén fuer-

Condrocitos

Condroitínsulfato

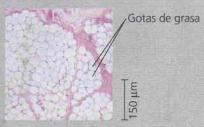
te pero también flexible. Muchos vertebrados tienen esqueletos cartilaginosos durante su etapa embrionaria, pero la mayor parte del cartilago es sustituido por hueso a medida que el embrión madura. Sin embargo, en ciertas localizaciones el cartilago se mantiene, como en los discos que actúan como almohadillas entre las vértebras y los casquetes en los extremos de algunos huesos. La flexibilidad de estas estructuras les permite absorber un impacto físico considerable sin romperse.

El tejido conectivo fibroso es denso debido al gran número de fibras colágenas. Las fibras están organizadas en haces paralelos, una disposición que maximiza la fuerza no elástica. El tejido conectivo fibroso se encuentra en los tendones, que unen los músculos a los huesos y en los ligamentos, que unen los huesos en las articulaciones.



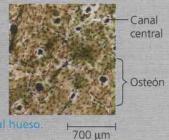
30 µm

El tejido adiposo es una forma especializada de tejido conectivo laxo que almacena grasa en las células adiposas distribuidas a lo largo de su matriz. El tejido adiposo rellena y aisla el cuerpo y almacena combustible como moléculas de grasa (véase la figura 4-6). Cada célula adiposa contiene una gota grande de grasa que se expande cuando se almacena grasa y se encoge cuando el cuerpo la utiliza como combustible.



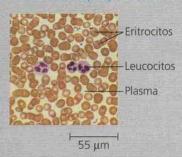
El esqueleto que sostiene el cuerpo de la mayoria de los vertebrados está compuesto de hueso, un tejido conectivo mineralizado. Las células formadoras de hueso, llamadas osteoblastos depositan una matriz de colágeno. Los iones calcio, magnesio y fosfato se combinan y se endurecen dentro de la matriz en el mineral hidroniapatita. La combinación del material duro y el colágeno flexible hacen al hueso más resistente que el cartilago sin volverlo quebra-

dizo, una caracteristica importante para sostener el cuerpo. La estructura microscópica del hueso duro de los mamíferos se compone de unidades repetidas llamadas osteones (o sistemas Haversianos). Cada osteón tiene capas concéntricas de matriz mineralizada que se deposita alrededor de un canal central que contiene vasos sanguineos y nervios que abastecen al hueso



Si bien la sangre actúa de manera diferente a los demás tejidos conectivos, satisface el criterio de poseer una matriz extracelular extensa. En este caso, la matriz es un líquido llamado plasma, que se compone de agua, sales y una variedad de proteinas disueltas. Suspendidas en el plasma, hay dos clases de células sanguineas, los eritrocitos (glóbulos rojos) y los leucocitos (glóbulos blancos) y unos fragmentos celulares denominados plaquetas. Los eritrocitos

llevan oxígeno; los leucocitos actúan en la defensa contra los virus, lás bacterias y otros invasores y las plaquetas colaboran en la coagulación de la sangre. La matriz líquida permite el transporte rápido de las células sanguineas, los nutrientes y los desechos a través del cuerpo.

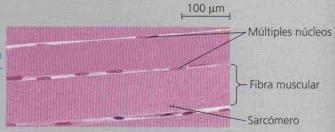


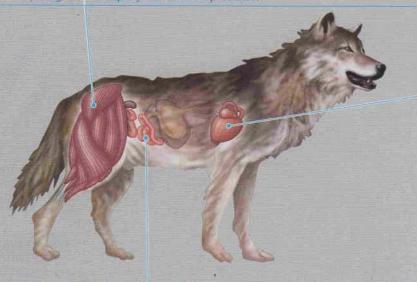
Continúa en la página siguiente

Exploración de la estructura y función de los tejidos animales

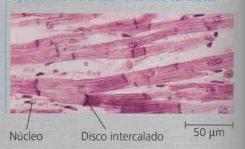
TEJIDO MUSCULAR

Adherido al hueso por medio de los tendones, el músculo esquelético es responsable de los movimientos voluntarios del cuerpo. El músculo esquelético consta de haces de células largas llamadas fibras; cada fibra es un haz de hebras denominadas miofibrillas. La disposición de las unidades contráctiles, o sarcómeros, junto con la longitud de las fibras, le otorga a las células una apariencia rayada (estriada) bajo el microscopio. Por esta razón, también se denomina músculo estriado al músculo esquelético. Los mamíferos adultos tienen un número fijo de células musculares; desarrollar los músculos no incrementa el número de células, sino que agranda las que ya se estaban presentes.



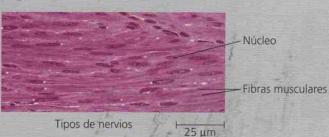


El músculo cardíaco forma la pared contractil del corazón. Es estriado y tiene propiedades contráctiles como el músculo esqueletico. Sin embargo, a diferencia de éste, el músculo cardíaco lleva a cabo una tarea involuntaria: la contracción del corazón. Las fibras del músculo cardíaco se ramifican e interconectan a través de discos intercalados que llevan señales de una a otra célula y ayudan a sincronizar el latido cardíaco.



El músculo liso, llamado así porque carece de estrías, se encuentra en las paredes del tracto digestivo, la vejiga, las arterias y otros órganos internos. Las células tienen

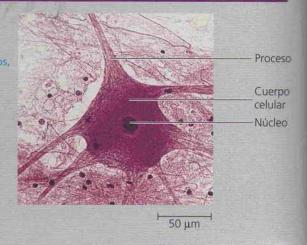
forma de huso. Se contraen más lentamente que el músculo esquelético pero pueden permanecer contraidas durante más tiempo. Los músculos lisos son responsables de las actividades involuntarias del cuerpo, como el movimiento del estómago o la constricción de las arterias, y son constrolados por diferentes a los que controlan los músculos esqueléticos.



TEJIDO NERVIOSO



Las células nerviosas (neuronas) son las unidades básicas del sistema nervioso. Una neurona se compone de un cuerpo celular y una o dos extensiones o procesos, llamados dendritas o axones que en algunas neuronas pueden medir hasta un metro en algunos animales. Las dendritas transmiten impulsos desde sus extremos hacia el resto de la neurona. Los axones transmiten impulsos hacia otra neurona o hacia un efector, es decir, una estructura como una célula muscular que lleva a cabo una respuesta del cuerpo. Los axones largos de algunas neuronas motoras facilitan las respuestas rápidas de los



Sistema/aparato	Componentes principales	Funciones principales	
Digestivo	Boca, faringe, esófago, estómago, intestino, hígado, páncreas, ano	Procesamiento del alimento (ingestión, digestión, absorción, eliminación)	
Circulatorio	Corazón, vasos sanguíneos, sangre	Distribución interna de los materiales	
Respiratorio	Pulmones, tráquea, otros conductos respiratorios	Intercambio gaseoso (captación de oxígeno, eliminación del dióxido de carbono)	
Immunitario y linfático	Médula ósea, ganglios y vasos linfáticos, timo, bazo, leucocítos	Defensa del cuerpo (lucha contra las infecciones y el cáncer)	
Excretor	Riñones, uréteres, vejiga urinaria, uretra	Eliminación de residuos metabólicos; regulación del equili- brio osmótico de la sangre	
Endocrino	Hipófisis, tiroides, páncreas, otras glándulas secretoras de hormonas	Coordinación de las actividades del cuerpo (como digestión y metabolismo)	
Reproductivo	Ovarios, testículos y órganos asociados	Reproducción	
Nervioso	Cerebro, médula espinal, nervios, órganos sensoriales	Coordinación de las actividades del cuerpo; detección de es- tímulos y formulación de respuestas a ellos	
Tegumentario	Piel y derivados (pelos, uñas, glándulas de la piel)	Protección contra las lesiones mecánicas, las infecciones y la desecación; termorregulación	
Esquelético	Esqueleto (huesos, tendones, ligamentos, cartílago)	Sostén del cuerpo, protección de los órganos internos, movi- miento	
Muscular	Músculos esqueléticos	Movimiento, locomoción	

principales **(fig. 40-6)**. Un epitelio grueso reviste la luz y segrega mucus y jugos digestivos en su interior. Por fuerà de éste existe una zona de tejido conectivo, rodeada por una gruesa capa de tejido muscular. Además, otra capa de tejido conectivo recubre el estómago en su totalidad.

Luz del estómago



0,2 mm

Mucosa. La capa mucosa es una capa epitelial que reviste la luz.

Submucosa. La submucosa es una matriz de tejido conectivo que contiene vasos sanguíneos y nervios.

Muscular. La capa muscular consta sobre todo de tejido muscular liso.

Serosa. Por fuera de la capa muscular está la serosa, una capa delgada de tejido conectivo y epitelial.

▲ Fig. 40-6. Capas de tejido del estómago, un órgano digestivo. La pared del estómago y otros órganos tubulares del aparato digestivo tienen cuatro capas principales de tejido (MEB).

Muchos órganos de los vertebrados se hallan suspendidos dentro de cavidades corporales llenas de líquido por medio de láminas de tejido conectivo llamadas **mesenterios**. Los mamíferos tienen una **cavidad torácica** que contiene los pulmones y el corazón, y que se encuentra separada de la **cavidad abdominal** inferior por una capa muscular llamada diafragma.

Representando un nivel de organización superior que los órganos, los **sistemas de órganos** llevan a cabo las funciones corporales más importantes de la mayoría de los animales **(cuadro 40-1)**. Cada sistema consta de varios órganos y tiene funciones específicas, pero se deben coordinar los esfuerzos de todos los sistemas para la supervivencia del animal. Por ejemplo, los nutrientes absorbidos por el tubo digestivo se distribuyen por todo el cuerpo mediante el sistema circulatorio. Pero el corazón, que bombea sangre a través del aparato circulatorio, depende de los nutrientes absorbidos por el tubo digestivo, como así también del oxígeno (O_2) obtenido por el sistema respiratorio. Cualquier organismo, ya sea unicelular o un conjunto de sistemas de órganos, es un ser viviente coordinado que es mucho más que la suma de sus partes.

Evaluación de conceptos



- 1. Describa por qué el tejido epitelial que reviste la luz del estómago es apropiado para su función.
- Sugiera por qué una enfermedad que daña el tejido conectivo es probable que amenace a la mayoría de los órganos del cuerpo.
- 3. ¿Por qué el tejido muscular y el nervioso dependen el uno del otro?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 40-3

Los animales utilizan la energía química de los alimentos para mantener la forma y la función

Todos los organismos requieren energía química para el crecimiento, la reparación, los procesos fisiológicos (incluido el movimiento en el caso de los animales), la regulación y la reproducción. Como explicamos en capítulos anteriores, los organismos se pueden clasificar por la forma en que obtienen esta energía. Los autótrofos, como las plantas, utilizan la energía lumínica para sintetizar moléculas orgánicas ricas en energía y utilizarlas luego como combustible. Por el contrario, los heterótrofos, como los animales, deben obtener su energía química del alimento, que contiene moléculas orgánicas sintetizadas por otros organismos.

Bioenergética

El flujo de energía a través de un animal –su bioenergéticalimita su comportamiento, su crecimiento y reproducción y determina cuánto alimento necesita. El estudio de la bioenergética de un animal nos dice bastante acerca de sus adaptaciones.

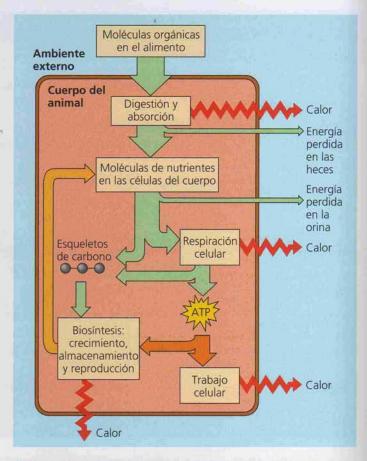
Fuentes y distribución de la energía

Los animales obtienen la energía química a partir del alimento que ingieren. El alimento se digiere por hidrólisis enzimática (véase la figura 5-2b) y las moléculas que contienen energía se absorben por las células del cuerpo. Una vez absorbidas, estas moléculas tienen varios destinos posibles. La mayoría se utiliza para generar ATP por medio de los procesos catabólicos de respiración y de fermentación celular (véase el capítulo 9). La energía química del ATP impulsa el trabajo celular y les permite a éstas, a los órganos y a los sistemas de órganos realizar las distintas funciones que mantienen vivo al animal. Debido a que la producción y la utilización del ATP genera calor, un animal entrega calor al ambiente de forma continua (el equilibrio calórico se comenta con más detalle en otro apartado de este capítulo).

Después de haber satisfecho las necesidades energéticas paramantenerse con vida, las moléculas remanentes obtenidas del alimento se pueden emplear en la biosíntesis, que incluye el crecimiento y la reparación del cuerpo, la síntesis de material de almacenamiento como la grasa y la producción de gametos (fig. 40-7). La biosíntesis requiere tanto esqueletos de carbono para las nuevas estructuras, como ATP para impulsar su ensamblaje. En algunas situaciones pueden degradarse productos biosintéticos (como la grasa corporal) en moléculas de combustible para la producción de más ATP, dependiendo de las necesidades del animal (véase la figura 9-19).

Cuantificación del uso de energía

La comprensión de la bioenergética de los animales depende de la capacidad para cuantificar sus necesidades energéticas. ¿Qué cantidad del total de la energía que un animal obtiene del alimento necesita únicamente para mantenerse vivo? ¿Cuánta energía se debe gastar para caminar, correr, nadar o volar de un

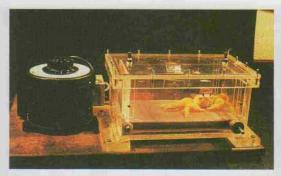


▲ Fig. 40-7. Bioenergética de un animal: panorama general.

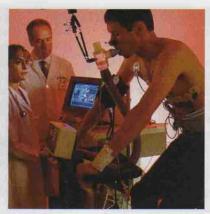
lugar a otro? ¿Qué fracción de la ingesta energética se puede emplear para la reproducción? Los fisiólogos obtienen respuestas a estas cuestiones midiendo las tasas a las cuales los animales utilizan la energía química y cómo modifican estas tasas en diferentes circunstancias.

La cantidad de energía que utiliza un animal en una unidad de tiempo se denomina su tasa metabólica, la suma de todas las reacciones bioquímicas que requieren energía que se producen en un intervalo de tiempo concreto. La energía se mide en calorías (eal) o kilocalorías (kcal) (una kilocaloría equivale a 1 000 calorías. La unidad *Caloría*, con una C mayúscula, como la utilizan muchos nutricionistas, en realidad, es una kilocaloría).

Se puede determinar la tasa metabólica de varias maneras. Como casi toda la energía química empleada en la respiración celular aparece, en definitiva, como calor, se puede medir la tasa metabólica calculando la tasa de pérdida de calor del animal. Para medir la tasa metabólica en los animales pequeños, los investigadores suelen usar un calorímetro, que se compone de una cámara aislada y cerrada equipada con un dispositivo que registra la pérdida de calor del animal. Una manera más indirecta de medir la tasa metabólica es determinar el consumo de oxígeno o la producción de dióxido de carbono por la respiración celular del animal (fig. 40-8). Se puede utilizar la tasa de consumo de alimento y su contenido energético (alrededor de 4,5-5 kcal por gramo de proteína o hidrato de carbono y alrededor de 9 kcal por gramo de grasa) para estimar la tasa metabólica durante períodos largos. Sin embargo, este método debe tener en cuenta la energía almacenada en el alimento que no puede emplear el animal (la energía perdida en las heces y en la orina).



(a) Esta fotografía muestra un cangrejo fantasma en un respirómetro. Se mantiene constante la temperatura en la cámara. El aire fluye a través de ella con una concentración de ${\rm O}_2$ conocida. La tasa metabólica del cangrejo se calcula a partir de la diferencia entre la cantidad de ${\rm O}_2$ entra y sale del respirómetro. El cangrejo se encuentra sobre una cinta que rueda a una velocidad constante a medida que se realizan las mediciones.



(b) Del mismo modo, se controla la tasa metabólica de un hombre que hace ejercicio en una bicicleta fija mediante un aparato para la respiración.

rir mucha más comida por unidad de masa corporal.

Todavía no se conoce la explicación para la relación inversa que existe entre la tasa metabólica y el tamaño. Una hipótesis es que para los endotermos, cuanto más pequeño es el animal, mayor será el costo energético para mantener una temperatura corporal estable. En efecto, cuanto más pequeño es el animal, mayor es la relación superficie-volumen y, por lo tanto, mayor será la pérdida de calor hacia el ambiente (o la obtención de calor a partir de éste). Aunque parece lógica, esta hipótesis no puede ser la explicación completa porque fracasa al explicar la relación inversa entre el metabolismo y el tamaño en los ectotermos, que no utilizan el calor metabólico para mantener la temperatura corporal. Aunque esta relación fue documentada de forma exhaustiva tanto en endotermos como en ectotermos, los investigadores continúan buscando su causas.

▲ Fig. 40-8. Medición de la tasa metabólica.

Estrategias bioenergéticas

La tasa metabólica de un animal está en estrecha relación con su "estrategia" bioenergética. Existen dos estrategias bioenergéticas básicas en los animales. Las aves y los mamíferos son fundamentalmente **endotérmicos**, lo que significa que sus cuerpos se calientan, principalmente, por el calor generado por el metabolismo y su temperatura corporal se mantiene dentro de límites más bien estrechos. La endotermia es una estrategia de alta energía que permite realizar una actividad intensa y prolongada dentro de un intervalo amplio de temperaturas ambientales. En contraste, la mayoría de los peces, los anfibios, los reptiles distintos de las aves y los invertebrados son **ectotérmicos**, lo que significa que obtienen el calor sobre todo de fuentes externas. En otro apartado de este capítulo podrá aprender más sobre las estrategias endotérmicas y ectotérmicas.

Influencias sobre la tasa metabólica

Las tasas metabólicas de los animales están afectadas por muchos factores, además del hecho de ser endotérmico o ectotérmico. Una de las cuestiones más intrigantes (que no se ha respondido durante mucho tiempo) de la biología animal está vinculada con la relación entre el tamaño corporal y la tasa metabólica.

Tasa metabólica y tamaño

A través de la medición de las tasas metabólicas de muchas especies de vertebrados e invertebrados, los fisiólogos demostraron que la cantidad de energía que se requiere para mantener cada gramo de peso corporal está inversamente relacionada con el tamaño del cuerpo. Cada gramo de un ratón, por ejemplo, requiere, aproximadamente, 20 veces más calorías que un gramo de un elefante (aunque por supuesto el elefante en su totalidad, emplea muchas más calorías que el ratón entero). La tasa metabólica más alta de los tejidos de los animales más pequeños exige una tasa de suministro de oxígeno proporcionalmente mayor. En correlación con su tasa metabólica más alta por gramo, el animal más pequeño tiene una tasa respiratoria, un volumen sanguíneo y una frecuencia cardíaca (pulso) mayor y debe inge-

Actividad y tasa metabólica

Cada animal tiene un intervalo de tasas metabólicas. Una tasa mínima proporciona energía suficiente para las funciones básicas que sustentan la vida, como el mantenimiento celular, la respiración y el latido cardíaco. La tasa metabólica de un endotermo en reposo que no se encuentra en desarrollo, tiene el estómago vacío y no experimenta estrés se denomina metabolismo basal (MB). El MB de los seres humanos es de 1 600-1 800 kcal por día en los varones adultos y alrededor de 1 300-1 500 kcal al día en mujeres adultas. Estos MB son casi equivalentes a los requerimientos energéticos de una bombilla de luz de 75 vatios.

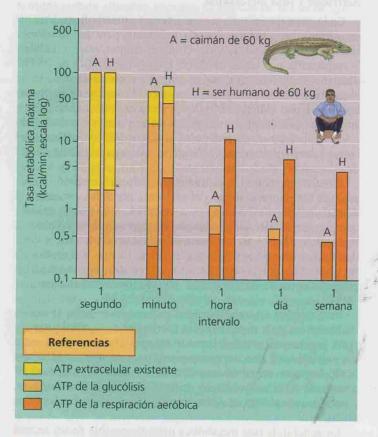
En un ectotermo, la temperatura corporal se modifica de acuerdo con la temperatura del ambiente donde se encuentra el animal y también lo hace su tasa metabólica. A diferencia del MB, que puede ser calculado dentro de un intervalo de temperaturas ambientales, la tasa metabólica mínima de un ectotermo se debe determinar a una temperatura específica. La tasa metabólica de un ectotermo en reposo, no estresado y en ayunas con una temperatura concreta se denomina metabolismo basal estándar (MBE).

Tanto en los ectotermos como en los endotermos, la actividad tiene un gran efecto sobre la tasa metabólica. Cualquier acción, ya sea una persona leyendo tranquilamente o un insecto extendiendo sus alas, consume energía por encima del MB o del MBE. Las tasas metabólicas máximas (las tasas de mayor utilización de ATP) se producen durante las actividades intensas, como levantamiento de pesas, carreras o natación de alta velocidad.

En general, la tasa metabólica máxima posible de un animal se encuentra en relación inversa con la duración de la actividad. La **figura 40-9** contrasta las "estrategias" ectotérmica y endotérmica para sostener la actividad durante intervalos de tiempo diferentes. Tanto un caimán (ectotermo) como un ser humano (endotermo) son capaces de realizar ejercicios muy intensos en esfuerzos breves de un minuto o menos. Durante estos "esfuerzos", el ATP presente en las células musculares y el que se genera por la vía anaeróbica mediante la glucólisis

son suficientes para impulsar la actividad. Ni el ectotermo ni el endotermo pueden sostener sus tasas metabólicas máximas y sus niveles de actividad extrema durante períodos más prolongados de ejercicio, aunque el endotermo tiene una ventaja en estas pruebas de resistencia. La actividad sostenida depende del proceso anaeróbico de la respiración celular para el suministro del ATP y la tasa de respiración de un endotermo es casi 10 veces mayor que la de un ectotermo. Solo unos pocos ectotermos, como las mariposas monarca o el salmón, de hábitos migratorios, son capaces de realizar actividades prolongadas.

Entre los extremos del MB y el MBE y la tasa metabólica máxima, muchos factores influyen en los requerimientos de energía, como la edad, el sexo, el tamaño, las temperaturas corporales y ambientales, la calidad y cantidad de alimento, el nivel de actividad, la disponibilidad de oxígeno y el equilibrio hormonal. La hora del día también afecta. Las aves, los seres humanos y muchos insectos, por lo general, se encuentran activos (y, por lo tanto, tienen sus tasas metabólicas más elevadas) durante las horas de luz. Por el contrario, los murciélagos, los ratones y muchos otros mamíferos, generalmente, están activos y tienen sus tasas metabólicas más altas por la noche o durante las horas del amanecer o del anochecer. Las tasas metabólicas medidas cuando los animales están realizando varias actividades dan una idea mejor



▲ Fig. 40-9. Tasas metabólicas máximas durante períodos diferentes. Las barras comparan a un ectotermo (caimán) con un endotermo (ser humano) con respecto a sus tasas metabólicas potenciales máximas y las fuentes de ATP durante períodos diferentes. El metabolismo basal del ser humano (alrededor de 1,2 kcal/min) es mucho mayor que el metabolismo basal estándar del caimán (alrededor de 0,04 kcal/min). El MB humano más alto contribuye de forma parcial a su capacidad para sostener una tasa metabólica máxima durante un período más prolongado.

de los costes energéticos de la vida diaria. Para la mayoría de los animales terrestres (tanto ectotermos como endotermos), la tasa diaria promedio de consumo de energía es 2 a 4 veces el MB o MBE. Los seres humanos de la mayoría de los países desarrollados tienen una tasa metabólica diaria promedio usualmente baja, de 1,5 vez el MB, que indica que los estilos de vida son más bien sedentarios.

Presupuestos energéticos

Las diferentes especies de animales utilizan la energía y los materiales de los alimentos de modos distintos, dependiendo de su medio ambiente, comportamiento, tamaño y estrategia básica de endotermia o ectotermia. Para muchos animales, la mayor parte del alimento se destina a la producción de ATP y muy poco al crecimiento y a la reproducción. Sin embargo, la cantidad de energía empleada para el MB (o el MBE), la actividad y el control de la temperatura corporal varían de manera considerable entre las especies. Por ejemplo, considere los "presupuestos" energéticos típicos de cuatro vertebrados terrestres: un ratón venado hembra de 25 g, una pitón hembra de 4 kg, un pingüino de Adelia macho de 4 kg y una mujer de 60 kg (fig. 40-10). Supondremos que todos estos animales se reproducen durante el año.

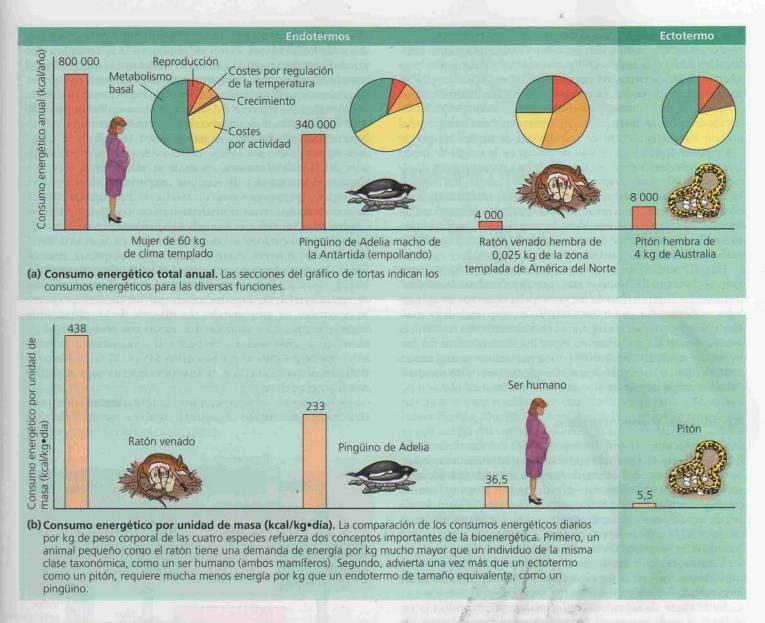
La mujer consume una fracción grande de su presupuesto energético para el MB y muy poco para la actividad y la regulación de la temperatura corporal. La pequeña cantidad de crecimiento, alrededor del 1% de su presupuesto energético anual, es equivalente a agregar 1 kg de grasa corporal o 5-6 kg de otros tejidos. El coste de nueve meses de embarazo y varios meses de lactancia representan solo el 5-8% de los requerimientos energéticos anuales de la madre.

Un pingüino macho gasta una parte mucho mayor de sus necesidades energéticas destinadas a la actividad porque debe nadar para conseguir el alimento. Como se encuentra bien aislado y es bastante grande, tiene costes relativamente bajos para la regulación de la temperatura, a pesar de vivir en el frío ambiente antártico. Sus costes reproductivos, alrededor del 6% de su gasto energético anual, provienen principalmente de incubar sus huevos y traer alimentos para su cría. Los pingüinos, como la mayoría de las aves, no crecen cuando son adultos.

El ratón venado hembra gasta una gran proporción de su presupuesto energético en la regulación de la temperatura. Debido a la elevada relación superficie a volumen que se correlaciona con su tamaño pequeño, los ratones pierden calor corporal rápidamente y deben generar calor metabólico de forma constante para mantener la temperatura corporal. Los ratones venado hembras invierten cerca del 12% de su presupuesto energético en reproducción.

En contraste con estos animales endotérmicos, la pitón ectotérmica no tiene costes por regulación de la temperatura. Como la mayoría de los reptiles, crece continuamente durante toda la vida. En este ejemplo de la figura 40-10, la serpiente añade 750 g de tejido corporal nuevo. También produce alrededor de 650 g de huevos. La estrategia ectotérmica económica de la pitón se comprueba por el muy bajo gasto energético por unidad de masa, que es de solo 1/40 del correspondiente al del pingüino endotérmico de tamaño similar (véase la figura 40-10b).

A lo largo de nuestro estudio de la biología animal encontraremos muchos otros ejemplos de cómo se relaciona la bioenergética con la forma y la función de diversos animales.



▲ Fig. 40-10. Presupuestos energéticos de cuatro animales.

Evaluación de conceptos

- 40-3
- Si un ratón y un lagarto pequeño de la misma masa (ambos en reposo) se colocaran en respirómetros bajo condiciones ambientales idénticas ¿qué animal consumiría oxígeno a mayor velocidad? Justifique su respuesta.
- 2. ¿Por qué los caimanes no son capaces de realizar una actividad intensa durante períodos de más de 1 hora?
- ¿Cuál de los siguientes animales debe ingerir una mayor proporción de su peso en alimento cada día: un gato doméstico o un león africano? Justifique su respuesta

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

Muchos animales regulan su medio interno dentro de límites relativamente estrechos

Hace más de un siglo, el fisiólogo francés Claude Bernard hizo una distinción entre el ambiente externo que rodea a un animal y el ambiente interno en el que viven las células de ese animal. El medio interno de los vertebrados se denomina **líquido** intersticial (véase la figura 40-4). Este líquido llena los espacios entre las células de los vertebrados e intercambia nutrientes y desechos con la sangre contenida en los vasos microscópicos llamados capilares. Bernard también reconoció que muchos animales

tienden a mantener condiciones relativamente constantes en su medio ambiente interno, aun cuando el ambiente externo cambie. Una hidra que habita en los estanques no tiene poder para afectar a la temperatura del líquido que baña sus células, pero el cuerpo humano puede mantener su "reservorio interno" a una temperatura más o menos constante de alrededor de 37 °C. El cuerpo humano también puede controlar el pH de la sangre y del líquido intersticial dentro de una décima de unidad de pH de 7,4 y puede regular la cantidad de azúcar en la sangre de modo que no varíe durante mucho tiempo de una concentración de alrededor de 90 mg de glucosa por 100 ml de sangre. Por supuesto, hay momentos durante el desarrollo de un animal en que están programados que ocurran cambios importantes en el medio interno. Por ejemplo, el equilibrio hormonal en la sangre humana se altera radicalmente durante la pubertad y el embarazo. Sin embargo, la estabilidad del medio interno es notable.

Hoy, el "medio interno constante" de Bernard se ha incorporado al concepto de **homeostasis**, que significa "estado estable" o equilibrio interno. Uno de los principales objetivos de la fisiología moderna, que es un tema tratado en esta unidad, es estudiar cómo los animales mantienen la homeostasis. En realidad, el medio interno de un animal siempre fluctúa levemente. La homeostasis es un estado dinámico, una interacción entre factores externos que tienden a modificar el medio interno y los mecanismos de control que se oponen a esos cambios.

Regulación y conformismo

La regulación y el conformismo son los dos extremos de las formas en las que el animal afronta las fluctuaciones ambientales. Se dice que un animal es **regulador** para un ambiente variable, en particular, si utiliza mecanismos de control para moderar los cambios internos frente a la fluctuación externa. Por ejemplo, un pez de agua dulce es capaz de mantener una concentración interna de solutos estable en su sangre y líquido intersticial, aun cuando esa concentración sea diferente de la del agua donde vive. La anatomía y la fisiología del pez le permiten moderar los cambios internos en la concentración de solutos (aprenderá los mecanismos de esta regulación en el capítulo 44).

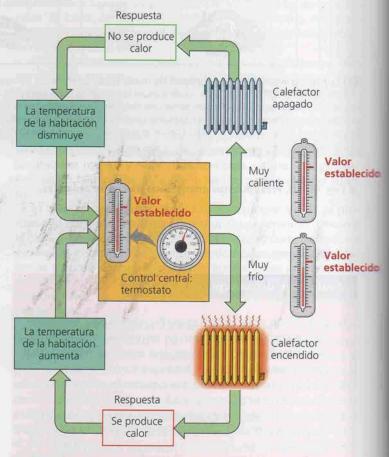
Se dice que un animal es **conformista** para un ambiente variable si permite que su condición interna varíe en relación con ciertos cambios externos. Por ejemplo, muchos invertebrados marinos, como los cangrejos araña del género *Libinia*, viven en ambientes donde la concentración de solutos (salinidad) es, por lo general, estable. A diferencia de los peces de agua dulce, *Libinia* no regula su concentración interna de solutos sino que se adapta al ambiente externo.

La regulación y el conformismo representan los extremos de una continuidad, por lo que ningún organismo es regulador o conformista perfecto. Además, un animal puede mantener la homeostasis mientras regula algunas condiciones internas y deja que otras se ajusten al ambiente. Por ejemplo, aun cuando un pez de agua dulce regula su concentración interna de solutos, permite que su temperatura interna se amolde a la temperatura externa del agua. A continuación, exploraremos con más detalle los mecanismos que emplean los animales para regular ciertos aspectos de su medio interno.

Mecanismos de homeostasis

Los mecanismos de homeostasis moderan los cambios del medio interno. Cualquier sistema de control homeostático tiene tres componentes funcionales: un receptor, un centro de control y un efector. El receptor detecta un cambio en alguna variable del medio interno del animal, como un cambio en la temperatura corporal. El centro de control procesa la información que recibe del receptor y dirige una respuesta apropiada a través del efector. Consideremos un ejemplo no viviente de cómo interactúan estos componentes: la regulación de la temperatura ambiente (fig. 40-11). En este caso, el centro de control, llamado termostato, también contiene el receptor (un termómetro). Cuando la temperatura ambiental cae por debajo de un valor preestablecido, digamos 20 °C, el termostato enciende el calefactor (el efector). Cuando el termómetro detecta una temperatura por encima de este valor, el termostato apaga el calefactor. Este tipo de circuito de control se denomina retroalimentación negativa, porque un cambio en la variable que se vigila desencadena el mecanismo de control para contrarrestar un cambio mayor en la misma dirección. Debido al retraso entre la recepción y la respuesta, la variable se desplaza algo por encima y por debajo del valor preestablecido, pero las fluctuaciones son moderadas. Los mecanismos de retroalimentación negativa evitan que los cambios pequeños se conviertan en muy grandes. La mayoría de los mecanismos homeostáticos en los animales funcionan con este principio de retroalimentación negativa. De hecho, la temperatura del cuerpo se mantiene próxima al punto establecido de 37 °C por la colaboración de varios circuitos de retroalimentación negativa, como se verá más adelante.

En contraste con este mecanismo, la retroalimentación positiva implica un cambio en algunas variables que desencadenan



▲ Fig. 40-11. Un ejemplo inanimado de retroalimentación negativa: control de la temperatura de una habitación. La regulación de la temperatura de una habitación depende de un termostato que detecta el cambio de temperatura y activa los mecanismos que lo regulan.

mecanismos que amplifican el cambio en vez de invertirlo. Durante el parto, por ejemplo, la presión de la cabeza del niño contra los receptores cercanos al cuello del útero estimula las contracciones uterinas, que hacen más presión contra el cuello uterino, aumentando las contracciones, que, a su vez, provocan más presión. La retroalimentación positiva lleva a completar el parto.

Es importante no exagerar el concepto de medio interno constante. En efecto, el *cambio regulado* es esencial para las funciones normales del cuerpo. En algunos casos, los cambios son cíclicos, como los de los niveles hormonales responsables del ciclo menstrual en las mujeres (véase la figura 46-13). En otros casos, un cambio regulado es una reacción a un desafío para el cuerpo. Por ejemplo, el cuerpo humano reacciona frente a ciertas infecciones, aumentando el punto establecido para la temperatura a un nivel levemente superior y la fiebre resultante ayuda a combatir la infección. A corto plazo, los mecanismos homeostáticos mantienen la temperatura corporal cercana a un valor preestablecido, cualquiera que sea en ese momento determinado. Pero, a largo plazo, la homeostasis permite el cambio regulado del medio interno del cuerpo.

La regulación interna es costosa. Cualquiera que pague las facturas domésticas conoce los costes de la energía para calentar o enfriar la casa manteniendo una temperatura agradable. Del mismo modo, los animales emplean una parte considerable de la energía del alimento que ingieren para mantener las condiciones internas favorables. En la próxima sección exploraremos con detalle cómo diferentes clases de animales mantienen temperaturas corporales relativamente constantes.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Un regulador mantiene un medio interno constante? Justifique su respuesta.
- Describa la diferencia entre los mecanismos de retroalimentación negativa y positiva.

Véanse las respuestas en el Apéndice A..

Concepto 40-5

La termorregulación contribuye a la homeostasis y afecta a la anatomía, a la fisiología y al comportamiento

En esta sección analizaremos un ejemplo de cómo la forma y la función animal actúan juntas para la regulación del medio interno, específicamente, la regulación de la temperatura corporal. En el capítulo 44 se comentarán otros procesos implicados en el mantenimiento de la homeostasis.

La termorregulación es el proceso por el cual los animales mantienen una temperatura interna dentro de un margen tolerable. Esta capacidad es fundamental para sobrevivir porque la mayoría de los procesos bioquímicos y fisiológicos son muy sensibles a los cambios en la temperatura corporal. La velocidad de la mayoría de las reacciones mediadas por enzimas aumenta dos a tres veces por cada incremento de 10 °C hasta que la temperatura es suficientemente alta como para comenzar a desnaturalizar las proteínas. Las propiedades de las membranas también se mo-

difican con la temperatura. Los efectos térmicos influyen de manera drástica en el funcionamiento del animal.

Aunque las distintas especies están adaptadas a temperaturas ambientales diferentes, cada especie tiene un intervalo óptimo de temperaturas. La termorregulación ayuda a mantener la temperatura corporal dentro de un intervalo óptimo, lo cual les permite a las células funcionar con mayor eficacia, aunque la temperatura externa fluctúe.

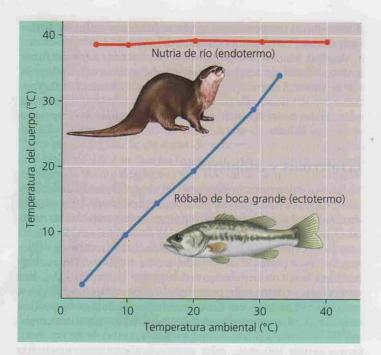
Ectotermos y endotermos

Existen diferencias importantes en el modo en el que las distintas especies manejan sus presupuestos calóricos. Una manera de clasificar las características térmicas de los animales es resaltar el papel del calor metabólico en la determinación de la temperatura corporal. Como mencionamos, los ectotermos obtienen la mayor parte de su calor del medio ambiente. Un ectotermo tiene una tasa metabólica tan baja que la cantidad de calor que genera es demasiado pequeña como para tener efecto sobre su temperatura corporal. En contraste, los endotermos pueden emplear el calor metabólico para regular su temperatura corporal. En un ambiente frío, la tasa metabólica elevada de un endotermo genera suficiente calor como para mantener su cuerpo bastante más templado que el ambiente. Muchos endotermos, incluyendo los seres humanos, mantienen las temperaturas internas altas y muy estables aun cuando la temperatura de su ambiente fluctúe. Muchos ectotermos pueden regular su temperatura por medio del comportamiento, ya sea exponiéndose al sol o buscando la sombra. Pero, en general, los ectotermos toleran una mayor variación en la temperatura interna que los endotermos (fig. 40-12). Los peces, los anfibios, los lagartos, las serpientes, las tortugas y la mayoría de los invertebrados son ectotermos. Los mamíferos, las aves y unos pocos reptiles, algunos peces y numerosas especies de insectos son endotermos.

Debemos destacar que los animales no se clasifican como ectotermos o endotermos en función de si tienen temperaturas corporales variables o constantes, lo que es un error de concepto común. Como se mencionó antes, es la fuente de calor utilizada para mantener la temperatura corporal la que distingue a los ectotermos de los endotermos. Se emplea un conjunto de términos diferente para referirse a las temperaturas corporales variables o constantes. El término poiquilotermo se aplica a los animales cuya temperatura interna varía de manera amplia y el término homeotermo se refiere a los animales que mantienen las temperaturas internas relativamente estables. Sin embargo, a medida que los científicos obtuvieron más conocimientos sobre los mecanismos termorreguladores de los animales, éstos cayeron en desuso. Muchos peces e invertebrados marinos, clasificados como poiquilotermos, habitan en aguas con temperaturas tan estables que su temperatura corporal varía menos que la de los seres humanos y otros mamíferos. Además, algunos mamíferos, clasificados como homeotermos, experimentan una gran variación en la temperatura interna. Por ejemplo, una ardilla listada mantiene una temperatura corporal elevada mientras se encuentra activa, pero ésta desciende al comenzar la hibernación. A causa de estas excepciones, por lo general, se prefieren los términos ectotermo y

Otro error de concepto común es la idea de que los ectotermos son de "sangre fría" y los endotermos de "sangre caliente". No necesariamente los ectotermos tienen bajas temperaturas corporales. En realidad, cuando están sentados al sol, muchos lagartos ectotérmicos tienen temperaturas más altas que los mamíferos. Por esta razón, la mayoría de los biólogos evitan los térmi-

endotermo.



▲ Fig. 40-12. Relación entre la temperatura corporal y la temperatura del ambiente en un endotermo y un ectotermo acuáticos. Al utilizar su tasa metabólica alta para generar calor, la nutria de río mantiene una temperatura corporal estable a través de un intervalo amplio de temperaturas ambientes. En cambio, el róbalo de boca grande genera un calor metabólico relativamente escaso y se conforma con la temperatura del aqua.

nos familiares de sangre fría y sangre caliente porque, a menudo, son confusos. También es importante saber que la endotermia y la ectotermia no constituyen estrategias termorreguladoras mutuamente excluyentes. Por ejemplo, un ave es un endotermo, pero puede calentarse al sol en una mañana fría, mucho más de lo que lo hace un lagarto.

La endotermia tiene varias ventajas importantes. La capacidad de generar una gran cantidad de calor por medios metabólicos, junto con otras adaptaciones bioquímicas y fisiológicas asociadas con la endotermia (como elaborar sistemas circulatorios y respiratorios), permite que los endotermos realicen actividades vigorosas mucho más tiempo que la mayoría de los ectotermos (véase la figura 40-9). La actividad intensa sostenida, como las carreras de larga distancia o el vuelo propulsado (con aleteo), habitualmente solo son posibles para los animales con un modo de vida endotérmico. La endotermia también resuelve ciertos problemas térmicos que conlleva vivir sobre la tierra, capacitando a los animales terrestres a mantener estables las temperaturas corporales frente a las fluctuaciones de la temperatura ambiental que, por lo general, son más extremas que en los hábitats acuáticos. Por ejemplo, ningún ectotermo puede estar activo en el clima por debajo de la congelación que prevalece durante el invierno sobre gran parte de la superficie terrestre, pero muchos endotermos se desenvuelven muy bien en estas condiciones. La mayor parte del tiempo, los vertebrados endotérmicos -aves y mamíferos- tienen el cuerpo más caliente que su entorno, pero estos animales cuentan también con mecanismos para enfriarlo en ambientes cálidos, lo que los faculta para soportar cargas de calor que son intolerables para la mayoría de los ectotermos. Los endotermos están mejor equipados para amortiguar las fluctuaciones de la temperatura externa que los ectotermos, pero recuerde que estos últimos, por lo general, pueden tolerar fluctuaciones mayores en sus temperaturas internas.

Ser endotérmico es liberador, pero también es costoso desde el punto de vista energético. Por ejemplo, a 20 °C, un ser humano en reposo tiene una tasa metabólica de 1 300 a 1 800 kcal por día (MB). En contraste, un ectotermo en reposo de peso similar, como un caimán americano, tiene una tasa metabólica de solo 60 kcal al día a 20 °C (MBE). Por esto, los endotermos necesitan consumir mucho más alimento que los ectotermos de tamaño equivalente, una desventaja importante para los primeros si los recursos alimentarios son limitados. Por ésta y otras razones, la ectotermia es una estrategia extremadamente eficaz en la mayoría de los ambientes terrestres, como se evidencia por la abundancia y diversidad de los animales ectotérmicos.

Mecanismos de intercambio de calor

Un organismo, como cualquier objeto, ya sea endotérmico o ectotérmico, intercambia calor por cuatro mecanismos físicos: conducción, convección, radiación y evaporación. La **figura 40-13** distingue estos procesos, que son responsables del flujo de calor dentro del organismo, y entre éste y el ambiente externo. Observe que el calor siempre se transmite desde un objeto de mayor temperatura a uno de menor temperatura.

Equilibrio entre la pérdida y la ganancia de calor

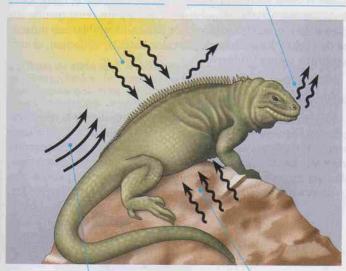
Para los endotermos y para aquellos ectotermos que termorregulan, la esencia de la termorregulación es el manejo del presupuesto calórico de modo que las tasas de ganancia de calor sean iguales a las de pérdida. Si el presupuesto calórico está desequilibrado, el animal se vuelve más caliente o más frío. Cinco categorías generales de adaptación ayudan a los animales a termorregular.

Aislamiento térmico

Una de las principales adaptaciones termorreguladoras de los mamíferos y de las aves es el aislamiento térmico (pelo, plumas o capas de grasa), que reduce el flujo de calor entre un animal y su ambiente y disminuye el coste energético para mantenerlo caliente. En los mamíferos, el material de aislamiento está asociado con el sistema tegumentario, la cubierta externa del cuerpo, que está compuesta por la piel, el pelo y las uñas (garras o pezuñas en algunas especies). La piel es el órgano clave del sistema tegumentario. Además de funcionar como un órgano termorregulador por alojar los nervios, las glándulas sudoríparas, los vasos sanguíneos y los folículos capilares, la piel protege a las partes internas del cuerpo de las lesiones mecánicas, la infección y la desecación. La piel consta de dos capas, la epidermis y la dermis, sostenidas por una capa de tejido llamada hipodermis (fig. 40-14). La epidermis es la capa de piel más externa y está compuesta principalmente por células epiteliales muertas que se descaman y caen de modo continuo. Las células nuevas empujan desde las capas inferiores y reemplazan a las células que se pierden. La dermis sostiene a la epidermis y contiene folículos capilares, glándulas sebáceas y sudoríparas, músculos, nervios y vasos sanguíneos. La hipodermis contiene tejido adiposo, que incluye células que almacenan grasa y vasos sanguíneos. El tejido adiposo proporciona grados variables de aislamiento térmico, dependiendo de las especies.

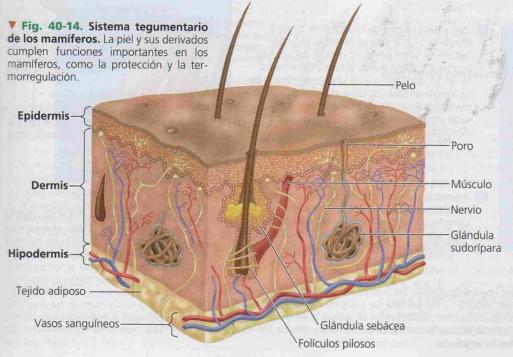
La radiación es la emisión de ondas electromagnéticas por parte de todos los objetos más calientes que el cero absoluto. La radiación puede difundir calor entre objetos que no están en contacto directo, como cuando un lagarto absorbe el calor que irradia el sol.

La evaporación es la eliminación del calor de la superficie de un liquido que pierde algunas de sus moléculas como gas. La evaporación del agua de la superficie húmeda de un lagarto que está expuesta al medio ambiente tiene un intenso efecto enfriador.



La convección es la transferencia de calor por el movimiento de aire o líquido por una superficie, como cuando la brisa contribuye a la pérdida de calor desde la piel seca de un lagarto o la sangre traslada el calor desde el centro del cuerpo a las extremidades. La conducción es la transferencia directa del movimiento térmico (calor) entre las moléculas de objetos que están en contacto directo entre si, como cuando un lagarto se sienta sobre una roca caliente.

▲ Fig. 40-13. Intercambio de calor entre un organismo y su medio ambiente.



El poder de aislamiento térmico de una capa de pelaje o de plumas depende, principalmente, de cuánto aire queda atrapado entre las capas (el pelo pierde la mayor parte de su poder de aislamiento cuando está mojado). La mayoría de los mamíferos terrestres y de las aves reaccionan al frío levantando sus pelos o plumas, atrapando de ese modo una capa de aire más gruesa. Para su aislamiento térmico, los seres humanos dependen de la capa de grasa que se halla por debajo de su piel (véase la figura 40-14); la piloerección es un vestigio que proviene de nuestros ancestros cubiertos de pelo.

Los mamíferos marinos, como las ballenas o las focas, tienen una capa muy gruesa de grasa aislante que está inmediatamente por debajo de su piel. Estos animales nadan en aguas más frías que la temperatura central de su cuerpo y muchas especies pasan al menos parte del año en las aguas casi congeladas de los mares polares. El calor se traslada al agua 50 a 100 veces más rápido que al aire, de modo que la temperatura de la piel de un mamífero marino es cercana a la temperatura del agua. Aun así, el aislamiento de la grasa subcutánea es tan eficaz que los mamíferos marinos mantienen la temperatura central de su cuerpo a 36-38 °C, con tasas metabólicas muy similares a las de los mamíferos terrestres de tamaño similar.

Adaptaciones circulatorias

Muchos endotermos y algunos ectotermos pueden alterar la cantidad de sangre (y, por lo tanto, de calor) que fluye entre el centro del cuerpo y la piel. Casi siempre, el aumento del flujo sanguíneo de la piel es el resultado de la vasodilatación, que representa un incremento en el diámetro de los vasos sanguíneos superficiales impulsado por señales nerviosas que relajan los músculos de la pared vascular. En los endotermos, la vasodilatación, por lo general, calienta la piel, aumentando la difusión del calor corporal a un ambiente frío por radiación, conducción y convección (véase la figura 40-13). El proceso inverso, la vasoconstricción, reduce el flujo de sangre y la difusión del calor al disminuir el diámetro de los vasos superficiales.

Otra adaptación circulatoria es una distribución de vasos sanguíneos que se denomina intercambiador de calor contraco-

rriente, que es importante para reducir la pérdida de calor en muchos endotermos, incluidos los mamíferos marinos y las aves. La **figura 40-15** analiza dos ejemplos de intercambiadores de calor contracorriente. En algunas especies, la sangre puede atravesar el intercambiador o saltearlo y circular por otros vasos sanguíneos. De esta manera, puede variar la cantidad relativa de sangre que fluye a través de las dos vías diferentes, ajustándose a la tasa de disipación de calor a medida que cambia el estado fisiológico del animal o el medio ambiente.

A diferencia de la mayoría de los peces, que son termoconformistas con temperaturas corporales internas que, por lo general, se hallan a 1-2 °C de la temperatura del agua circundante, algunos peces óseos endotérmicos especializados y los tiburones tienen adaptaciones circulatorias que retienen el calor metabólico en el cuerpo. Entre

éstos se encuentran nadadores grandes y poderosos como el atún de aleta azul, el pez espada y el gran tiburón blanco. Las grandes arterias transportan la mayor parte de la sangrê fría desde las branquias hasta los tejidos que se hallan por debajo de la piel. Las ramificaciones entregan sangre a los músculos profundos, donde los vasos pequeños están dispuestos en un intercambiador de calor contracorriente (fig. 40-16). La endotermia hace posible la actividad vigorosa y sostenida que es característica de estos animales, al mantener los principales músculos para la natación varios grados más calientes que los tejidos cercanos a la superficie del animal, que se encuentra casi a la misma temperatura que el agua circundante.

Algunos reptiles también tienen adaptaciones fisiológicas que regulan la pérdida de calor. Por ejemplo, la iguana marina, que habita en las islas Galápagos (véase la figura 22-1), conserva el calor corporal por constricción de los vasos sanguíneos superficiales, para llevar una mayor cantidad de sangre al centro del cuerpo cuando el animal nada en aguas frías.

Muchos insectos endotérmicos (abejorros, abejas y algunas polillas) tienen un intercambiador de calor contracorriente que colabora para mantener una temperatura elevada en el tórax, donde están localizados los músculos para el vuelo. Por ejemplo,

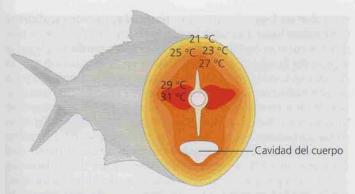
el intercambiador de calor mantiene el tórax de ciertas polillas activas del invierno a alrededor de 30 °C durante el vuelo, incluso en las noches frías y con nieve cuando la temperatura externa llega casi al grado de congelación (fig. 40-17). En contraste, los insectos que vuelan en climas cálidos corren el riesgo de sobrecalentarse por la gran cantidad de calor producida por el trabajo de los músculos para el vuelo. En algunas especies, el mecanismo de contracorriente se puede "cerrar", permitiendo que se pierda el calor producido por los músculos desde el tórax hacia el abdomen y, de allí, al ambiente. Un abejorro reina incuba sus huevos de este modo: genera calor haciendo temblar sus músculos de vuelo y luego difunde ese calor hacia su abdomen, el cual comprime contra los huevos.

Enfriamiento por evaporación

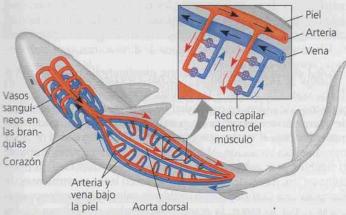
Muchos mamíferos y aves viven en lugares donde la termorregulación requiere enfriamiento además de calefacción. Si la temperatura ambiente se encuentra por encima de la temperatura corporal, los animales obtienen calor del ambiente, como también del metabolismo, y la evaporación constituye el único modo de evitar que la temperatura se eleve con rapidez. Los anima-



▲ Fig. 40-15. Intercambiadores de calor contracorriente. Un intercambiador de calor contracorriente atrapa el calor en el centro del cuerpo, reduciendo la pérdida de calor desde las extremidades, que a menudo se encuentran inmersas en el agua fría o en contacto con el hielo o la nieve. En esencia, el calor de la sangre arterial que emerge del centro del cuerpo se transmite de forma directa a la sangre venosa que retorna en lugar de cederse al medio ambiente.



(a) Atún de aleta azul. A diferencia de la mayoría de los peces, el atún de aleta azul mantiene temperaturas en sus músculos natatorios mucho más elevadas que las del agua circundante (los colores indican los músculos natatorios de un corte transversal). Estas temperaturas fueron registradas para un atún en agua a 19 °C.

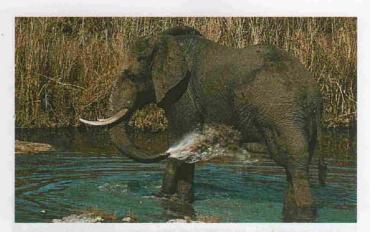


(b) Gran tiburón blanco. Como el atún de aleta azul, el gran tiburón blanco tiene un intercambiador de calor contracorriente en sus músculos natatorios que reducen la pérdida del calor metabólico. Todos los peces óseos y los tiburones ceden calor al agua circundante cuando su sangre pasa a través de las branquias. Sin embargo, los tiburones endotérmicos tienen una aorta dorsal pequeña y, como resultado, una pequeña cantidad de sangre fría va directo desde las branquias al centro del cuerpo. En cambio, la mayor parte de la sangre que abandona las branquias se transporta a través de las grandes arterias hacia el tejido subcutáneo, manteniendo a la sangre fría lejos del centro del cuerpo. Como se muestra en la ampliación, las arterias pequeñas que transportan la sangre fría hacia dentro desde las grandes arterias subcutáneas, corren paralelas a venas pequeñas que llevan la sangre caliente hacia fuera desde el centro del cuerpo. Este flujo contracorriente retiene el calor en los músculos.

▲ Fig. 40-16. Termorregulación en peces óseos grandes y activos y en tiburones.







▲ Fig. 40-18. Mamífero terrestre bañándose, una adaptación que incrementa el enfriamiento por evaporación.

les terrestres pierden agua por evaporación a través de la piel y cuando respiran. El agua absorbe una cantidad considerable de calor cuando se evapora; es de 50 a 100 veces más eficaz para difundir el calor que el aire.

Algunos animales tienen adaptaciones que pueden aumentar en gran medida este efecto de enfriamiento. El jadeo es importante en las aves y muchos mamíferos. Algunas aves tienen una bolsa en el suelo de la boca provista de una rica irrigación sanguínea; la agitación de la bolsa aumenta la evaporación. Las palomas, por ejemplo, pueden emplear el enfriamiento por evaporación para mantener la temperatura corporal cercana a los 40 °C con temperaturas ambientes tan altas como 60 °C, siempre que tengan suficiente agua. El sudor o el baño humedecen la piel y aumentan el enfriamiento por evaporación (fig. 40-18). Muchos mamíferos terrestres tienen glándulas sudoríparas controladas por el sistema nervioso (véase la figura 40-14). Otros mecanismos que promueven el enfriamiento por evaporación son esparcir la saliva sobre la superficie corporal, una adaptación de algunos canguros y roedores para combatir el estrés por calor intenso. Algunas especies de anfibios, como la rana toro, pueden variar la cantidad de moco que segregan desde la superficie, una respuesta que regula el enfriamiento por evaporación.

Reacciones conductuales

Tanto los endotermos como los ectotermos utilizan respuestas conductuales para controlar la temperatura del cuerpo. Muchos ectotermos pueden mantener una temperatura constante a través de conductas relativamente simples. Las adaptaciones conductuales más extremas en algunos animales incluyen la hibernación o la migración a climas más convenientes.

Todos los anfibios y la mayoría de los reptiles distintos de las aves son ectotérmicos. Por lo tanto, estos organismos controlan la temperatura corporal principalmente a través del comportamiento. El intervalo de temperaturas óptimas para los anfibios varía de manera considerable con las especies. Por ejemplo, ciertas especies de salamandras muy relacionadas entre sí tienen temperaturas corporales medias que varían desde los 7 a los 25 °C. Cuando se exponen al aire, la mayoría de los anfibios pierden calor rápidamente por evaporación desde la superficie húmeda de sus cuerpos, por lo que les resulta difícil mantenerse suficientemente calientes. Sin embargo, pueden sostener una temperatura corporal satisfactoria si se mueven a un lugar donde se pueda aprovechar el calor solar. Y

cuando el entorno es muy caluroso, los anfibios buscan microambientes más fríos, como las áreas sombreadas.

Como los anfibios, los reptiles distintos de las aves regulan su temperatura principalmente a través del comportamiento. Cuando tienen frío buscan lugares cálidos y se orientan a sí mismos hacia las fuentes de calor y expanden la superficie corporal para exponerla a éstas. Cuando sienten calor, se mueven hacia zonas frías o se orientan en otra dirección. Muchos reptiles mantienen su temperatura muy estable a lo largo del día, trasladándose de un lugar a otro entre sitios cálidos y fríos.

Muchos invertebrados terrestres pueden ajustar su temperatura interna mediante los mismos mecanismos conductuales utilizados por los vertebrados ectotermos. La langosta del desierto, por ejemplo, debe alcanzar cierta temperatura para volverse activa y en los días fríos se orienta en una dirección que maximice la absorción de la luz solar. Otros invertebrados terrestres adoptan ciertas posturas que les permiten maximizar o mínimizar la absorción del calor solar (fig. 40-19).

Las abejas emplean un mecanismo termorregulador que depende del comportamiento social. En climas fríos aumentan la producción de calor y se agrupan para retenerlo. Mantienen una temperatura relativamente constante, cambiando la densidad del agrupamiento. Los individuos se mueven entre los bordes externos más fríos y el centro más cálido, circulando y distribuyendo, de este modo, el calor. Aun agrupadas, las abejas deben gastar una energía considerable para mantener el calor durante los largos períodos de tiempo frío y ésta es la razón fundamental por la que almacenan grandes cantidades de combustible en forma de miel dentro de la colmena. En climas cálidos, las abejas controlan también la temperatura de la colmena llevando agua y abanicándose con sus alas para promover la evaporación y la convección. De esta manera, una colonia de abejas emplea muchos de los mecanismos de termorregulación vistos en organismos individuales.

Ajuste de la producción de calor metabólico

Debido a que los endotermos, por lo general, mantienen las temperaturas corporales bastante más calientes que el ambiente, deben contrarrestar la pérdida constante de calor. Los endotermos pueden variar la producción de calor para adaptarse a las tasas cambiantes de pérdida de calor. Por ejemplo, una actividad muscular como moverse o tiritar, aumenta la producción de calor. En algunos mamíferos, ciertas hormonas pueden hacer que las mitocondrias incrementen su actividad metabólica y produz-



◀ Fig. 40-19. Comportamiento termorregulador en una libélula. Esta postura en "obelisco" de la libélula es una adaptación que minimiza la cantidad de superficie corporal expuesta al sol. Esta postura ayuda a reducir la ganancia de calor por radiación.

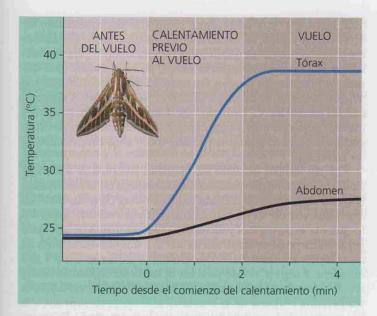
can calor en lugar de ATP. Esta **termogénesis sin escalofríos** (TSE) tiene lugar a lo largo de todo el cuerpo, pero algunos mamíferos cuentan con un tejido llamado **grasa parda** en el cuello y entre los hombros que se especializa en la producción rápida de calor. A través de la TSE y los escalofríos, los mamíferos y las aves en ambientes fríos pueden aumentar su producción metabólica de calor hasta cinco a diez veces los niveles mínimos que se producen en climas cálidos. Por ejemplo, algunas aves denominadas carboneros (*Parus major*), que pesan solo 20 g, pueden permanecer activas y mantener una temperatura corporal casi constante de 40 °C a temperaturas ambientales tan bajas como –40 °C, siempre que cuenten con suficiente alimento para suministrar la cantidad de energía necesaria para la producción de calor.

Unos pocos reptiles grandes se vuelven endotérmicos en determinadas circunstancias. Por ejemplo, las pitones hembras que incuban huevos aumentan sus tasas metabólicas por medio del temblor, generando suficiente calor como para mantener la temperatura de su cuerpo (y de los huevos) 5-7 °C por encima del aire circundante durante semanas. Esta endotermia temporal consume una energía considerable. Los investigadores continúan el debate acerca de si ciertos grupos de dinosaurios eran endotermos (véase el capítulo 34).

Como se mencionó antes, muchas especies de insectos voladores, como las abejas y las polillas, son endotérmicos, los más pequeños de todos. La capacidad de estos insectos endotérmicos de elevar la temperatura corporal depende de sus poderosos músculos para el vuelo, que generan cantidades grandes de calor cuando están en acción. Muchos insectos endotérmicos emplean el temblor para calentarse antes de despegar. Contraen su músculos en sincronía, de modo que producen leves movimientos de alas pero una cantidad considerable de calor. Las reacciones químicas y, por lo tanto, la respiración celular, se aceleran en los "motores" de vuelo calentados, lo que permite a estos insectos volar aun en días fríos o por la noche (fig. 40-20).

Mecanismos de retroalimentación en la termorregulación

La regulación de la temperatura corporal en los seres humanos y otros mamíferos es un sistema complejo facilitado por mecanismos de retroalimentación (véase la figura 40-11). Las neuronas que controlan la termorregulación, como también las que controlan muchos otros aspectos de la homeostasis, están concentradas en una región del encéfalo denominada hipotálamo (explicado con detalle en el capítulo 48). El hipotálamo contiene un grupo de neuronas que funcionan como un termostato, respondiendo a cambios en la temperatura corporal por encima o por debajo de un punto establecido (en realidad, por o por debajo de un intervalo normal) por medio de la activación de mecanismos que promueven la pérdida o la ganancia de calor (fig. 40-21). Las neuronas que perciben la temperatura están en la piel, en el mismo hipotálamo y en otras regiones del cuerpo. Los receptores para el calor indican al termostato hipotalámico cuando aumenta la temperatura; los receptores para el frío indican la disminución de la temperatura. A temperaturas por debajo del intervalo normal, el termostato inhibe los mecanismos de pérdida de calor y activa los que ahorran calor tales como la vasoconstricción de los vasos superficiales y la erección del pelo, mientras estimula los mecanismos generadores de calor (termogénesis con escalofríos o sin ellos). En respuesta a la elevación de la temperatura corporal, el termostato cierra los mecanismos de retención del calor y promueve el enfriamiento corporal por vasodilatación, sudoración o



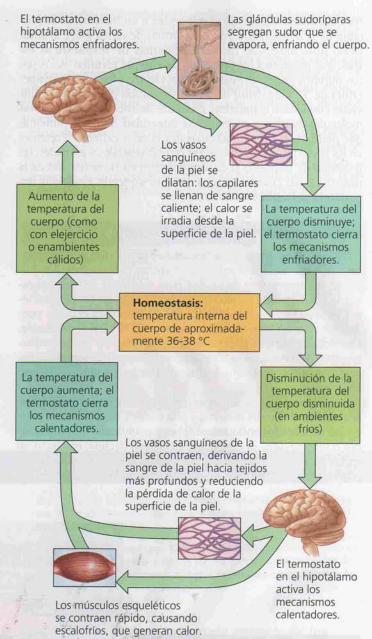
▲ Fig. 40-20. Calentamiento previo al vuelo de la polilla halcón. La polilla halcón (*Manduca sexta*) es una de muchas especies de insectos que utilizan un mecanismo similar a los escalofríos para calentar los músculos torácicos antes del vuelo. El calentamiento ayuda a que estos músculos produzcan suficiente fuerza para el despegue del animal. Una vez en el aire, la actividad muscular del vuelo mantiene una temperatura torácica elevada.

jadeo. El termostato también puede responder a la temperatura externa (percibida como temperatura de la piel) incluso sin cambios en la temperatura central del cuerpo.

Adaptación a los cambios de temperatura

Muchos animales pueden adaptarse a un intervalo nuevo de temperaturas ambientes durante un período de días o semanas, una respuesta fisiológica llamada aclimatación. Tanto los ectotermos como los endotermos se aclimatan, pero de manera diferente. En las aves y los mamíferos, la aclimatación a menudo incluye ajustar el grado de aislamiento térmico, por ejemplo, desarrollando una cubierta de pelaje más gruesa en el invierno y dejándola caer en el verano, y variar a veces la capacidad para la producción metabólica de calor en las diferentes estaciones. Estos cambios ayudan a los endotermos a mantener la temperatura corporal constante tanto en las estaciones cálidas como en las frías. La aclimatación en los ectotermos implica la compensación de los cambios en la temperatura. Estos ajustes pueden afectar de un modo fuerte, la fisiología y la tolerancia a la temperatura. Por ejemplo, el siluro aclimatizado al verano puede sobrevivir a temperaturas del agua por encima de 36 °C pero no puede desenvolverse en el agua fría; después de la aclimatación al invierno puede tolerar con facilidad el agua fría, pero una temperatura mayor de 28 °C le es letal.

Con frecuencia, las respuestas de aclimatación en los ectotermos incluyen ajustes a nivel celular. Las células pueden aumentar la producción de ciertas enzimas o producir variantes de enzimas que tienen la misma función pero temperaturas óptimas diferentes. Las membranas también pueden modificar las proporciones de lípidos saturados e insaturados que contienen, lo que ayuda a mantener la fluidez de las mismas a temperaturas diferentes (véase la figura 7-5). Algunos ectotermos expuestos a



▲ Fig. 40-21. Función de termostato del hipotálamo en la termorregulación humana.

temperaturas por debajo de 0 °C, se protegen a sí mismos produciendo compuestos "anticongelantes" (crioprotectores) que previenen la formación de hielo en las células. En las regiones árticas o en las cimas frías de las montañas, los crioprotectores en los líquidos corporales les permiten a los ectotermos que sobreviven al invierno, como algunas ranas y muchos artrópodos y sus huevos, soportar temperaturas corporales que alcanzan valores muy por debajo de cero grados. También se encuentran crioprotectores en ciertas especies de peces desde los mares árticos hasta los antárticos, donde las temperaturas del agua pueden llegar a –1,8 °C, bien por debajo del punto de congelación de los líquidos corporales no protegidos (alrededor de –0,7 °C).

A menudo, las células pueden realizar ajustes rápidos a los cambios de la temperatura. Por ejemplo, las células de mamífe-

ros cultivadas en laboratorio responden a un incremento importante de la temperatura y a otras formas de estrés grave acumulando unas moléculas llamadas proteínas de respuesta al estrés, que incluyen a las proteínas de choque térmico. A los pocos minutos de ser "expuestas" a un cambio rápido de la temperatura de 37 a alrededor de 43 °C, las células de mamífero cultivadas comienzan a sintetizar proteínas de choque térmico. Estas moléculas ayudan a mantener la integridad de otras proteínas que podrían ser desnaturalizadas por el calor extremo. Presentes en las bacterias, las levaduras, las células vegetales y animales, las proteínas de respuesta al estrés participan en la prevención de la muerte celular cuando un organismo es sometido a cambios importantes del ambiente celular.

Sopor y conservación de la energía

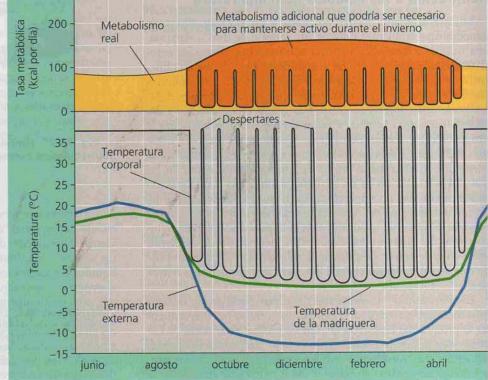
A pesar de sus muchas adaptaciones para lograr la homeostasis, en ocasiones, los animales encuentran condiciones que dificultan fuertemente su capacidad para equilibrar sus presupuestos de calor, energía y materiales. Por ejemplo, en ciertas estaciones del año (o ciertos momentos del día), las temperaturas pueden ser extremadamente cálidas o frías o el alimento inaccesible. Una adaptación que le permite al animal ahorrar energía mientras evita las condiciones difíciles o peligrosas es el **sopor**, un estado fisiológico en el que la actividad es baja y el metabolismo disminuye.

La hibernación es un sopor prolongado que representa una adaptación al frío del invierno y a la escasez de alimento. Cuando los vertebrados endotermos (aves y mamíferos) entran en sopor o hibernación, su temperatura corporal declina, en efecto, se apaga su termostato corporal. La reducción de la temperatura puede ser dramática: algunos mamíferos en hibernación se en-

frían hasta 1-2 °C y unos pocos bajan aún algo por debajo de 0 °C en un estado superenfriado (no congelado). Los ahorros energéticos resultantes debidos a la tasa metabólica baja y la menor producción de calor son enormes; las tasas metabólicas durante la hibernación pueden ser varios cientos de veces más bajas que si el animal intentara mantener la temperatura corporal normal de 36-38 °C. Esto permite a los hibernantes sobrevivir durante períodos muy largos con provisiones limitadas de energía almacenada en tejidos corporales o con alimentos ocultos en un escondrijo.

Algunas ardillas de tierra son modelos favoritos de investigación para los biólogos que estudian la fisiología de la hibernación (fig. 40-22). Por ejemplo, una ardilla Belding (Spermophilus beldingi) que vive en las montañas altas de California está activa solo durante la primavera y el verano, cuando mantiene una temperatura corporal de alrededor de 37 °C y una tasa metabólica de cerca de 85 kcal por día. En setiembre, la ardilla se retira a una madriguera segura, donde pasa los ocho meses siguientes hibernando. Durante la mayor parte de la estación de hibernación, la temperatura corporal de la ardilla es solo un poco superior a la temperatura de la madriguera (que puede ser cercana a la congelación) y su tasa metabólica es extremadamente baja (véase la figura 40-22). Cada una o dos semanas se despierta y se mantiene activa durante unas pocas horas y utiliza el calor metabólico para calentarse hasta alrededor de 37 °C (estos despertares periódicos son necesarios para el mantenimiento de las funciones que requieren altas temperaturas corporales). En la primavera tardía, cuando la temperatura exterior sube, la ardilla retoma la endotermia normal. Por medio de la hibernación, las ardillas Belding evitan el frío intenso y reducen en gran medida la cantidad de energía que necesitan para sobrevivir en el invierno, cuando su alimento normal compuesto de pastos y semillas no está disponi-





▲ Fig. 40-22. Temperatura corporal y metabolismo durante la hibernación de las ardillas Belding.

ble. En lugar de tener que gastar 150 kcal por día para mantener la temperatura corporal normal en el clima invernal, una ardilla en su madriguera consume un promedio de solo 5-8 kcal por día y puede vivir con la grasa almacenada –sin comer– durante toda la estación de hibernación.

La estivación, o sopor de verano, también se caracteriza por un metabolismo lento e inactividad, lo que les permite a los animales sobrevivir durante largos períodos de tiempo con temperaturas elevadas y escasa disponibilidad de agua. Con frecuencia, la hibernación y la estivación se deben a cambios estacionales en la duración de la luz diurna. A medida que los días se acortan, algunos hibernadores se preparan para el invierno almacenando alimento en sus escondrijos; otras especies ingieren cantidades enormes de alimento. Por ejemplo, las ardillas terrestres duplican su peso en un mes debido a su voracidad.

Muchos mamíferos y aves pequeñas muestran un sopor diurno que parece adaptarse a sus patrones de alimentación. Por ejemplo, la mayoría de los murciélagos y musarañas se alimentan de noche y caen en sopor durante las horas del día. Los carboneros y los colibríes se alimentan durante el día y a menudo entran en sopor en las noches frías; la temperatura corporal de los carboneros cae hasta 10 °C por la noche y la de los colibríes a 25-30 °C. Todos los endotermos que emplean el sopor diurno son relativamente pequeños; cuando están activos, tienen tasas metabólicas altas y, por lo tanto, un consumo muy elevado de energía. Durante las horas en las que no pueden alimentarse, el sopor les permite sobrevivir con la energía almacenada.

El ciclo diario de actividad y sopor de un animal parece ser un ritmo incorporado, controlado por su reloj biológico (véase el capítulo 48). Aunque una musaraña tuviera alimento disponible todo el día, entraría en sopor diurno. La necesidad de dormir de los seres humanos y la ligera disminución de la temperatura corporal que acompaña al sueño pueden ser un remanente evolutivo de un sopor diurno más pronunciado en nuestros primeros ancestros mamíferos.

Una vez examinados ciertos principios generales de la biología animal, estamos preparados ahora para comparar de qué modo los diferentes animales realizan actividades tales como la digestión, la circulación, el intercambio de gases, la excreción de desechos, la reproducción y la coordinación, temas de los próximos capítulos.

Evaluación de conceptos



- ¿Pueden tener temperaturas corporales estables los ectotermos? Justifique su respuesta.
- 2. ¿Qué modo de intercambio de calor está implicado en el "enfriamiento por viento" cuando el aire es más frío que la temperatura real?
- Algunas aves en los bosques secos tropicales caen en sopor de forma periódica, en especial, en la estación seca. Justifique su respuesta

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 40

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 4



Las leyes físicas y las condiciones ambientales restringen la forma y el tamaño de los animales

- Leyes físicas y forma de los animales (p. 821). La capacidad de realizar ciertas acciones, como volar, depende del tamaño y la forma del animal. La convergencia evolutiva refleja la adaptación independiente de las diferentes especies a un desafío ambiental similar.
- ► Intercambio con el ambiente (pp. 821-822). Cada célula de un animal multicelular debe tener acceso a un medio ambiente acuoso. Las formas simples planas, o como sacos de dos capas, maximizan la exposición al medio circundante. Los diseños corporales más complejos tienen superficies internas muy plegadas, especializadas para el intercambio de materiales.

Concepto 40-2

La forma y la función de los animales se correlacionan en todos los niveles de organización

- Los animales están compuestos por células. Grupos de células con una estructura y función común constituyen tejidos. Diferentes tejidos forman órganos, que, juntos, componen sistemas (p. 823).
- Estructura y función tisular (p. 823). El tejido epitelial cubre la superficie exterior del cuerpo y reviste los órganos y las cavidades internas. El tejido conectivo une y sostiene a los demás teji-

dos. El tejido muscular se contrae en respuesta a señales nerviosas. El tejido nervioso transmite señales nerviosas a lo largo del animal

Órganos y sistemas (pp. 823-827). El cuerpo funciona como un todo, mayor que la suma de sus partes, porque las actividades de todos los tejidos, órgános y sistemas de órganos están coordinadas.

Concepto 40-3

Los animales utilizan la energía química de los alimentos para mantener la forma y la función

- PBioenergética (pp. 828-829). Los animales obtienen la energia química a partir del alimento, la mayor parte del cual se convierte en ATP para el trabajo celular. La tasa metabólica de un animal es la cantidad total de energía que utiliza en una unidad de tiempo. Las tasas metabólicas de los mamíferos y las aves, que mantienen una temperatura corporal bastante constante empleando el calor metabólico (estrategia endotérmica), por lo general, son más elevadas que las de la mayoría de los peces, reptiles distintos de las aves, anfibios e invertebrados que se basan principalmente en fuentes de calor externas para mantener su temperatura corporal (estrategia ectotérmica).
- ▶ Influencias sobre la tasa metabólica (p. 829-830). La tasa metabólica por gramo se relaciona de forma inversa con el tamaño del cuerpo en animales similares. La actividad incrementa la tasa metabólica por encima del MB (endotermos) o el MBE (ectotermos) de un animal. En general, los endotermos pueden mantener niveles elevados de actividad durante más tiempo que los ectotermos.
- Presupuestos energéticos (p. 830). La utilización de la energía por un animal está dividida entre el MB (o el MBE), la actividad, la

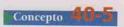
٠

homeostasis (como la regulación de la temperatura), el crecimiento y la reproducción.



Muchos animales regulan su medio interno dentro de límites relativamente estrechos

- La homeostasis describe el estado estable interno de un animal. Es el equilibrio entre los cambios externos y los mecanismos de control interno del animal que se oponen a esos cambios (pp. 831-832).
- Regulación y conformismo (p. 832). Los animales se enfrentan a las fluctuaciones ambientales regulando ciertos cambios internos mientras que permiten que otros se ajusten a los cambios externos.
- Mecanismos de homeostasis (pp. 832-833). Por lo general, el líquido intersticial que rodea a las células de un animal es muy diferente del ambiente externo. Los mecanismos homeostáticos moderan los cambios en el medio interno y con frecuencia implican una retroalimentación negativa. Estos mecanismos hacen posibles los cambios regulados.



La termorregulación contribuye a la homeostasis y afecta a la anatomía, a la fisiología y al comportamiento

- Un animal mantiene su temperatura interna dentro de un intervalo tolerable por medio del proceso de termorregulación (p. 833).
- ▶ Ectotermos y endotermos (pp. 833-834). La mayoría de los invertebrados, peces, anfibios y reptiles no aves son ectotermos. Las aves y los mamíferos son endotermos. La endotermia, que es más costosa desde el punto de vista energético, amortigua las temperaturas internas del animal frente a las fluctuaciones externas y le permite mantener niveles elevados de metabolismo aerobio.
- Mecanismos de intercambio de calor (p. 834). Conducción, convección, radiación y evaporación dan cuenta de la ganancia o pérdida de calor.
- Equilibrio entre la pérdida y la ganancia de calor (pp. 834-839). La termorregulación conlleva ajustes fisiológicos y conductuales que equilibran la ganancia o la pérdida del calor. El aislamiento térmico, la vasodilatación, la vasoconstricción y los intercambiadores de calor contracorriente alteran la tasa de intercambio de calor. El jadeo, la sudoración y el baño incrementan la evaporación, enfriando el cuerpo. Tanto los ectotermos como los endotermos ajustan la tasa de intercambio de calor con su entorno por medio de respuestas conductuales. Algunos animales incluso pueden ajustar su tasa de producción de calor metabólico.
- Mecanismos de retroalimentación en la termorregulación (pp. 838-839). Los mamíferos regulan su temperatura corporal por un mecanismo complejo de retroalimentación negativa que afecta a varios sistemas de órganos, que incluyen los sistemas nervioso, circulatorio y tegumentario.
- Adaptación a los cambios de temperatura (pp. 839-840). La aclimatación permite a los ectotermos y endotermos ajustarse a las temperaturas ambientales cambiantes a lo largo de días o semanas. La aclimatación puede incluir ajustes celulares o, en el caso de las aves y los mamíferos, ajustes de aislamiento térmico y producción de calor metabólico.
- Sopor y conservación de la energía (pp. 840-841). El sopor permite conservar la energía durante los cambios ambientales extremos. Los animales pueden entrar en sopor en invierno (hibernación), vera-

no (estivación) o durante períodos de sueño (sopor diurno). El sopor conlleva una disminución de las tasas metabólica, cardíaca y respiratoria y le permite al animal soportar en forma temporal las temperaturas desfavorables o la falta de agua o alimento.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Considere los presupuestos energéticos para un ser humano, un elefante, un pingüino, un ratón y una pitón. El _______ tendría el gasto energético anual total más alto y el _______ tendría el gasto energético más alto por unidad de masa:
 - a. Elefante; ratón.
 - b. Elefante; ser humano.
 - c. Ser humano; pinguino.
 - d. Ratón; pitón.
 - e. Pingüino; ratón.
- 2. ¿Cuál de las siguientes estructuras o sustancias está emparejada incorrectamente con un tejido?
 - a. Osteón-hueso.
 - b. Fibroblastos-músculo esquelético.
 - c. Plaquetas-sangre.
 - d. Condroitín sulfato-cartílago.
 - e. Membrana basal-epitelio.
- 3. ¿Cuál de los siguientes animales tendría un porcentaje de presupuesto energético mayor para la regulación homeostática?
 - a. Una ameba en agua dulce.
 - b. Una medusa marina.
 - c. Una serpiente en un bosque templado.
 - d. Un insecto del desierto.
 - e. Un ave del desierto.
- 4. Los músculos involuntarios que provocan contracciones similares a ondas impulsando el alimento a lo largo de nuestro intestino son:
 - a. Músculos estriados.
 - b. Músculos cardíacos.
 - c. Músculos esqueléticos.
 - d. Músculos lisos.
 - e. Músculos intercalados.
- 5. ¿Cuál de las afirmaciones siguientes acerca de la bioenergética es verdadera?
 - a. La tasa metabólica de un animal no cambia nunca.
 - b. El MB puede determinarse solo a una temperatura específica.
 - c. Los endotermos se calientan por el calor metabólico.
 - d. La TME se mide mejor inmediatamente después de que un ectotermo ha comido.
 - e. Los ectotermos y los endotermos utilizan la misma "estrategia" de energía básica.
- 6. Comparada con una célula más pequeña, una célula más grande de la misma forma tiene:
 - a. Una superficie menor.
 - b. Una superficie menor por unidad de volumen.
 - c. El mismo índice superficie/volumen.
 - d. Una distancia promedio menor entre sus mitocondrias y la fuente externa de oxígeno.
 - e. Un índice citoplasma/núcleo menor.

- 7. ¿Cuál de las siguientes *no* es una adaptación para reducir la tasa de intercambio de calor entre un animal y su medio ambiente?
 - a. Plumas o pelaje.
 - b. Vasoconstricción.
 - c. Termogénesis sin escalofríos.
 - d. Intercambiador de calor a contracorriente.
 - e. Capa de grasa.
- 8. ¿Cuál de las siguientes respuestas fisiológicas es un ejemplo de retroalimentación *positiva*?
 - a. Un aumento en la concentración sanguínea de glucosa estimula al páncreas a segregar insulina, una hormona que disminuye la glucemia.
 - b. Una concentración elevada de CO₂ en la sangre causa una respiración más rápida y profunda, que expele CO₂.
 - c. La estimulación de una célula nerviosa provoca una filtración de iones sodio hacia el interior de la célula y este influjo de sodio desencadena una filtración aun mayor de este ión.
 - d. La producción corporal de eritrocitos, que transportan oxígeno desde los pulmones a otros órganos, es estimulada por una baja concentración de oxígeno.
 - e. La hipófisis segrega una hormona llamada TSH, que estimula a la glándula tiroides a segregar otra hormona denominada tiroxina; una concentración elevada de tiroxina suprime la secreción hipofisaria de TSH.
- 9. El ingreso de energía y materiales de un animal excedería la pérdida:
 - a. Si el animal es un endotermo, que siempre debe ingerir más energía debido a su tasa metabólica elevada.
 - b. Si busca de forma activa su alimento.
 - c. Si está hibernando.
 - d. Si está creciendo y aumenta su biomasa.
 - e. Nunca, la homeostasis hace que los presupuestos energéticos y materiales siempre estén equilibrados.
- 10. Usted se encuentra estudiando un gran reptil tropical que tiene una temperatura corporal elevada y relativamente estable. ¿Cómo determina si el animal es un endotermo o un ectotermo?
 - a. Usted sabe que por su temperatura elevada y relativamente estable debe ser un endotermo.
 - b. Usted sabe que es un ectotermo porque no es un ave ní un mamífero.
 - c. Somete al reptil a diversas temperaturas en el laboratorio y encuentra que su temperatura corporal y tasa metabólica se modifican con la temperatura ambiente. Por lo tanto, concluye que es un ectotermo.

- d. Advierte que su medio ambiente tiene una temperatura elevada y relativamente estable. Debido a que su temperatura corporal concuerda con la ambiental, concluye que es un ectotermo.
- e. Mide la tasa metabólica del reptil y debido a que es más elevada que la de una especie relacionada que vive en el bosque templado, concluye que este reptil es un endotermo y la especie relacionada es ectotérmica.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

El biólogo C. Bergmann observó que los mamíferos y las aves que viven en latitudes altas son en promedio más grandes y voluminosos que las especies relacionadas que se encuentran en latitudes menores. Esta observación, a veces conocida como la regla de Bergmann, tiene excepciones, pero parece ser cierta en la mayoría de los casos. Sugiera una hipótesis evolutiva para esta "regla".

Problemas científicos

Las orugas de Primavera del Este (*Malacosoma americanum*) viven en grupos muy numerosos en nidos de seda, que construyen en los cerezos. Están entre los primeros insectos que se vuelven activos en la primavera, emergiendo de manera muy precoz en la estación, cuando la temperatura diaria fluctúa desde la helada hasta el calor intenso. Observando una colonia a lo largo del día podrá comprobar diferencias notables en el comportamiento del grupo: temprano por la mañana, las orugas negras descansan en un grupo estrechamente apretado sobre la superficie de la carpa orientada hacia el este. A media tarde se encuentra al grupo en la superficie inferior de la carpa, cada una de ellas por separado, colgando de ésta por algunas de sus patas. Proponga una hipótesis para explicar este comportamiento. ¿Cómo podría comprobar su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los investigadores médicos se hallan estudiando las posibilidades de sustitutos artificiales para los diversos tejidos humanos. Un líquido que podría servir como "sangre artificial" y una tela que podría actuar de forma temporal como piel artificial para las víctimas de quemaduras graves son algunos ejemplos. ¿En qué otras situaciones se podrían necesitar estos sustitutos eficaces en el cuerpo? ¿Por qué los tejidos reales actúan mejor? ¿Por qué no se emplean los tejidos reales si son mejores? ¿Puede pensar en otros tejidos artificiales que podrían ser útiles? ¿Qué problemas cree que tendrá su desarrollo y aplicación?

Nutrición de los animales



▲ Fig. 41-1. Seres humanos contemporáneos abasteciéndose en el mercado.

Conceptos clave

- **41-1** Los mecanismos homeostáticos administran la energía del animal
- **41-2** La dieta del animal debe aportarle esqueletos de carbono y nutrientes esenciales
- **41-3** Las principales etapas del procesamiento de los alimentos son la ingestión, la digestión, la absorción y la eliminación
- 41-4 Cada órgano del sistema digestivo de los mamíferos tiene funciones especializadas para el procesamiento de los alimentos
- 41-5 Las adaptaciones evolutivas del aparato digestivo de los vertebrados a menudo se relacionan con la dieta

Panorama general

La necesidad de alimentarse

ada comída nos recuerda que somos heterótrofos, dependientes del aporte regular de alimentos (fig. 41-1). Todos los animales comen otros organismos, muertos o vivos, enteros o en trozos. En general, los animales corresponden a una de tres categorías de alimentación. Los herbívoros, como los gorilas, el ganado, liebres y muchos caracoles, se alimentan, sobre todo, de autótrofos (plantas y algas). Los carnívoros, como los tíburones, halcones, arañas y serpientes, se alimentan de otros animales. Los omnívoros consumen animales y también productos de origen vegetal y algas. Algunos omnívoros son las cucarachas, cuervos, osos, mapaches y los seres humanos, quienes evolucionaron como cazadores, carroñeros y recolectores.

Los términos herbívoro, carnívoro y omnivoro representan los tipos de alimentos que, generalmente, consume el animal y las adaptaciones que le permiten obtener y procesar el alimento. Sin

embargo, tenga en mente que la mayoría de los animales son oportunistas y cuando no consiguen su comida habitual consumen alimentos que no están incluidos en su principal categoría dietética. Por ejemplo, el ganado vacuno y el ciervo, que son herbívoros, en ocasiones comen animales pequeños, como insectos y gusanos, o huevos de aves, junto con el pasto y otras plantas. La mayoría de los carnívoros obtienen algunos nutrientes del material vegetal que permanece en el sistema digestivo de la presa. Además, todos los animales consumen procariontes junto con sus otros tipos de alimentos.

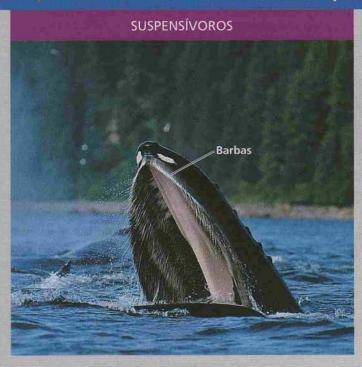
Independientemente de qué y cómo se alimenta un animal, la dieta adecuada debe satisfacer tres necesidades nutricionales: combustible (energia química) para todo el trabajo celular del organismo; la materia prima orgánica que los animales utilizan en la biosíntesis (esqueletos de carbono para producir muchas de sus propias moléculas) y nutrientes esenciales, sustancias que los animales no pueden elaborar a partir de ninguna materia prima, como las vitaminas y que, por tanto, deben obtener de los alimentos en forma prefabricada. En este capítulo examinaremos las necesidades nutricionales de los animales y exploraremos algunas de las diversas adaptaciones para la obtención y el procesamiento de los alimentos. Puede comenzar con la **figura 41-2**, que presenta cuatro mecanismos principales de alimentación de los animales.

Concepto 41-1

Los mecanismos homeostáticos administran la energía del animal

El tema de la bioenergética es esencial para nuestro estudio de la nutrición. Como tratamos en el capítulo 40, el flujo de energía hacia y desde un animal puede considerarse como un "presupuesto", siendo la producción de ATP responsable de la mayor proporción, con mucho, de los presupuestos energéticos de la mayoría de los animales. El ATP impulsa el metabolismo basal (en reposo), diversas actividades y, en endotermos, la termorregulación.

Exploración de cuatro mecanismos principales de alimentación de los animales



Muchos animales acuáticos son **suspensívoros**, que separan pequeñas partículas de alimentos del agua. Por ejemplo, esta ballena jorobada utiliza unas placas similares a un peine denominadas barbas unidas a su mandíbula superior para tamizar invertebrados y peces pequeños en enormes volúmenes de agua. Entre otros suspensívoros, las almejas y las ostras utilizan sus branquias para atrapar bocados diminutos. Los cilios empujan las partículas de alimento en una película de moco hacia la boca.

SEDIMENTÍVOROS



Oruga Heces

Los sedimentívoros son animales que viven en o sobre su fuente de alimento, consumiéndolo mientras lo recorren. Esta oruga minadora de la hoja, la larva de una polilla, come a través del mesófilo suave de una hoja de roble, y deja una marca oscura de heces en su recorrido. Otros sedimentívoros son las larvas de la mosca, que excavan en los cadáveres de animales.

FLUIDOFAGIA

Los insectos chupadores succionan líquidos ricos en nutrientes de un organismo vivo. Este mosquito ha perforado la piel de su huésped con boquillas, similares a una aguja hueca y está llenando su tracto digestivo con sangre (MEB en color). De forma similar, los áfidos extraen la savia de los vegetales. En contraste con estos insectos chupadores parasitarios, que lesionan a sus huéspedes, existen animales que los benefician. Por ejemplo, los colibries y las abejas desplazan el polen entre las flores al alimentarse de su néc-



MACROFAGIA



La mayoría de los animales se alimentan de trozos de alimentos relativamente grandes. Sus adaptaciones son diversas, como tentáculos, tenazas, garras, colmillos venenosos, mandíbulas y dientes que matan a su presa o desgarran trozos de carne o de vegetación. En esta escena asombrosa, un pitón de roca comienza la ingestión de una gacela después de matarla. Las

serpientes no pueden masticar sus alimentos en trozos y deben deglutirlas por completo, aunque la presa sea mucho más grande que el diámetro del reptil. Después de deglutir su presa, que puede tardar más de una hora, la pitón permanecerá dos semanas o más en un lugar tranquilo digiriendo su comida.

Casi toda la producción de ATP del animal se basa en la oxidación de moléculas orgánicas ricas en energía –hidratos de carbono, proteínas y grasas— en la respiración celular. Los monómeros de cualquiera de estas sustancias pueden emplearse como combustible, por lo que la mayoría de los animales "queman" proteínas solo después de haber agotado su depósito de hidratos de carbono y grasas. Las grasas son especialmente ricas en energía; la oxidación de un gramo de grasa libera cerca del doble de energía liberada por un gramo de hidrato de carbono o proteína.

Regulación de la glucosa como un ejemplo de homeostasis

Cuando un animal consume más calorías de las que necesita para producir ATP, el exceso puede utilizarse para la biosíntesis. Si el animal no está en proceso de crecimiento o de reproducción, el organismo tiende a almacenar el excedente en depósitos de energía. En los seres humanos, las células hepáticas y musculares almacenan energía en forma de glucógeno, polímero formado por muchas unidades de glucosa (fig. 5-6b). La glucosa es un combustible importante para las células, y su metabolismo, regulado por acción hormonal, es un ejemplo importante de homeostasis

(fig. 41-3). Cuando los depósitos de glucógeno del organismo están llenos y la ingesta calórica es superior al gasto calórico, el exceso, habitualmente, se almacena como grasa.

Cuando se gastan más calorías que las consumidas, debido quizás a ejercicio intenso sostenido o a falta de alimentos, el combustible se extrae de los depósitos de almacenamiento y se oxida. Esto puede producir un descenso ponderal del animal. El organismo del ser humano, generalmente, gasta primero el glucógeno hepático y luego utiliza el glucógeno muscular y la grasa. La mayoría de los individuos sanos, incluso si no son obesos, tienen suficiente grasa almacenada para su mantenimiento durante varias semanas de inanición (las necesidades energéticas promedio del ser humano pueden ser cubiertas mediante la oxidación de sólo 0,3 kg de grasa al día).

Desequilibrio calórico

El desequilibrio del presupuesto de energía durante períodos prolongados produce problemas graves. La dieta del ser humano o de otro animal con deficiencia crónica de calorías origina desnutrición calórica. En esta condición, los depósitos de glucógeno y grasa se han utilizado hasta agotarlos, el organismo comienza a descomponer sus propias proteínas como combustible, el tamaño de los músculos empieza a disminuir y el cerebro puede sufrir deficiencia de proteínas. Finalmente, se producirá la muerte cuando la ingesta de energía es inferior a los gastos energéticos. Incluso si el individuo con desnutrición calórica intensa sobrevive, algunos daños pueden ser irreversibles. Debido a que la

1 Cuando aumenta el nivel de glucosa en sangre, una glándula denominada páncreas segrega insulina, una hormona, a la sangre. 2 La insulina aumenta el transporte de glucosa hacia ESTÍMULO: el interior de las células del el nivel de glucosa organismo y estimula el en sangre aumenta almacenamiento de glucosa como glucógeno en las después de comer. células hepáticas y musculares. Como Homeostasis: consecuencia, disminuye el 90 mg glucosa/ nivel de glucosa en sangre. 100 ml sangre 4 El glucagón promueve la degradación del ESTÍMULO: glucógeno en el el nivel de glucosa en sangre higado y la disminuye por debajo liberación de glucosa del valor de referencia. el nivel de glucosa en 3 Cuando disminuye el nivel de glucosa en sangre, el páncreas secreta la hormona glucagón, que se opone al efecto de la insulina.

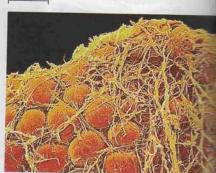
▲ Fig. 41-3. Regulación homeostática del combustible celular. Después de la digestión de una comida, la glucosa y otros monómeros son absorbidos a la sangre desde el tracto digestivo. El organismo del ser humano regula la utilización y el almacenamiento de glucosa, un combustible celular fundamental. Estos circuitos reguladores son ejemplos del control de regulación que introdujimos en el capítulo 40.

dieta basada en un solo producto como arroz o maíz, a menudo puede proporcionar calorías suficientes, la desnutrición calórica generalmente es común solo donde sequías, guerras u otras crisis alteran de manera considerable el suministro de alimentos. La anorexia nerviosa constituye otra causa de desnutrición calórica, un trastorno de la alimentación en el que quienes lo sufren (en su mayoría mujeres) se someten a desnutrición compulsiva para lograr bajar de peso.

Los efectos nocivos también se deben a la ingesta excesiva de alimentos. En los Estados Unidos y otras naciones ricas, la sobrealimentación, u obesidad, es un problema cada vez más común. El cuerpo humano acumula grasas (fig. 41-4); tiende a almacenar cualquier exceso de moléculas de grasa obtenidas del alimento en lugar de utilizarlas como combustible. Por el contra-

100 µm

Fig. 41-4. Adipocitos del abdomen de un ser humano. Hebras de tejido conectivo (amarillo) mantienen a las células adiposas que almacenan grasa (MEB coloreada).



rio, cuando una persona consume un exceso de hidratos de carbono, el organismo tiende a aumentar su tasa de oxidación de estos elementos. Por tanto, la cantidad de grasa de la dieta puede tener un efecto más directo en el aumento ponderal que la cantidad de hidratos de carbono de la dieta.

La obesidad como un problema de salud en el ser humano

La Organización Mundial de la Salud actualmente considera a la obesidad como un problema sanitario global importante. En muchos países la mayor disponibilidad de alimentos que engordan se combina con los estilos de vida más sedentarios produciendo un incremento del peso. En los Estados Unidos el porcentaje de obesos se duplicó hasta el 30% en las dos últimas décadas y otro 35% tiene sobrepeso. Los problemas de sobrepeso, a menudo, comienzan en una edad temprana; el 15% de los niños y adolescentes poseen sobrepeso.

La obesidad contribuye a varios problemas de salud, como diabetes, cáncer de colon y mama y enfermedades cardiovasculares que pueden producir infartos de miocardio y accidentes cerebrovasculares. De acuerdo con el cálculo global, la obesidad es un factor relacionado con 300 000 muertes anuales sólo en los Estados Unidos.

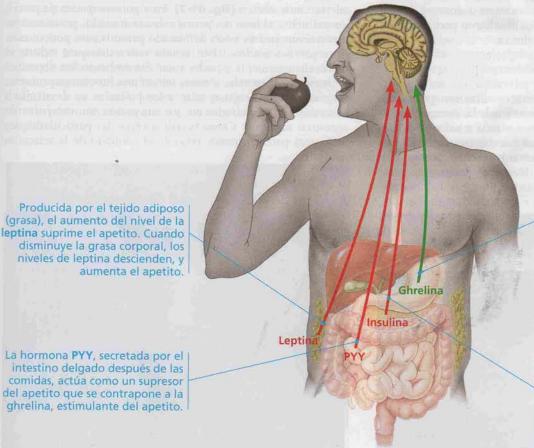
La epidemia de obesidad ha estimulado el aumento de las investigaciones sobre las causas y los tratamientos posibles de los

problemas del control ponderal. Los investigadores ya han descubierto varios mecanismos que ayudan a regular el peso corporal. A largo plazo, estos mecanismos homeostáticos son circuitos de regulación que controlan el almacenamiento y metabolismo de la grasa en el organismo. Y varias de las señales químicas denominadas hormonas regulan el apetito a corto y largo plazo, al afectar al "centro de la saciedad" en el cerebro (fig. 41-5).

La herencia es un factor importante en la obesidad. La mayoría de las hormonas reguladoras del peso son polipéptidos (proteínas) y los investigadores han identificado docenas de genes que las codifican. Esta conexión permite explicar por qué a ciertas personas les cuesta tanto controlar su peso, mientras que otras pueden comer grandes cantidades sin aumentar un kilo.

Mientras los investigadores continúen estudiando los genes y las vías de señalización que regulan el peso, podemos tener cierto optimismo sobre que los obesos con defectos hereditarios en estos mecanismos de control de peso algún día puedan ser tratados con una nueva generación de fármacos. Pero hasta ahora, la diversidad de defectos en los sistemas complejos que regulan el peso dificulta el desarrollo de tratamientos útiles y que carezcan de efectos adversos graves.

La complejidad del control del peso en los seres humanos se evidencia en los estudios sobre la hormona leptina, uno de los reguladores principales del apetito en mamíferos. La leptina es producida por las células adiposas (grasas). Con el aumento del te-



Secretada por la pared gástrica, la grelina es una de las señales que desencadena sensaciones de hambre al acercarse las horas de la comida. En quienes efectúan dietas y disminuyen de peso, el nivel de ghrelina aumenta, lo que puede ser un motivo de que sea tan difícil el mantenimiento de una dieta.

La hormona PYY, secretada por el intestino delgado después de las comidas, actúa como un supresor del apetito que se contrapone a la ghrelina, estimulante del apetito.

El aumento del nivel sanguineo de azúcar después de una comida estimula la secreción de insulina por parte del páncreas (véase la figura 41-3). Además de sus otras funciones, la insulina suprime el apetito mediante su acción sobre el cerebro.

Fig. 41-5. Algunas de las hormonas reguladoras del apetito. Secretadas por diversos órganos y tejidos, las hormonas llegan al cerebro a través de la circulación sanguínea. Las hormonas actúan en una región del cerebro que a su vez controla el "centro de la saciedad", que genera los impulsos nerviosos que nos hacen sentir hambre o saciedad. La flecha verde indica un estimulante del apetito; las flechas rojas representan los supresores del apetito.

jido adiposo, se elevan los niveles de leptina en sangre, lo que normalmente le indica al cerebro que inhiba el apetito (fig. 41-5). Éste es uno de los mecanismos de regulación que evita que la mayoría de las personas se conviertan en obesas a pesar de tener acceso a alimentos en abundancia. En contraste, la pérdida de la grasa corporal disminuye los niveles de leptina, mandando señales al cerebro para que aumente el apetito. Los ratones que heredan un defecto en el gen de la leptina se vuelven obesos (fig. 41-6). Los investigadores observaron que pueden tratar a estos ratones obesos con inyecciones de leptina.

El descubrimiento de la mutación que produce la deficiencia de leptina en ratones fue una noticia importante y al principio generó mucho entusiasmo en quienes realizan investigaciones sobre la obesidad, ya que los seres humanos también tienen el gen de la leptina. De hecho, los niños obesos que heredan una forma mutante del gen de la leptina bajan de peso después del tratamiento con leptina. Sin embargo, son relativamente pocos los obesos que presentan estos defectos en la producción de leptina. La mayoría de los seres humanos obesos exhibe un nivel anormalmente elevado de leptina que, después de todo, es producida por el tejido adiposo. Por algún motivo, el centro de saciedad del cerebro no responde a los niveles elevados de leptina en muchos obesos. Una de las hipótesis plantea que en los seres humanos, quizás en contraste con muchos otros mamíferos, la función primaria del sistema de la leptina no es impedir el aumento de peso. Al contrario, es posible que la función principal del sistema de la leptina sea estimular el apetito e impedir el descenso de peso cuando el nivel de la hormona disminuye debido a la falta de grasa corporal. Este matiz fisiológico podría ser una consecuencia de nuestra historia evolutiva.

Obesidad y evolución

A la mayoría de nosotros nos apetecen alimentos grasos, como patatas fritas, hamburguesas, queso y helado. Aunque la acumulación de grasa puede ser peligroso para la salud en la actualidad, puede haber*sido ventajosa en nuestro pasado evolutivo. En los últimos siglos, muchas personas han tenido acceso a un aporte de alimentos hipercalóricos. Nuestros ancestros de la sabana africana eran recolectores y cazadores que, probablemente, sobrevivieron a la base de semillas y otros productos vegetales, una dieta que solo ocasionalmente era suplementada mediante la caza o la recolección de los restos de animales cazados por otros

▲ Fig. 41-6. Roedor voraz. El ratón obeso de la izquierda tiene un defecto en el gen que normalmente produce leptina, una hormona supresora del apetito.

depredadores. En esa fase de abundancia o hambruna, la selección natural pudo haber favorecido a individuos con una fisiología que les inducía a "atiborrarse" de alimentos grasos en aquellas ocasiones excepcionales en que esos placeres abundaban. Estos individuos con genes que estimulaban el almacenamiento de moléculas de alta energía durante los períodos de disponibilidad de alimentos tuvieron más probabilidades de sobrevivir a las hambrunas en comparación con sus homólogos más delgados. Por consiguiente, tal vez nuestro gusto actual por las grasas, que contribuye a la epidemia de obesidad es, en parte, un vestigio evolutivo de tiempos con menor nutrición. Por supuesto, la mayoría de nosotros en la actualidad sólo "recolectamos y cazamos" en centros de alimentación y supermercados.

Lo que parece para nosotros un exceso de grasa corporal, realmente, puede ser favorable en otras especies animales. Por ejemplo, los albatros (petreles) deben volar grandes distancias para encontrar alimento. La mayoría de los alimentos que el petrel le lleva a sus polluelos son muy ricos en lípidos. Esto minimiza el peso del alimento que debe ser transportado durante los prolongados viajes de recolección (recuerde que la grasa tiene el doble de calorías por gramo que otros combustibles). Sin embargo, además de energía, los polluelos de petrel en desarrollo requieren muchas proteínas para la elaboración de tejidos nuevos. Su dieta grasosa tiene una cantidad relativamente baja de proteínas, por lo que para obtener todas las proteínas que necesitan, los polluelos deben consumir muchas más calorías de las que queman en el metabolismo y, en consecuencia, se vuelven muy obesos (fig. 41-7). En algunas especies de petrel, los polluelos, al final del período de crecimiento, pesan mucho más que sus padres y son demasiado pesados para poder volar. Estos jóvenes gordos deben ayunar varios días para reducir el peso suficientemente y poder volar. Sin embargo, los depósitos de grasa en los petreles jóvenes tienen una función importante; las reservas de energía ayudan a los polluelos en desarrollo a sobrevivir en los períodos en que sus padres son incapaces de encontrar alimento. Como sucede a veces, las particularidades biológicas parecen menos raras en el contexto de la selección natural.



▲ Fig. 41-7. Petrel regordete. Demasiado pesado para volar, este polluelo de petrel (derecha) tendrá que perder peso antes de partir. Mientras tanto, su grasa almacenada le proporciona energía durante los períodos en los que sus padres no pueden proporcionarle suficiente alimento.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿En qué sentido el peso corporal estable es un tema de contabilidad calórica?
- 2. Explique cómo es posible que alguien se convierta en obeso incluso cuando su consumo de grasa en la dieta es relativamente bajo en comparación con la ingesta de hidratos de carbono.
- 3. Después de analizar la figura 41-5, explique cómo se complementan las hormonas PYY y leptina en la regulación del peso corporal.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 41-2

La dieta del animal debe aportarle esqueletos de carbono y nutrientes esenciales

Además de proporcionar el combustible para la producción de ATP, la dieta de un animal también debe suministrar toda la materia prima requerida para la biosíntesis. Para sintetizar las moléculas complejas necesarias para el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción, el animal debe obtener precursores orgánicos (esqueletos de carbono) de los alimentos. Con una fuente de carbono orgánico (como el azúcar) y una fuente de nitrógeno orgánico (generalmente, aminoácidos provenientes de la digestión de proteínas), los animales pueden fabricar una gran variedad de moléculas orgánicas: hidratos de carbono, proteínas y lípidos.



▲ Fig. 41-8. Obtención de nutrientes esenciales. Un caribú, un herbívoro ártico, mastica la cornamenta desechada por otro animal. La cornamenta y los huesos del esqueleto contienen fosfato de calcio, y la osteofagia ("consumo de hueso") es común entre los herbívoros que habitan donde el suelo y las plantas presentan deficiencia de fósforo. Los animales requieren fósforo como nutriente mineral para la elaboración de ATP, ácidos nucleicos, fosfolípidos y huesos.

Además del combustible y de los esqueletos de carbono, la dieta de un animal también requiere el suministro de nutrientes esenciales. Éstos son materiales que deben sintetizarse porque las células de los animales no pueden elaborarlas a partir de materia prima. Algunos de estos materiales son esenciales para todos los animales, pero otros sólo son necesarios para ciertas especies. Por ejemplo, el ácido ascórbico (vitamina C) es un nutriente esencial para los seres humanos y otros primates, cobayos y algunas aves y serpientes, pero no para la mayoría de los animales.

Un animal cuya dieta carece de uno o más nutrientes esenciales se denomina desnutrido (recuerde que el que presenta desnutrición calórica experimenta deficiencia de calorías). Por ejemplo, el ganado vacuno y otros animales herbívoros pueden experimentar deficiencia de minerales si se alimentan de plantas que crecen en suelos que carecen de minerales fundamentales (fig. 41-8). La desnutrición es mucho más común que la desnutrición calórica en las poblaciones de seres humanos e, incluso, es posible que un individuo sobrealimentado (obeso) esté desnutrido.

Existen cuatro clases de nutrientes esenciales: aminoácidos esenciales, ácidos grasos esenciales, vitaminas y minerales.

Aminoácidos esenciales

Los animales requieren 20 aminoácidos para sintetizar proteínas, y la mayoría de las especies animales puede sintetizar aproximadamente la mitad, siempre y cuando su dieta incluya nitrógeno orgánico. El resto, los aminoácidos esenciales, deben obtenerse de los alimentos sintéticos. Hay ocho aminoácidos esenciales para la dieta del ser humano adulto (un noveno, la histidina, también es esencial para los lactantes); los mismos aminoácidos son esenciales para la mayoría de los animales.

Una dieta que proporciona cantidades insuficientes de uno o más aminoácidos esenciales produce una forma de desnutrición conocida como deficiencia de proteínas (fig. 41-9). Éste es el tipo más común de desnutrición en los seres humanos. Las víctimas, generalmente, son niños, quienes, si sobreviven a la primera infancia, tienden a sufrir retraso en el desarrollo físico y, tal vez, mental. En una variante de desnutrición por deficiencia de proteínas, denominada kwashiorkor, la dieta proporciona calorías

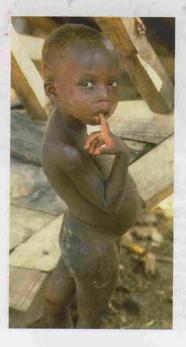


Fig. 41-9. Kwashiorkor (deficiencia de proteínas) en un niño haitiano. La inflamación (edema) abdominal es un efecto osmótico. La capacidad de la sangre para captar agua de la cavidad corporal mediante osmosis está reducida debido a la deficiencia de proteínas sanguíneas (solutos).

849

suficientes pero la deficiencia de proteínas es considerable (fig. 41-9). El síndrome se denomina kwashiorkor debido a una palabra de Ghana que significa "rechazado", como referencia a los casos en los que la desnutrición comienza cuando el niño deja de ser amamantado.

Las fuentes más fiables de aminoácidos esenciales son la carne, los huevos, el queso y otros productos de origen animal. Las proteínas de los animales son "completas", lo que significa que proporcionan todos los aminoácidos esenciales en sus proporciones apropiadas. La mayoría de las proteínas vegetales son "incompletas", ya que carecen de uno o más aminoácidos esenciales. El maíz, por ejemplo, carece del aminoácido lisina. Las personas forzadas por necesidad económica u otras circunstancias a obtener casi todas sus calorías del maíz exhibirán síntomas de deficiencia proteica, al igual que quienes consumen sólo arroz, trigo y patatas. Este problema se puede evitar mediante la inges-

Aminoácidos esenciales para los adultos



▲ Fig. 41-10. Aminoácidos esenciales de una dieta vegetariana. El ser humano adulto puede obtener todos los aminoácidos esenciales mediante el consumo de una comida con maíz y judías.



▲ Fig. 41-11. Almacenamiento de proteínas para el crecimiento. Los pingüinos, como ésta Adelia de la Antártida, deben elaborar proteínas nuevas en abundancia cuando mudan (crecimiento de plumas nuevas). Debido a la pérdida temporal de su capa aislante de plumas, los pingüinos no pueden nadar —ni alimentarse— durante la muda. ¿Cuál es la fuente de aminoácidos para la producción de proteínas de las plumas. Antes de la muda, el pingüino aumenta notablemente su masa muscular. Posteriormente el pingüino descompone las proteínas musculares extra que suministran los aminoácidos para el crecimiento de plumas nuevas.

ta de una combinación de alimentos de origen vegetal que se complementan para proporcionar todos los aminoácidos esenciales (fig. 41-10). La mayoría de las culturas, por ensayo y error, desarrolló dietas equilibradas que evitan la deficiencia proteica.

Algunos animales cuentan con adaptaciones que les ayudan en los períodos en los que sus organismos requieren cantidades extraordinarias de proteínas. Por ejemplo, los pingüinos pueden utilizar sus proteínas musculares como fuente de aminoácidos para sintetizar nuevas proteínas cuando reemplazan sus plumas después de la muda (fig. 41-11).

Ácidos grasos esenciales

Los animales pueden sintetizar la mayoría de los ácidos grasos que requieren. Los ácidos grasos esenciales, los que no se pueden sintetizar, son ciertos ácidos grasos no saturados (ácidos grasos con doble enlace; figura 5-12). En los seres humanos, por ejemplo, el ácido linoleico debe estar presente en la dieta. Este ácido graso esencial es necesario para la síntesis de algunos fosfolípidos de membrana. Las dietas de los seres humanos y de otros animales, generalmente, proporcionan cantidades importantes de ácidos grasos esenciales y, por tanto, las deficiencias son excepcionales.

Vitaminas

Las vitaminas son moléculas orgánicas necesarias en la dieta en cantidades bastante reducidas en comparación con las sumas relativamente grandes de aminoácidos y ácidos grasos esenciales. Pueden ser suficientes cantidades muy reducidas de vitaminas, aproximadamente, 0,01 a 100 mg diarios, según la vitamina. Sin embargo, las deficiencias vitamínicas pueden producir problemas graves.

Hasta ahora se han identificado 13 vitaminas esenciales para el ser humano. Tienen funciones fisiológicas extremadamente diversas. Las vitaminas se agrupan en dos categorías: vitaminas hidrosolubles y liposolubles (cuadro 41-1). Las vitaminas hidrosolubles comprenden el complejo B, que consta de varios compuestos que, en general, funcionan como coenzimas en procesos metabólicos clave. La vitamina C, también hidrosoluble, es necesaria para la producción de tejido conectivo. Los excesos de vitaminas hidrosolubles se excretan en la orina, y las sobredosis moderadas de estas vitamina probablemente son inofensivas.

Las vitaminas liposolubles son la A, D, E y K. Tienen una gran variedad de funciones. La vitamina A se incorpora a los pigmentos visuales del ojo. La vitamina D participa en la absorción del calcio y en la formación del hueso. La función de la vitamina E todavía no se conoce bien, pero (junto con la vitamina C) parece proteger a los fosfolípidos de las membranas de la oxidación (probablemente haya visto anuncios sobre suplementos vitamínicos que contienen la vitamina E como "antioxidante"). La vitamina K es necesaria para la coagulación de la sangre. El exceso de vitaminas liposolubles no se excreta sino que se deposita en la grasa corporal, por lo que el consumo en exceso puede producir acumulación de estos compuestos a niveles tóxicos.

El tema de las dosis de las vitaminas ha despertado un debate científico y popular muy acalorado. Algunos autores consideran que es suficiente alcanzar las ingestas diarias recomendadas (IDR), los consumos de nutrientes propuestos por nutricionistas para el mantenimiento de la salud. Otros piensan que las IDR son muy bajas para ciertas vitaminas, y una parte de estas personas piensa, probablemente de forma errónea, que las grandes dosis de vitaminas confieren beneficios para la salud. Las investigaciones distan de estar completas y la polémica continúa, en especial,

Vitaminas	Principales fuentes dietéticas	Algunas de las principales funciones en el organismo	Posibles síntomas de deficiencia o de exceso extremo
Vitaminas hidrosolu- bles		THE WALL STREET	
Vitamina B ₁ (tiamina)	Cerdo, legumbres, maní, granos enteros	Coenzima utilizada en la eliminación de CO ₂ de los compuestos orgánicos	Beriberi (trastornos neurológicos, emaciación, anemia)
Vitamina B ₂ (riboflavina)	Productos lácteos, granos enri- quecidos, verduras	Componente de las coenzimas FAD y FMN	Lesiones cutáneas, como grietas en las comisuras de la boca
Niacina	Nuez, carnes, granos	Componente de las coenzimas NAD+ y NADP+	Lesiones cutáneas y digestivas, trastornos neu- rológicos; dano hepático
Vitamina B ₆ (piridoxina)	Carnes, verduras, granos enteros	Coenzima utilizada en el metabolismo de los aminoácidos	Irritabilidad, convulsiones, sacudidas muscu- lares, anemia: marcha inestable, hipoestesia de pies, coordinación deficiente
Ácido pantoténico	La mayoría de los alimentos: carnes, productos lácteos, gra- nos enteros, etc.	Componente de la coenzima A	Fatiga, hipoestesia, parestesias en manos y pies
Ácido fólico (folacina)	Verduras verdes, naranjas, nuez, legumbres, granos enteros	Coenzima en el metabolismo de los ácidos nucleicos y de los aminoácidos	Anemia, problemas digestivos: puede enmas- carar la deficiencia de vitamina B ₁₂
Vitamina B ₁₂	Carnes, huevos, productos lác- teos	Coenzima en el metabolismo de los ácidos nucleicos; maduración de los eritrocitos	Anemia, trastornos del sistema nervioso
Biotina	Legumbres, otras verduras, carnes	Coenzima en la síntesis de grasa, glucóge- no y aminoácidos	Dermatitís escamosa, trastornos neuromusculares
Vitamina C (ácido as- córbico)	Frutas y verduras, especialmente, cítricos, brócoli, col, tomates, pimientos verdes	Utilizada en la síntesis de colágeno (como para hueso, cartílago, encías); antioxidante; ayuda en la destoxificación; mejora la absorción del hierro	Escorbuto (degeneración de la piel, dientes, vasos sanguíneos), debilidad, retraso en la ci catrización de heridas, alteración de la inmunidad: trastorno digestivo
Vitaminas liposolubles	Company of the Party of the Par	Manual Cold - Assembly Cold -	ALL COMMENTS OF THE PARTY OF TH
Vitamina A (retinol)	Provitamina A (betacaroteno) en verduras verde oscuro y ana- ranjadas y en frutas; retinol en productos lácteos	Componente de los pigmentos visuales; mantenimiento de los tejidos epiteliales; antioxidante; ayuda a evitar el daño a las membranas celulares	Trastornos visuales, descamación y sequedad cutánea: cefalea, irritabilidad, vómitos, caída del cabello, visión borrosa, lesión hepática y osea
Vitamina D	Productos lácteos, yema de hue- vo (también elaborada en la piel del ser humano en presen- cia de la luz solar)	Ayuda en la absorción y utilización de cal- cio y fósforo; promueve el crecimiento del hueso	Raquitismo (deformaciones óseas) en niños, ablandamiento óseo en adultos: lesión cere- bral, cardiovascular y renal
Vitamina E (tocoferol)	Aceites vegetales, nuez, semillas	Antioxidante; ayuda a evitar la lesión a las membranas celulares	Ninguno está bien documentado en seres humanos, posiblemente anemia
Vitamina K (filoquino-	Verduras verdes, té (también ela- borada por las bacterias cólicas)	Importante en la coagulación de la sangre	Coagulación sanguínea defectuosa: lesión he- patica y anemia

respecto de las dosis óptimas de las vitaminas C y E. En este momento, todo lo que podemos decir con cierta certeza es que las personas que consumen una dieta equilibrada no suelen experimentar síntomas de deficiencia vitamínica.

Minerales

Los minerales son nutrientes inorgánicos simples, generalmente necesarios en pequeñas cantidades, desde menos de 1 mg a cerca de 2 500 mg diarios (cuadro 41-2, en la página siguiente). Al igual que las vitaminas, los requerimientos de minerales

varían en las diferentes especies animales. Los seres humanos y otros vertebrados requieren cantidades relativamente importantes de calcio y fósforo para la elaboración y el mantenimiento del hueso. El calcio también es necesario para el funcionamiento normal de los nervios y los músculos, y el fósforo también es un ingrediente del ATP y de los ácidos nucleicos. El hierro es un componente de los citocromos que participan en la respiración celular (fig. 9-13) y de la hemoglobina, la proteína de los eritrocitos que capta oxígeno. El magnesio, el hierro, el cinc, el cobre, el manganeso, el selenio y el molibdeno son cofactores que forman parte de la estructura de algunas enzimas; el magnesio, por

Mineral	Principales fuentes en la dieta	Algunas de las principales funciones en el organismo	Posibles síntomas de deficiencia*
Calcio (Ca)	Productos lácteos, verduras de color verde oscuro, legumbres	Formación de hueso y dientes, coagula- ción sanguinea, función nerviosa y muscular	Retraso de crecimiento, posiblemente pérdida de masa ósea
Fósforo (P)	Productos lácteos, carnes, granos	Formación de huesos y dientes, equili- brio ácido-base, síntesis de nucleótidos	Debilidad, pérdida de minerales del hueso, pérdida de calcio
Azufre (S)	Proteínas de diversas fuentes	Componente de ciertos aminoácidos	Síntomas de deficiencia de proteínas
Potasio (K)	Carnes, productos lácteos, muchas frutas y vegetales, granos	Equilibrio ácido-base, equilibrio del agua, función nerviosa	Debilidad muscular, parálisis, náuseas, insuficiencia cardíaca
Cloro (Cl)	Sal de mesa	Equilibrio ácido-base, formación de jugo gástrico, función nerviosa, equilibrio osmótico	Calambres musculares, disminución del apetito
Sodio (Na)	Sal de mesa	Equilibrio ácido-base, equilibrio del agua, función nerviosa	Calambres musculares, disminución del apetito
Magnesio (Mg)	Granos enteros, vegetales de hoja verde	Cofactor; bioenergia del ATP	Trastornos del sistema nervioso
Hierro (Fe)	Carnes, huevos, legumbres, granos enteros, verduras de hoja verde	Componente de la hemoglobina y de transportadores de electrones en el metabolismo energético; cofactor enzimático	Anemia por deficiencia de hierro, debi- lidad, alteración de la inmunidad
Fluor (F)	Agua, té, mariscos y pescados	Mantenimiento de la estructura dentaria (y probablemente de la ósea)	Mayor frecuencia de caries
Cinc (Zn)	Carnes, mariscos, granos	Componente de ciertas enzimas digestivas y de otras proteínas	Alteración del crecimiento, dermatitis escamosa, trastornos reproductivos, alteración de la inmunidad
Cobre (Cu)	Mariscos, nuez, legumbres, carnes de los organos	Cofactor enzimático en el metabolismo del hierro, síntesis de melanina, trans- porte de electrones	Anemia, cambios óseos y cardiovasculares
Manganeso (Mn)	Nuez, granos, verduras, frutas, té	Cofactor enzimático	Hueso y cartílago anómalos
Yodo (I)	Mariscos, productos lácteos, sal yodada	Componente de las hormonas tiroideas	Bocio (agrandamiento de la tiroides)
Cobalto (Co)	Carnes y productos lácteos	Componente de la vitamina B ₁₂	Ninguno, excepto deficiencia de B ₁₂
Selenio (Se)	Mariscos y pescados carnes, granos enteros	Cofactor enzimático, función antioxidan- te en estrecha asociación con la vitami- na E	Dolor muscular, posible deterioro del músculo cardíaco
Cromo (Cr)	Levadura de cerveza, higado, mariscos y pescados, carnes, algunas verduras	Participa en el metabolismo energético y en el de la glucosa	Alteración del metabolismo de la glu- cosa
Molibdeno (Mo)	Legumbres, granos, algunas verduras	Cofactor enzimático	Trastorno en la excreción de compues- tos que contienen nitrógeno

^{*}Todos estos minerales también son nocivos cuando se consumen en exceso.

ejemplo, está presente en las enzimas que dividen al ATP. Los vertebrados necesitan yodo para la producción de las hormonas tiroideas, que regulan la tasa metabólica. El sodio, el potasio y el cloro son importantes para el funcionamiento nervioso y también para el mantenimiento del equilibrio osmótico entre las células y el líquido intersticial.

La mayoría de las personas consume mucha más sal (cloruro de sodio) de la que necesita. Por ejemplo, el estadounidense promedio consume suficiente sal como para proporcionar 20 veces la cantidad de sodio requerida. Parte de esta sal está escondida en alimentos elaborados, envasados, incluso en los que no son salados. La ingesta de un exceso de sal o de otros minerales puede alterar el equilibrio homeostático y producir efectos adversos tóxicos. Por ejemplo, el exceso de sodio se asocia con la elevación de la presión arterial, y el exceso de hierro puede producir daño hepático.

En la siguiente sección desviaremos la atención de los requerimientos nutricionales a la forma en que los animales procesan su comida.

Evaluación de conceptos

- 1. Compare desnutrición calórica con desnutrición.
- 2. Explique la forma en que una dieta vegetariana equilibrada puede proporcionar todos los aminoácidos esenciales.
- 3. Compare las vitaminas con los minerales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 41-3

Las principales etapas del procesamiento de los alimentos son la ingestión, la digestión, la absorción y la eliminación

Comenzamos nuestro estudio sobre nutrición analizando los diversos mecanismos de alimentación que evolucionaron en los animales (fig. 41-2). Pero la **ingestión**, el acto de comer, sólo es la primera etapa en el procesamiento del alimento. El material orgánico en los alimentos consta, principalmente, de proteínas, grasas e hidratos de carbono en forma de almidón y otros polisacáridos. Los animales no pueden utilizar estas macromoléculas directamente por dos razones. En primer lugar, los polímeros son demasiado grandes para atravesar las membranas y penetrar en las células del animal. En segundo término, las macromoléculas que componen al animal no son idénticas a las de su alimento. Sin embargo, en la síntesis de sus macromoléculas, todos los organismos utilizan monómeros comunes. Por ejemplo, la soja, las moscas de la fruta y los seres humanos ensamblan sus proteínas con los mismos 20 aminoácidos.

La digestión, la segunda etapa del procesamiento del alimento, comprende el proceso de descomposición en moléculas suficientemente pequeñas como para que el organismo las absorba (fig. 41-12). La digestión dívide a las macromoléculas en sus componentes monómeros, que el animal utiliza para elaborar sus propias moléculas o como combustible para la producción de ATP. Los polisacáridos y disacáridos se dividen en azúcares simples; las grasas se digieren formando glicerol y ácidos grasos, las proteínas se dividen en aminoácidos y los ácidos nucleicos, en nucleótidos.

Recuerde (capítulo 5), que una célula forma una macromolécula mediante la unión de monómeros; lo hace mediante la eliminación de una molécula de agua por cada enlace covalente nuevo que forma. La digestión revierte este proceso mediante la ruptura de enlaces con la adición de agua (fig. 5-2). Este proce-

so de escisión se denomina hidrólisis enzimática. Una variedad de enzimas hidrolíticas cataliza la digestión de cada tipo de macromoléculas presente en los alimentos. La digestión química, generalmente, va precedida por la fragmentación mecánica del alimento, por ejemplo, mediante la masticación. La desintegración de la comida en trozos más pequeños aumenta el área superficial expuesta a los jugos digestivos que contienen enzimas hidrolíticas.

Las últimas dos etapas del procesamiento del alimento se producen después de su digestión. En la tercera etapa, la absorción, las células del animal captan (absorben) moléculas pequeñas, como aminoácidos y azúcares simples, del compartimento digestivo. Y finalmente se produce la eliminación, cuando el material no digerido sale del compartimento digestivo (fig. 41-12).

Compartimentos digestivos

¿Cómo desarrollan los animales sus procesos digestivos en los alimentos sin digerir sus propias células y tejidos? Después de todo, las enzimas digestivas hidrolizan los mismos materiales biológicos (proteínas, lípidos y hidratos de carbono) de los que están formados los animales, y ¡obviamente es importante evitar la digestión de uno mismo! La mayoría de los animales reduce el riesgo de autodigestión mediante el procesamiento de los alimentos en compartimentos especializados.

Digestión intracelular

Las vacuolas alimentarias –orgánulos celulares en los que las enzimas hidrolíticas descomponen los alimentos sin la digestión del citoplasma celular– son los compartimentos digestivos más simples. Esta digestión dentro de la célula, denominada digestión intracelular, comienza después de que la célula engloba el alimento por fagocitosis o pinocitosis (fig. 7-20). Las nuevas vacuolas alimentarias se fusionan con los lisosomas, que son orgánulos que contienen enzimas hidrolíticas. Así, se mezcla el alimento con las enzimas y permite que la digestión se produzca de forma segura en un compartimento que está rodeado por una membrana protectora. Las esponjas son excepcionales entre los animales, debido a que digieren su alimento por completo mediante el mecanismo intracelular (fig. 33-4).

Digestión extracelular

En la mayoría de los animales se produce algo de hidrólisis mediante la **digestión extracelular**, la descomposición del alimento fuera de las células. La digestión extracelular se produce en los compartimentos que se continúan con el exterior del organismo del animal. La posesión de una cavidad extracelular para la digestión le permite al animal devorar presas mucho más grandes que las que puede ingerir mediante la fagocitosis y digerir intracelularmente.

Muchos animales con estructuras corporales relativamente simples tienen un saco digestivo con una sola abertura. Esta bolsa, denominada **cavidad gastrovascular**, cumple las funciones

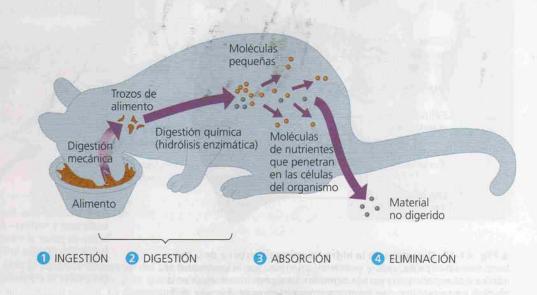
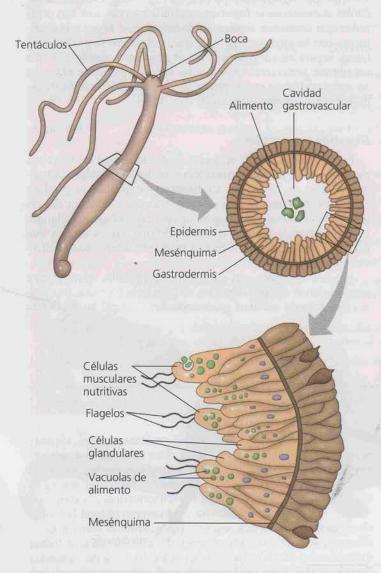


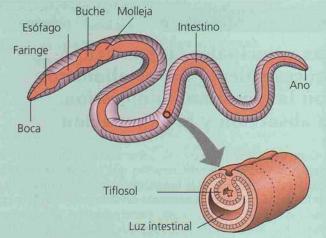
Fig. 41-12. Las cuatro etapas del procesamiento de los alimentos.

853

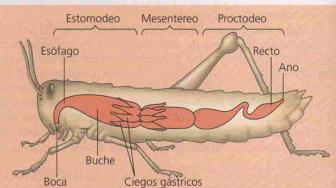
de digestión y distribución de nutrientes en el organismo (por ello, la parte vascular del término). Los cnidarios denominados hidras ofrecen un buen ejemplo del funcionamiento de la cavidad gastrovascular. Las hidras son carnívoros que pinchan a las presas con orgánulos especializados denominados nematocistos y luego utilizan tentáculos para empujar el alimento por su boca hacia la cavidad gastrovascular (fig. 41-13). Las células glandulares especializadas de la gastrodermis, la capa de tejido que envuelve a la cavidad, segregan enzimas digestivas que descomponen los tejidos blandos de la presa en porciones diminutas. Otras células gastrodérmicas, denominadas células musculares nutritivas, rodean estas partículas de alimento y gran parte de la hidrólisis real de las macromoléculas se produce intracelularmente, como en las esponjas. Después de que la hidra ha digerido el alimento, los materiales sin digerir que permanecen en la cavidad gastrovascular, como los exoesqueletos de crustáceos pequeños, se eliminan a través de la única apertura, que desempeña el do-



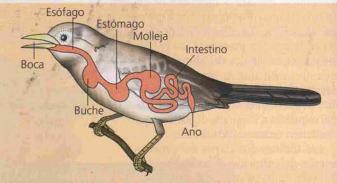
▲ Fig. 41-13. Digestión de la hidra. La epidermis externa de la hidra tiene funciones protectoras y sensitivas, mientras que la gastrodermis interna está especializada para la digestión. La digestión comienza en la cavidad gastrovascular y se completa intracelularmente después de la incorporación de pequeñas partículas de alimento por las células gastrodérmicas.



(a) Lombriz. El tracto digestivo de la lombriz incluye una faringe muscular que succiona el alimento a través de la boca. El alimento pasa por el esófago y se almacena y humedece en el buche. La molleja muscular, que contiene trozos pequeños de arena y grava, desintegra el alimento. La digestión y la absorción se producen en el intestino, que tiene un pliegue dorsal, el tiflosol, que aumenta el área superficial para la absorción de nutrientes.



(b) Saltamontes. El saltamontes tiene varias cámaras digestivas agrupadas en tres regiones principales: el estomodeo, con esófago y buche; el mesentereo y el proctodeo. El alimento se humedece y almacena en el buche, pero la mayor parte de la digestión se produce en el mesentereo. Los ciegos gástricos, sacos que se extienden desde el mesentereo, absorben



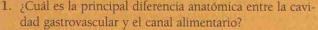
(c) Ave. Muchas aves tienen tres cámaras separadas –buche, estómago y molleja– donde el alimento se desintegra y agita antes de pasar al intestino. El buche y la molleja del ave funcionan de una forma bastante similar a la de la lombriz. En la mayoría de las aves, la digestión química y la absorción de nutrientes se producen en el intestino.

▲ Fig. 41-14. Variación de los canales alimentarios.

ble papel de boca y ano. Muchos platelmintos también tienen una cavidad gastrovascular con un orificio único (fig. 33-10).

A diferencia de los cnidarios y los platelmintos, la mayoría de los animales –como los nematodos, anélidos, moluscos, artrópodos, equinodermos y cordados– tienen un tubo digestivo que se extiende entre dos orificios, la boca y el ano. Este tubo se denomina tracto digestivo completo o canal alimentario. Debido a que el alimento se desplaza por el canal en una sola dirección, el tubo puede organizarse en regiones especializadas que llevan a cabo la digestión y la absorción de nutrientes de forma progresiva (fig. 41-14). Otra ventaja del tracto digestivo completo es la capacidad de ingestión de alimento adicional antes de que las primeras comidas sean completamente digeridas, que puede ser difícil o ineficiente en los animales con cavidades gastrovasculares.

Evaluación de conceptos



2. ¿Por qué los nutrientes de una comida recientemente ingerida no están realmente "dentro" del organismo antes de la etapa de absorción del procesamiento del alimento?

Véanse las respuestas en el Apéndice A

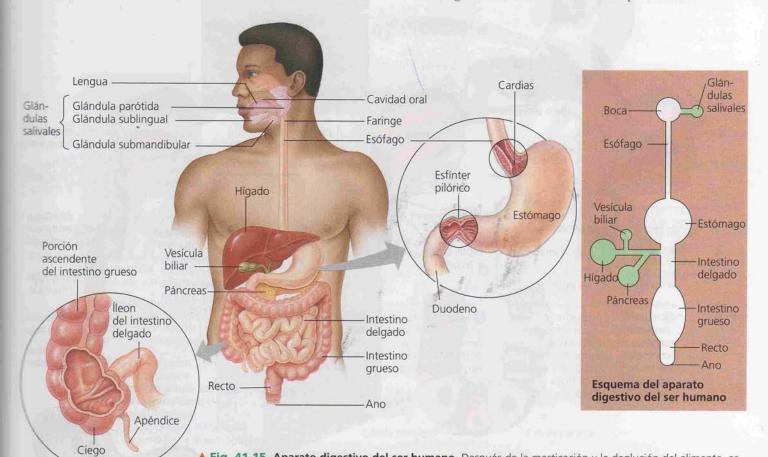
y las heces se eliminan a través del ano.

Concepto 41-4

Cada órgano del sistema digestivo de los mamíferos tiene funciones especializadas para el procesamiento de los alimentos

Los principios generales del procesamiento de los alimentos son similares en una diversidad de animales, por lo que cabe utilizar el sistema digestivo de los mamíferos como ejemplo representativo. El sistema digestivo de los mamíferos consta del canal alimentario y de diversas glándulas accesorias que segregan jugos digestivos hacia el canal a través de conductos (fig. 41-15). El peristaltismo consiste en ondas rítmicas de contracción de los músculos lisos en la pared del canal, que empujan el alimento) En algunas de las uniones entre los segmentos especializados del tubo digestivo, la capa muscular se ve modificada en válvulas similares a anillos denominadas esfínteres, que cierran el tubo como cordones, y regulan el paso del material entre las cámaras del canal. Las glándulas accesorias del tubo digestivo de los mamíferos son tres pares de glándulas salivares, el páncreas, el hígado y la vesícula biliar, que almacena el jugo digestivo).

Con el empleo del sistema digestivo del ser humano como modelo, sigamos el recorrido del alimento por el canal alimenta-



▲ Fig. 41-15. Aparato digestivo del ser humano. Después de la masticación y la deglución del alimento, solo se requieren 5 a 10 segundos para que descienda al esófago y entre al estómago, donde permanece 2 a 6 horas para su digestión parcial. La digestión final y la absorción de nutrientes se producen en el intestino delgado durante un período de 5 a 6 horas. En 12 a 24 horas, el material no digerido se desplaza por el intestino grueso

rio, examinando con mayor detalle lo que sucede con el alimento en cada una de las etapas de procesamiento a lo largo del trayecto (fig. 41-15).

La cavidad oral, la faringe y el esófago

La digestión física y química del alimento comienza en la boca. Durante la masticación, los dientes de diversas formas cortan, rompen y muelen al alimento, facilitando su deglución y aumentando el área de superficie. La presencia de alimento en la cavidad oral desencadena un réflejo nervioso que origina la secreción de saliva por parte de las glándulas salivares a través de los conductos hacia la cavidad oral. Incluso antes de que el alimento esté realmente en la boca puede producirse la salivación debido a las asociaciones aprendidas entre la acción de comer y el momento del día, los aromas provenientes de la cocción u otros estímulos. Los seres humanos segregan más de un litro de saliva al día.

La saliva contiene una glucoproteína gelatinosa (complejo de hidratos de carbono y proteína) denominada mucina, que protege al revestimiento de la boca de la abrasión y lubrica el alimento para que su deglución sea más fácil. La saliva también contiene soluciones en amortiguadoras del pH (buffers) que ayudan a prevenir las caries al neutralizar el ácido en la boca. Los agentes antibacterianos la saliva destruyen muchas de las bacterias que se introducen en la boca con los alimentos.

La digestión química de los hidratos de carbono, una fuente importante de energía química, comienza en la cavidad oral. La saliva contiene amilasa, una enzima que hidroliza el almidón

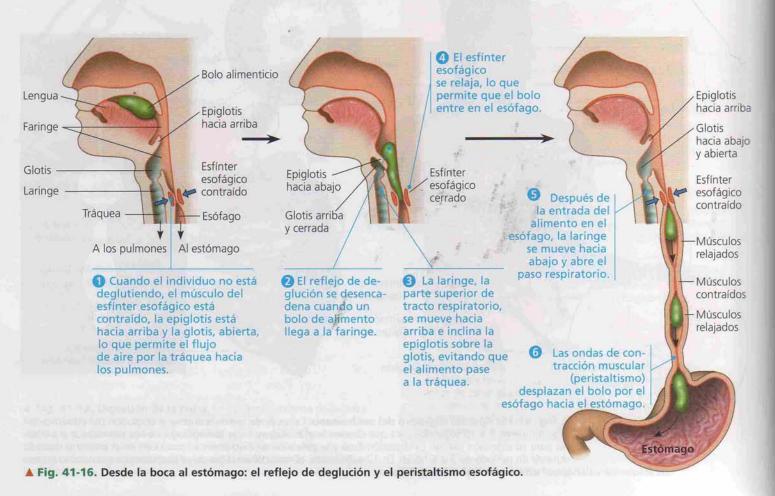
(un polímero de glucosa de origen vegetal) y el glucógeno (un polímero de glucosa animal). Los principales productos de esta acción de la enzima son polisacáridos más pequeños y el disacárido maltosa.

La lengua saborea el alimento, lo manipula durante la masticación y ayuda a darle una forma de pelota denominada **bolo**. Durante la deglución, la lengua empuja el bolo hacia el fondo de

la cavidad oral y hacia la faringe.

(La región que denominamos garganta corresponde a la faringe, una unión que se abre hacia el esófago y la tráquea. Cuando deglutimos, el extremo superior de la tráquea se mueve hacia arriba de forma que su apertura, la glotis, es bloqueada por una hoja cartilaginosa, la epiglotis.) Puede observar este movimiento en el movimiento de la "nuez de Adán" durante la deglución. Este mecanismo firmemente controlado, normalmente, asegura que el bolo sea dirigido hacia la entrada del esófago (fig. 41-16, etapas 1-4). Los alimentos o líquidos pueden "descender por el tubo equivocado" debido a que el reflejo de la deglución no cerró la apertura de la tráquea a tiempo. El bloqueo resultante del flujo aéreo (ahogo) estimula una tos enérgica, que, generalmente, expulsa el material. Si no se expulsa rápidamente, la falta de flujo aéreo hacia los pulmones puede ser fatal.

El esófago conduce el alimento desde la faringe hacia el estómago mediante el peristaltismo (fig. 41-16, etapa 6). Los músculos del extremo superior del esófago son estriados (voluntarios). Por tanto, el acto de la deglución comienza de forma voluntaria, pero, después, las ondas de contracción involuntarias de los músculos lisos en el resto del esófago toman el control.)



El estómago

El estómago almacena alimentos y realiza los pasos preliminares de la digestión Este órgano voluminoso está situado en la cavidad abdominal superior, debajo del diafragma. Con pliegues similares a los de un acordeón y una pared muy elástica, el estómago puede dilatarse albergando alrededor de 2 litros de comida y líquido. No necesitamos comer de manera constante debido a que el estómago puede almacenar una comida completa. Además del almacenamiento de alimentos, el estómago efectúa funciones digestivas importantes: segrega un líquido digestivo denominado jugo gástrico y mezcla esta secreción con los alimentos mediante agitación de los músculos lisos en la pared del estómago.

El jugo gástrico se segrega por el epitelio que reviste los numerosos pliegues profundos en la pared del estómago. Con una elevada concentración de ácido clorhídrico, el jugo gástrico tiene un pH de alrededor de 2, suficientemente ácido como para disolver clavos de acero. Una función del ácido es la rotura de la matriz extracelular que mantiene juntas a las células de la carne y de los vegetales. El ácido también destruye la mayoría de las bacterias deglutidas con los alimentos.) También hay pepsina en el ju-

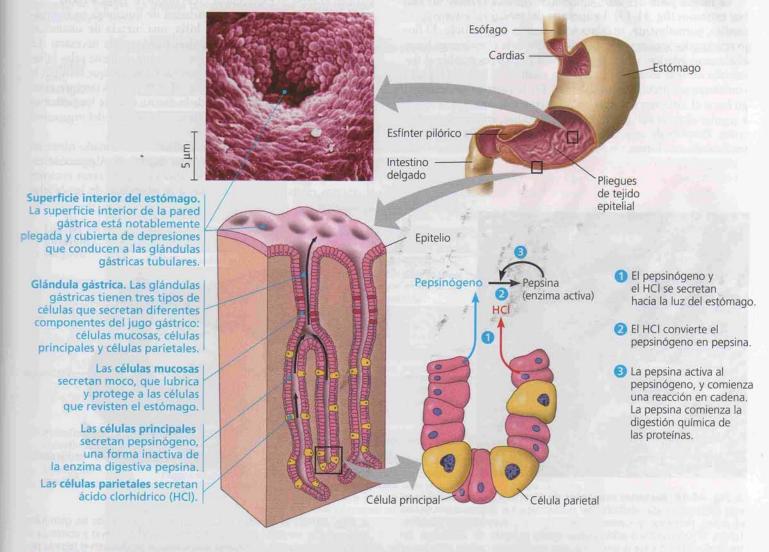
go gástrico, una enzima que inicia la hidrólisis de las proteínas. La pepsina rompe los enlaces peptídicos adyacentes en aminoácidos específicos, escindiendo las proteínas en polipéptidos más
pequeños, que, con posterioridad, son digeridos por completo
en aminoácidos en el intestino delgado. La pepsina es una de las
pocas enzimas que funciona mejor en un ambiente fuertemente
ácido. El pH bajo del jugo gástrico desnaturaliza (desdobla) las
proteínas de los alimentos, y aumenta la exposición de los enlaces peptídicos a la pepsina.

¿Qué evita que la pepsina destruya las células de la pared del estómago? En primer lugar, la pepsina se segrega como una forma inactiva denominada **pepsinógeno** por células especializadas denominadas células principales ubicadas en los pliegues gástricos (**fig. 41-17**). Otras células, las parietales, también presentes en los pliegues, secretan ácido clorhídrico. El ácido convierte el pepsinógeno en pepsina activa mediante la eliminación de una pequeña porción de la molécula y la exposición de su sitio activo. Debido a que diferentes células segregan el ácido y el pepsinógeno, los dos ingredientes no se mezclan –y el pepsinógeno no

se activa- hasta que llegan a la luz (cavidad) del estómago. La ac-

tivación del pepsinógeno es un ejemplo de realimentación posi-

tiva: una vez que el pepsinógeno es activado por el ácido, la ac-



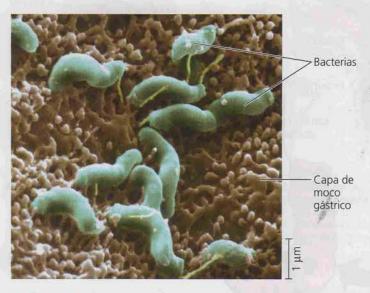
▲ Fig. 41-17. El estómago y sus secreciones. La microfotografía (MEB coloreada) muestra un pliegue gástrico en la superficie interior del estómago, a través del cual se secretan los jugos digestivos.

tivación se produce con una velocidad cada vez más rápida porque la pepsina puede activar moléculas adicionales de pepsinógeno. Muchas otras enzimas digestivas también se secretan en formas inactivas que se activan en la luz del tubo digestivo.

La segunda delensa del estómago frente a la autodigestión es una capa de moco secretado por las células epiteliales del revestimiento del estómago. Pese a ello, el epitelio se ve constantemente erosionado y la mitosis genera suficientes células para reemplazar por completo el revestimiento gástrico cada tres días. Las úlceras gástricas, lesiones en el revestimiento, se deben, sobre todo, a la bacteria *Helicobacter pylori* que es tolerante al ácido (fig. 41-18). Aunque son tratables con antibióticos, las úlceras gástricas pueden empeorar si la pepsina y el ácido destruyen el revestimiento con mayor rapidez del que puede regenerarse.

Cada 20 segundos, el contenido gástrico se mezcla mediante la contracción de los músculos lisos. Usted puede sentir hambre cuando el estómago vacío se agita (la sensación de hambre también se asocia con centros cerebrales que controlan el nivel nutricional de la sangre y los niveles de hormonas que controlan el apetito, tratadas antes en este capítulo.) Como resultado de la mezcla y de la acción enzimática, lo que comienza en el estómago como una comida recientemente deglutida se convierte en un caldo rico en nutrientes conocido como quimo ácido.

La mayor parte del tiempo, el estómago está cerrado en ambos extremos (fig. 41-15). La apertura del esófago al estómago, el cardias, normalmente, se dilata solo cuando llega el bolo. El flujo retrógrado ocasional del quimo ácido desde el estómago hacia el extremo inferior del esófago produce pirosis (es posible el desarrollo de una úlcera en el esófago cuando el flujo retrógrado constituye un problema persistente). En la apertura del estómago hacia el intestino delgado está el esfínter pilórico, que ayuda a regular el paso del quimo hacia el intestino, en forma de chorritos. Después de una comida, el estómago tarda 2 a 6 horas en vaciarse de esta forma.



▲ Fig. 41-18. Bacterias causantes de úlceras. La bacteria visible en esta MEB coloreada, Helicobacter pylori, inicia las úlceras destruyendo el moco protector y causa inflamación del revestimiento gástrico. Luego, el jugo gástrico ácido puede atacar al tejido del estómago. En las úlceras importantes la erosión puede producir un orificio en la pared del estómago y ocasionar una hemorragia interna potencialmente mortal e infección.

El intestino delgado

Con una longitud de más de 6 metros los seres humanos, el **intestino delgado** es la parte más larga del canal alimentario (su nombre hace referencia a su diámetro pequeño, en comparación con el del intestino grueso). Gran parte de la hidrólisis enzimática de las macromoléculas de alimentos y de la absorción de nutrientes hacia la sangre se produce en el intestino delgado.

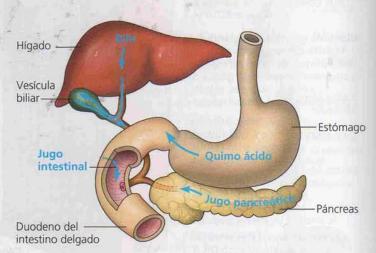
Acción enzimática en el intestino delgado

Los primeros 25 cm, aproximadamente, del intestino delgado se denominan duodeno. Aquí es donde el quimo ácido del estómago se mezcla con los jugos digestivos del páncreas, el hígado, la vesícula biliar y las células glandulares de la pared intestinal (fig. 41-19)

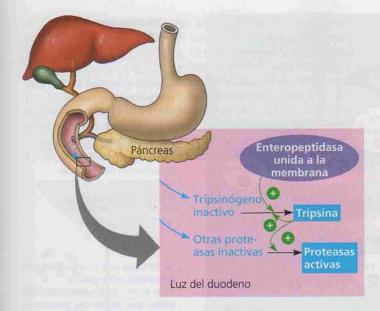
El páncreas produce varias enzimas hidrolíticas y una solución alcalina rica en bicarbonato. El bicarbonato actúa como buffer que compensa la acidez del quimo del estómago. Las enzimas pancreáticas (proteasas) digieren proteínas que son segregadas hacia el duodeno en forma inactiva. En una reacción en cadena similar a la de la activación de la pepsina en el estómago, las proteasas pancreáticas se activan cuando están situadas de forma segura en el espacio extracelular en el duodeno (fig. 41-20).

El hígado efectúa una gran variedad de funciones en el organismo, como la producción de **bilis**, una mezcla de sustancias que se almacena en la vesícula biliar hasta que es necesaria. La bilis no contiene enzimas digestivas, aunque contiene sales biliares, que actúan como detergentes (emulsificantes) que facilitan la digestión y absorción de grasas (fig. 41-24). La bilis también contiene pigmentos que se derivan de la destrucción de los hematíes en el hígado; estos pigmentos biliares se eliminan del organismo con las heces.

El revestimiento epitelial del duodeno, denominado ribete en cepillo, es la fuente de varias enzimas digestivas. Algunas de estas enzimas se secretan la luz del duodeno, pero otras enzimas digestivas están realmente unidas a la superficie de las células epiteliales.



▲ Fig. 41-19. El duodeno. Las enzimas hidrolíticas de las glándulas accesorias se mezclan con el quimo ácido en el duodeno y continúa el proceso de digestión. Obsérvese que la bilis se produce en el hígado pero se almacena en la vesícula biliar, que libera bilis hacia el duodeno cuando es necesario.

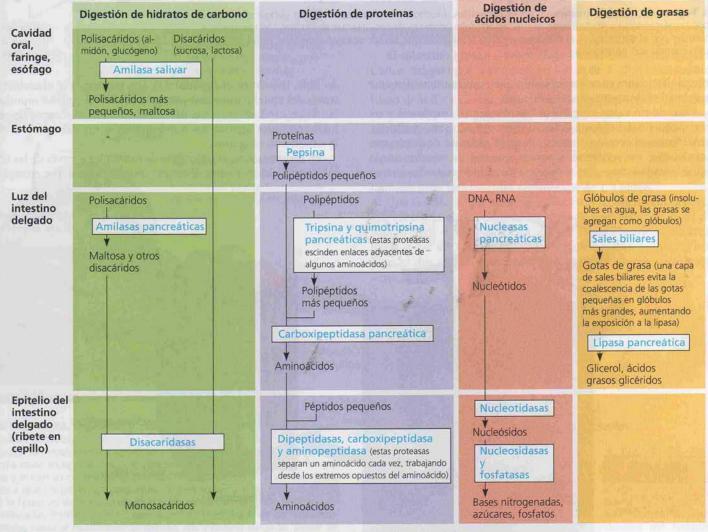


▲ Fig. 41-20. Activación de la proteasa. El páncreas segrega proteasas inactivas hacia el interior del duodeno. La enzima denominada enteropeptidasa, que está unida al epitelio intestinal, convierte el tripsinógeno en tripsina. La tripsina posteriormente activa a otras proteasas (⊕ indica activación).

La digestión enzimática se completa cuando los movimientos peristálticos desplazan la mezcla de quimo y jugos digestivos a lo largo del intestino delgado (fig. 41-21). Gran parte de la digestión se completa en este desplazamiento, cuando el quimo todavía se encuentra en el duodeno. Las otras regiones del intestino delgado, denominadas yeyuno e íleon, actúan, principalmente, en la absorción de nutrientes y agua. En la figura 41-22 se representa la forma en que las hormonas ayudan a coordinar la secreción de los jugos digestivos en el canal alimentario.

Absorción de nutrientes

Para entrar en el organismo, los nutrientes en la luz deben atravesar el revestimiento del tracto digestivo. Unos pocos nutrientes se absorben en el estómago y el intestino grueso, aunque gran parte de la absorción se produce en el intestino delgado. Este órgano tiene una enorme superficie: 300 m², aproximadamente, el tamaño de una cancha de tenis. Los pliegues circulares grandes del revestimiento presentan proyecciones en forma de dedo, denominadas vellosidades, y cada célula epitelial de una vellosidad tiene muchos apéndices microscópicos denominados microvellosidades que están expuestas a la luz intestinal (fig. 41-23) (la forma de las microvellosidades es la base del término ribete en cepillo del epitelio intestinal). Esta enorme superficie de



▲ Fig. 41-21. Diagrama de flujo de la digestión enzimática en el sistema digestivo del ser humano.

Higado

Enterogastrona

Vesícula
biliar

CCK
Páncreas

Páncreas

Páncreas

Estómago

Referencias

Estimulación
Inhibición

▲ Fig. 41-22. Control hormonal de la digestión. Muchos animales experimentan períodos prolongados sin alimentarse y no requieren el funcionamiento continuo de sus sistemas digestivos. Las hormonas liberadas por el estómago y el duodeno ayudan a asegurar que las secreciones digestivas estén presentes sólo cuando son necesarias.

microvellosidades es una adaptación que aumenta notablemente la velocidad de absorción de nutrientes.

Los aminoácidos o ácidos

estimula la liberación de

enzimas digestivas del

vesícula biliar.

páncreas y de bilis de la

grasos en el duodeno desencadenan la liberación de colecistocinina (CCK), que

Una red de vasos sanguíneos microscópicos (capilares) y un vaso pequeño del sistema linfático, denominado vaso quilífero, penetran en el centro de cada vellosidad (además de su sistema circulatorio, los vertebrados poseen una red de vasos asociada —el sistema linfático— que transporta un líquido claro denomina-

do linfa, tratado en el capítulo 43). Los nutrientes se absorben a través del epitelio intestinal y luego a través del epitelio unicelular de los capilares o quilíferos. Solamente estas dos capas de células epiteliales separan los nutrientes en la luz del intestino de la circulación sanguínea.

La enterogastrona, secretada por el duodeno, inhibe el peristaltismo y la secreción ácida gástrica, para retrasar así la digestión cuando el quimo ácido rico en grasas entra en el

La gastrina del estómago recircula mediante la

nuevamente al estómago,

Secretada por el duodeno, la

liberación de bicarbonato de

sodio por parte del páncreas,

que neutraliza el quimo

circulación sanguínea

donde estimula la producción de jugos

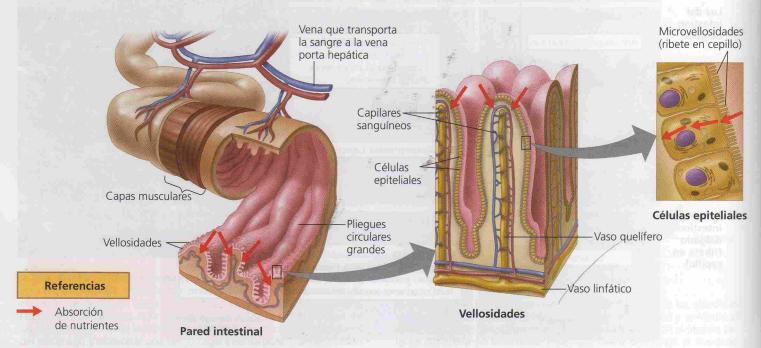
secretina estimula la

ácido del estómago.

duodeno.

gástricos.

En algunos casos, el transporte de nutrientes a través de las células epiteliales es pasivo. El azúcar simple fructosa, por ejemplo,



▲ Fig. 41-23. La estructura del intestino delgado.

se desplaza mediante difusión de acuerdo con su gradiente de concentración desde la luz del intestino hacia las células epiteliales y luego hacia los capilares. Otros nutrientes, como aminoácidos, péptidos pequeños, vitaminas, glucosa y otros azúcares simples, son bombeados en contra de los gradientes de concentración por las membranas epiteliales. Este transporte activo permite que el intestino absorba una proporción mucho mayor de nutrientes en el intestino de la que sería posible mediante la difusión pasiva.

Los aminoácidos y los azúcares atraviesan el epitelio, ingresan en los capilares y se alejan del intestino por la circulación sanguí-

Glóbulo de grasa Sales biliares Glóbulos de grasa grandes que son emulsionados por las sales biliares en el duodeno. 2 La digestión de las grasas Gotas de por la enzima pancreática grasa con lipasa produce ácidos grasos sales biliares libres y monoglicéridos, que posteriormente forman Micelas formadas por ácidos grasos, monoglicéridos y sales biliares 3 Los ácidos grasos y los monoglicéridos abandonan las micelas y penetran en las células epiteliales mediante difusión. 4 Los quilomicrones, que Células contienen sustancias grasas, epiteliales son transportados fuera de del las células epiteliales y hacia intestino los vasos quilíferos, desde delgado donde abandonan el Quelíferos intestino mediante la linfa.

▲ Fig. 41-24. Digestión y absorción de grasas. La hidrólisis de las grasas constituye un desafío digestivo debido a que las moléculas de grasa son insolubles en agua. Sin embargo, las sales biliares de la vesícula biliar secretadas hacia el duodeno cubren pequeñas gotas de grasa y evitan su coalescencia, proceso denominado emulsificación. Debido a que las gotas son pequeñas, el área superficial de grasa expuesta a la lipasa es extensa. Una vez que las moléculas de grasa han sido hidrolizadas forman micelas, que permiten la difusión de las sustancias grasas hacia el recubrimiento epitelial del intestino delgado. Desde las células epiteliales pueden ser absorbidas hacia el sistema circulatorio.

nea. Después de la absorción del glicerol y de los ácidos grasos por las células epiteliales, ambos se recombinan para formar grasas en estas células. Las grasas se mezclan con el colesterol y se recubren con proteínas, formando pequeños glóbulos denominados quilomicrones, la mayoría de los cuales son transportados mediante exocitosis fuera de las células epiteliales hacia los vasos quilíferos (fig. 41-24). Los vasos quilíferos convergen en vasos más grandes del sistema linfático. La linfa, que contiene quilomicrones, finalmente, drena desde el sistema linfático hacia venas grandes que devuelven la sangre al corazón.

A diferencia de los quilíferos, los capilares y venas que drenan los nutrientes de las vellosidades convergen en la vena porta hepática, un vaso sanguíneo que conduce directamente al hígado. Esto asegura que el hígado -que posee la versatilidad metabólica de interconvertir diversas moléculas orgánicas- tenga acceso prioritario a los aminoácidos y azúcares absorbidos después de la digestión de una comida. Por tanto, la sangre que abandona el hígado puede tener un equilibrio muy diferente de estos nutrientes en comparación con la sangre que llegó a él mediante la vena porta hepática. Por ejemplo, el hígado ayuda a regular el nivel de moléculas de glucosa en la sangre, y la sangre que abandona el hígado, por lo general, tiene una concentración de glucosa muy cercana al 0,1%, independientemente del contenido de hidratos de carbono de una comida (fig. 41-3). Desde el hígado, la sangre viaja hacia el corazón, que bombea la sangre y los nutrientes que contiene hacia todo el organismo.

El intestino grueso

El intestino grueso o colon (fig. 41-25) está conectado al intestino delgado por una unión en forma de T, donde un esfínter (una válvula muscular) controla el movimiento del material. Un brazo de la T es un saco denominado ciego (fig. 41-15). En comparación con otros mamíferos, los seres humanos tienen un ciego relativamente pequeño. El ciego del ser humano tiene una extensión similar a un dedo, el apéndice, que no es imprescindible (el tejido linfoide del apéndice realiza una contribución secundaria a la defensa del organismo). El segmento principal del colon del ser humano tiene una longitud aproximada de 1,5 metro.

Una función importante del colon es la recuperación del agua que ha ingresado en el canal alimentario como disolvente de diversos jugos digestivos. Cerca de 7 litros de líquido se secretan hacia la luz del tracto digestivo diariamente, que es mucho más líquido que el que la mayoría de la gente consume. Gran parte

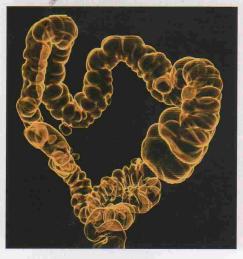


Fig. 41-25. Imagen digital del colon del ser humano. Esta imagen se produjo mediante la integración de dos cortes bidimensionales del intestino

del agua se reabsorbe con los nutrientes en el intestino delgado. El colon recupera gran parte del agua que no fue absorbida en el intestino delgado. En conjunto, el intestino delgado y el colon reabsorben alrededor del 90% del agua que ingresa en el canal alimentario.

Los desechos del tracto digestivo, las **heces**, se hacen más sólidos al moverse a lo largo del colon mediante el peristaltismo. El movimiento es lento y, en general, requiere alrededor de 12 a 24 horas para que el material recorra todo el órgano. Cuando el epitelio del colon está irritado —por una infección viral o bacteriana, por ejemplo— puede reabsorberse una cantidad inferior de agua, con produciendo de diarrea. El problema opuesto, el estreñimiento, se produce cuando el peristaltismo desplaza las heces a lo largo del colon demasiado lentamente. El exceso de agua se reabsorbe, y las heces se vuelven compactas.

En el intestino grueso vive una flora rica en bacterias en su mayor parte inofensivas. Uno de los habitantes comunes del ser humano es *Escherichia coli*, un microrganismo de investigación favorito para los biólogos moleculares (véase cap. 18). La presencia de *E. coli* en lagos y arroyos es indicativo de contaminación por aguas no tratadas. Las bacterias intestinales viven del material orgánico no absorbido. Como derivados de su metabolismo, muchas bacterias cólicas generan gases, como metano y sulfuro de hidrógeno. Algunas bacterias producen vitaminas, como biotina, ácido fólico, vitamina K y varias vitaminas B. Estas vitaminas, absorbidas hacia la sangre, suplementan nuestra ingesta dietética de vitaminas.

Las heces contienen masas de bacterias, así como celulosa y otros materiales sin digerir. Si bien las fibras de celulosa carecen de valor calórico para los seres humanos, su presencia en la dieta ayuda al desplazamiento de los alimentos por el tracto digestivo.

La porción terminal del colon se denomina recto, donde se acumulan las heces hasta que puedan eliminarse. Entre el recto y el ano hay dos esfínteres, uno involuntario y el otro voluntario. Una o más veces al día, las contracciones fuertes del colon originan la necesidad de defecar.

Hemos seguido el trayecto de una comida desde una apertura (la boca) del canal alimentario a la otra (el ano). En la última sección de este capítulo veremos cómo pueden haber evolucionado algunas de las adaptaciones digestivas de los animales.

Evaluación de conceptos



- 1. En el ambiente ingrávido del espacio, ¿cómo llegan al estómago los alimentos deglutidos por un astronauta?
- 2. Describa dos funciones digestivas fundamentales del ácido clorhídrico en el jugo gástrico.
- 3. ¿Qué materiales se mezclan en el duodeno durante la digestión de una comida?
- 4. ¿Cómo es la estructura del ribete en cepillo (epitelio) del intestino delgado adaptado a su función de absorción de nutrientes?
- 5. Explique por qué el tratamiento de una infección crónica con antibióticos durante un período prolongado puede producir deficiencia de vitamina K.
- 6. Después de analizar la figura 41-22, explique de qué manera regula el páncreas su secreción de jugo digestivo para mezclarse con una comida parcialmente digerida en el duodeno.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 41-5

Las adaptaciones evolutivas del aparato digestivo de los vertebrados a menudo se relacionan con la dieta

El aparato digestivo de los mamíferos y de otros vertebrados son variaciones de un diseño común, aunque existen muchas adaptaciones sorprendentes, a menudo asociadas con la dieta del animal. Analizaremos algunas.

Algunas adaptaciones dentarias

La dentición, el conjunto de dientes del animal, es un ejemplo de la variación estructural que refleja la dieta. Particularmente, en mamíferos, la adaptación evolutiva de los dientes para el procesamiento de diferentes tipos de alimentos es una de las principales razones por la que esta clase de vertebrados ha tenido tanto éxito. Compare la dentición de carnívoros, herbívoros y omnívoros en la figura 41-26. Los vertebrados no mamíferos, por lo general, poseen una dentición menos especializada, aunque hay excepciones interesantes. Por ejemplo, las serpientes venenosas, como la cascabel, tienen colmillos, dientes modificados que inyectan veneno a la presa. Algunos colmillos son huecos, similares a jeringas, mientras que otros gotean veneno a lo largo de surcos en las superficies de los dientes. Todas las serpientes tienen otra adaptación anatómica importante asociada con la alimentación: degluten su presa entera, sin masticarla, y la mandíbula inferior está laxamente articulada con el cráneo por un ligamento elástico que permite la apertura amplia de la boca y la garganta para la deglución de una presa excesivamente grande (una vez más, presencie el episodio asombroso que se muestra en la figura 41-2).

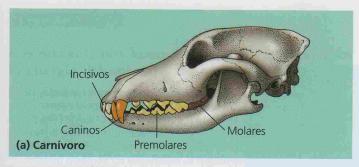
Adaptaciones gástricas e intestinales

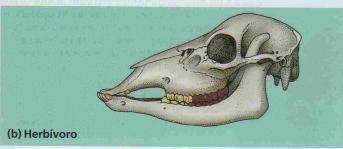
En los carnívoros son comunes los estómagos expandibles de gran tamaño, en quienes el período entre comidas puede ser prolongado y, por tanto, deben comer lo más que puedan cuando atrapan una presa. Por ejemplo, un león africano de 200 kg puede consumir 40 kg de carne en una comida.

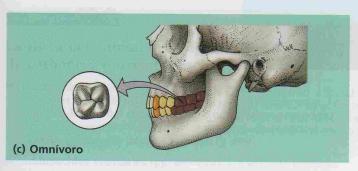
La longitud del aparato digestivo de los vertebrados también se correlaciona con la dieta. En general, los herbívoros y los omnívoros tienen canales alimentarios más largos respecto del tamaño corporal que los carnívoros (fig. 41-27). La digestión de los vegetales es más difícil que la de la carne, debido a que los vegetales contienen paredes celulares. El tracto más largo proporciona más tiempo de digestión y mayor área de superficie para la absorción de nutrientes.

Adaptaciones simbióticas

Los animales herbívoros se enfrentan a un desafío nutricional: gran parte de la energía química de sus dietas es almacenada en la celulosa de las paredes de las células vegetales, pero los animales no producen enzimas que hidrolicen la celulosa. Muchos vertebrados (como las termitas, cuya dieta de madera consiste principalmente de celulosa) solucionan este problema albergando dieta de grandes poblaciones de bacterias simbióticas y de protistas en cámaras de fermentación en sus canales alimentarios.



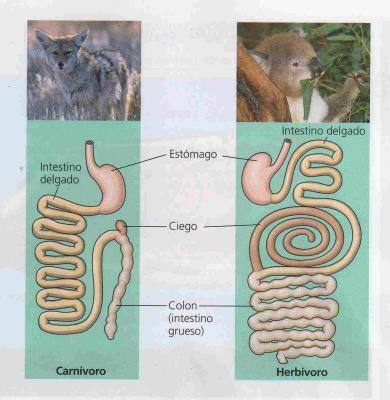




▲ Fig. 41-26. Dentición y dieta. (a) Los carnívoros, como los miembros de las familias de perros y gatos, generalmente, presentan incisivos y caninos puntiagudos que pueden utilizarse para matar a la presa y rasgar o cortar las piezas de carne. Los premolares y los molares con puntas trituran y desgarran el alimento. (b) Por el contrario, los mamíferos herbívoros, como los caballos y ciervos, generalmente, tienen dientes con superficies rugosas₂ amplias que muelen el material vegetal duro. Los incisivos y los caninos están modificados para arrancar trozos de vegetación. En algunos mamíferos herbívoros, los caninos están ausentes. (c) Lo seres humanos, siendo omnívoros adaptados para consumir vegetación y carne, tiene una dentición relativamente poco especializada. El conjunto de dientes permanentes (adulto) asciende a 32. A partir de la línea media de la mandíbula superior e inferior se encuentran dos incisivos similares a cuchillas para morder, un canino puntiagudo para desgarrar, dos premolares para moler y tres molares para triturar.

Estos microorganismos tienen enzimas que pueden digerir la celulosa convirtiéndola en azúcares simples y otros compuestos que el animal puede absorber. En muchos casos, los microorganismos también utilizan los azúcares de la celulosa digerida junto con los minerales para elaborar una variedad de nutrientes esenciales para el animal, como vitaminas y aminoácidos.

La ubicación de los microbios simbióticos en los tractos digestivos de los herbívoros varía según el tipo de animal. El hoatzín, un ave herbívora que vive en las selvas tropicales de Sudamérica, tiene un buche muscular, grande (un saco esofágico) que alberga microorganismos simbióticos. Las crestas duras de la pared del buche muelen las hojas de las plantas en fragmentos pequeños,

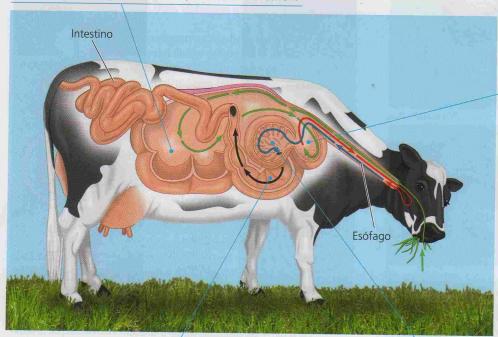


▲ Fig. 41-27. Comparación de los tractos digestivos de un carnívoro (coyote) y un herbívoro (koala). Si bien estos dos mamíferos tienen aproximadamente el mismo tamaño, el intestino del koala es mucho más largo, una adaptación que realza el procesamiento de las hojas de eucalipto fibrosas y pobres en proteínas de las que obtiene casi todo su alimento y agua. La masticación prolongada corta las hojas en pedazos muy pequeños, lo que aumenta la exposición del alimento a los jugos digestivos. El ciego del koala —con 2 metros es el más largo de cualquier animal de tamaño equivalente— funciona como cámara de fermentación donde las bacterias simbióticas convierten las hojas cortadas en una dieta más nutritiva.

y los microorganismos descomponen la celulosa. Muchos mamíferos herbívoros, como los caballos, albergan microorganismos simbióticos en un ciego grande, el saco donde se conectan los intestinos delgado y grueso. Las bacterias simbióticas de los conejos y de algunos roedores viven en el intestino grueso y en el ciego. Dado que la mayoría de los nutrientes se absorben en el intestino delgado, los nutrientes derivados de la fermentación por bacterias en el intestino grueso se pierden, en principio, con las heces. Los conejos y otros roedores recuperan estos nutrientes mediante el consumo de parte de sus heces y el desplazamiento de alimentos por su canal alimentario una segunda vez (las heces que el conejo doméstico no reingiere, son las heces eliminadas después de que el alimento ha atravesado el tubo digestivo dos veces). El koala, un marsupial australiano, también tiene un ciego grande, en el que las bacterias simbióticas fermentan hojas de eucalipto finamente desmenuzadas (fig. 41-27). Las adaptaciones más elaboradas para la dieta de un herbívoro evolucionaron en los animales denominados rumiantes, que incluyen a los ciervos, al ganado vacuno y a las ovejas (fig. 41-28).

En el siguiente capítulo veremos que la obtención de alimentos, su digestión y la absorción de los nutrientes solo son parte de un proceso mayor. El abastecimiento del cuerpo también im-

1 Rumen. Cuando la vaca mastica y deglute por primera vez el pasto, los bolos alimenticios (flechas verdes) entran en el rumen.



2 Retículo. Algunos bolos también entran al retículo. Tanto en el rumen como en el retículo, los procariontes y protistas simbióticos (principalmente, ciliados) actúan sobre la comida rica en celulosa. Como derivados de su metabolismo los microorganismos secretan ácidos grasos. La vaca regurgita y remastica el contenido ruminal, proceso que se conoce como rumia, (flechas rojas), que degrada aún más a las fibras y las vuelve más accesibles a la acción microbiana posterior.

- 4 Abomaso. El material ruminal, que contiene gran cantidad de microorganismos, finalmente pasa al abomaso para la digestión por las enzimas de la vaca (flechas negras).
- 3 Omaso. La vaca, posteriormente, vuelve a deglutir el material ruminal (flechas azules), que se desplaza hacia el omaso, donde se produce la extracción del agua.

▲ Fig. 41-28. Digestión del rumiante. El estómago del rumiante tiene cuatro cámaras. Debido a la acción microbiana en las cámaras, la dieta de la que el rumiante realmente absorbe sus nutrientes es mucho más rica que el pasto que el animal consume originalmente. De hecho, el rumiante que se alimenta de pasto o forraje obtiene muchos de los nutrientes por digestión de los microorganismos simbióticos, que se reproducen suficientemente rápido en el rumen como para mantener una población estable.

plica la distribución de nutrientes a las células de todo el organismo (circulación) y el intercambio de gases respiratorios con el ambiente.

Evaluación de conceptos

- 1. Explique cómo se adapta la dentición del ser humano a una dieta omnívora.
- 2. En comparación con una rana adulta, el renacuajo (larva de la rana) tiene un intestino mucho más largo en relación con su tamaño corporal. ¿Qué sugiere esto sobre las dietas de estos dos estadios de la vida de la rana?
- 3. "Rumiar" es una expresión común sobre el ganado vacuno. ¿Qué es la rumia y qué papel desempeña en la nutrición bovina?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 41

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

La dieta del animal debe proporcionar energía química, materia prima orgánica y nutrientes esenciales. Los herbívoros se alimentan fundamentalmente de plantas, los carnívoros consumen, sobre todo, a otros animales y los omnívoros se alimentan con

regularidad de vegetales y animales. Muchos animales acuáticos son suspensívoros y separan partículas pequeñas del agua. Los sedimentívoros excavan túneles a lo largo de su alimento y se alimentan mientras se desplazan. Los fluidofagos succionan líquidos ricos en nutrientes de un huésped vivo. La mayoría de los animales son macrófagos, que consumen piezas relativamente grandes de alimentos (pp. 844-845).

Concepto 41-1

Los mecanismos homeostáticos que administran la energía del animal

- ▶ Regulación de la glucosa como ejemplo de homeostasis (p. 846). Los animales almacenan el exceso de calorías como glucogéno en el hígado y en los músculos, y como grasa. Estos depósitos de energía pueden ser utilizados cuando el animal necesita ATP. El nivel de glucosa en sangre se mantiene dentro de un intervalo relativamente estrecho mediante un mecanismo de regulación negativa.
- Desequilibrio calórico (pp. 846-848). Los animales desnutridos tienen dietas con deficiencia de calorías. Los animales sobrealimentados (obesos) consumen más calorías de las que necesitan. La obesidad es un problema de salud importante en el mundo, especialmente en los Estados Unidos donde la falta de ejercicio y los alimentos que engordan constituyen una combinación poco sana. La obesidad también se ve notablemente influida por los genes. El problema del mantenimiento de un peso saludable proviene en parte de nuestro pasado evolutivo, cuando la acumulación de grasa era un medio de supervivencia.



La dieta del animal debe aportar el esqueletos de carbono y nutrientes esenciales

- ▶ Los esqueletos de carbono son necesarios para la biosíntesis. Los nutrientes esenciales deben aportarse en formas preelaboradas. Los animales desnutridos carecen de uno o más nutrientes esenciales en su dieta, una entidad mucho más común que la desnutrición calórica en las poblaciones de seres humanos (p. 849).
- Aminoácidos esenciales (pp. 849-850). Los animales requieren 20 aminoácidos y pueden sintetizar alrededor de la mitad de ellos a partir de las otras moléculas que obtienen de la dieta. Los aminoácidos esenciales son los que el animal no puede sintetizar. El animal cuya dieta carece de uno o más aminoácidos esenciales sufrirá desnutrición y experimentará deficiencia proteica.
- ➤ Ácidos grasos esenciales (pp. 850-851). Los ácidos grasos esenciales, que el animal no puede sintetizar, son no saturados, lo que significa que tienen dobles enlaces. Las deficiencias de ácidos grasos esenciales son excepcionales.
- Vitaminas (pp. 850-851). Las vitaminas son moléculas orgánicas que se necesitan en cantidades pequeñas. Son hidrosolubles o liposolubles.
- ▶ Minerales (p. 851-852). Los minerales son nutrientes inorgánicos, por lo general, necesarios en pequeñas cantidades.

Concepto 41-3

Las principales etapas del procesamiento de los alimentos son la ingestión, la digestión, la absorción y la eliminación

- ▶ El procesamiento de los alimentos en animales comprende la ingestión (el acto de comer), la digestión (descomposición enzimática de las macromoléculas de alimento en sus monómeros), la absorción (captación de nutrientes por las células del organismo) y la eliminación (traslado de materiales no digeridos fuera del organismo en las heces) (p. 853).
- ▶ Compartimentos digestivos (pp. 853-855). En la digestión intracelular, las partículas de alimento se incorporan mediante endocitosis y se digieren en vacuolas alimentarias. La mayoría de los

animales utiliza la digestión extracelular, produciéndose la hidrólisis enzimática fuera de las células en una cavidad gastrovascular o canal alimentario.

Concepto 41-4

Cada órgano del sistema digestivo de los mamíferos tiene funciones especializadas para el procesamiento de los alimentos

- ▶ El sistema digestivo de los mamíferos está compuesto de un canal alimentario y glándulas accesorias que segregan jugos digestivos hacia el canal (pp. 855-856).
- ▶ La cavidad oral, la faringe y el esófago (p. 856). El alimento es lubricado y la digestión comienza en la cavidad oral, donde los dientes mastican el alimento con la producción de partículas más pequeñas que se exponen a la amilasa, iniciando la descomposición de los polímeros de glucosa. La faringe es la intersección que conduce a la tráquea y el esófago. El esófago conduce el alimento de la faringe al estómago mediante ondas peristálticas involuntarias.
- ▶ El estómago (pp. 857-858). El estómago almacena alimentos y segrega jugo gástrico, que convierte una comida en quilo ácido. El jugo gástrico consta de ácido clorhídrico y de la enzima pepsina.
- ▶ El intestino delgado (pp. 858-861). El intestino delgado es el principal órgano de digestión y absorción. El quimo ácido del estómago se mezcla en el duodeno con el jugo intestinal, la bilis y el jugo pancreático. Varias enzimas completan la hidrólisis de las moléculas de alimentos a monómeros, que son absorbidos hacia la sangre a través del revestimiento del intestino delgado. Las hormonas ayudan a regular las secreciones de jugo digestivo.
- ▶ El intestino grueso (pp. 861-862). El intestino grueso (colon) ayuda al intestino delgado en la reabsorción de agua y alberga bacterias, algunas de las cuales sintetizan vitaminas. Las heces se trasladan por el recto y salen afuera a través del ano.

Concepto 41-5

Las adaptaciones evolutivas del aparato digestivo de los vertebrados a menudo se relacionan con la dieta

- ▶ Algunas adaptaciones dentarias (p. 862). La dentición de los mamíferos, generalmente, se correlaciona con su dieta. En particular, los mamíferos tienen una dentición especializada que les posibilita la ingesta de su dieta habitual.
- Adaptaciones gástricas e intestinales (p. 862). Los herbívoros, generálmente, tienen canales alimentarios más extensos que los de los carnívoros, lo que refleja la necesidad de un tiempo más prolongado para la digestión de la vegetación.
- ➤ Adaptaciones simbióticas (pp. 863-864). Muchos animales herbívoros tienen cámaras de fermentación, donde los microorganismos simbióticos digieren la celulosa.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes relaciones entre los animales y su mecanismo de alimentación es *incorrecta*?
 - a. León sustratívoro.
 - b. Ballena con barbas suspensívoro.

- c. Áfido fluidofago.
- d. Lombriz sedimentívoro.
- e. Serpiente macrófago.
- 2. Si fuera a correr una milla unas horas después del almuerzo, ¿qué combustible almacenado utilizaría?
 - a. Proteínas musculares.
 - b. Glucógeno muscular y hepático.
 - c. Grasa almacenada en el hígado.
 - d. Grasa almacenada en el tejido adiposo.
 - e. Proteínas sanguíneas.
- 3. Los individuos cuya dieta consta sobre todo de maíz probablemente experimentarán:
 - a. Obesidad.
 - b. Anorexia.
 - c. Sobrealimentación.
 - d. Desnutrición calórica.
 - e. Desnutrición.
- 4. La tráquea y el esófago de los mamíferos se abren hacia:
 - a. El intestino delgado.
 - b. El estómago.
 - c. La faringe.
 - d. El recto.
 - e. La epiglotis.
- 5. ¿Cuáles de las siguientes enzimas tienen el pH óptimo más bajo?
 - a. Amilasa salivar.
 - b. Tripsina.
 - c. Pepsina.
 - d. Amilasa pancreática.
 - e. Lipasa pancreática.
- 6. ¿Cuál de las siguientes relaciones entre un órgano y su función es incorrecta?
 - a. Estómago digestión de proteínas.
 - b. Cavidad oral digestión de almidón.
 - c. Intestino grueso producción de bilis.
 - d. Intestino delgado absorción de nutrientes.
 - e. Páncreas producción de enzimas.
- 7. ¿Qué función le corresponde a la enteropeptidasa, una enzima unida al epitelio intestinal?
 - a. Inhibe la secreción de bilis.
 - b. Inhibe la secreción duodenal.
 - c. Activa a las enzimas pancreáticas.
 - d. Inhibe el peristaltismo en el estómago.
 - e. Incrementa el pH del quimo.
- 8. Después de la extirpación de la vesícula biliar infectada, una persona debe ser especialmente cuidadosa en la restricción de la ingesta de:
 - a. Almidón.
 - b. Proteína.
 - c. Azúcar.

- d. Grasa.
- e. Agua.
- 9. Nuestra cavidad oral, con su dentición, funcionalmente es más análoga a una de las siguientes estructuras de la lombriz de tierra:
 - a. Intestino.
 - b. Faringe.
 - c. Molleja.
 - d. Estómago.
 - e. Ano.
- **10**. Los microbios simbióticos que ayudan a nutrir a un rumiante habitan principalmente en regiones especializadas:
 - a. Del intestino grueso.
 - b. Del hígado.
 - c. Del intestino delgado.
 - d. De la faringe.
 - e. Del estómago.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La tráquea y el esófago del ser humano comparten un tubo común que parte de la boca y las fosas nasales, un "diseño" que a veces contribuye a la muerte por asfixia. Después de analizar la evolución de los vertebrados en el capítulo 34 explique el fundamento histórico (evolutivo) de esta anatomía "imperfecta".

Problemas científicos

Diseñe un experimento controlado para probar la hipótesis de que la amilasa salivar del ser humano digiere el almidón más rápido a 37 °C (temperatura corporal del ser humano) que a 20 °C (aproximadamente, la temperatura ambiente) o a 43 °C. Sus únicos materiales y equipo son una fuente con saliva de ser humano, agua destilada, almidón y reactivo de yodo que tiñe el almidón de color púrpura oscuro, vasos de precipitado y varios baños María que pueden mantenerse a temperaturas constantes. ¿Cómo interpretaría los resultados si (a) la velocidad de la actividad enzimática fuera mayor a 37 °C o (b) la velocidad de la actividad enzimática fuera mayor a 43 °C?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los medios de comunicación divulgan noticias a favor y en contra de los beneficios y peligros de ciertos alimentos. Algunos ejemplos son los debates sobre las dosis de las vitaminas, la defensa de dietas enriquecidas con ciertas moléculas de alimento como hidratos de carbono o proteínas, la gran polémica sobre las dietas bajas en hidratos de carbono y la publicidad de productos nuevos como la margarina que reduce el colesterol. ¿Ha modificado sus hábitos alimentarios basándose en la información nutricional diseminada por los medios de comunicación? ¿Por qué o por qué no? ¿Cómo debería evaluarse si estas afirmaciones nutricionales son válidas?

Circulación e intercambio de gases



▲ Figura 42-1. Las branquias del salmón, que intercambian gases entre la sangre y el entorno.

Conceptos clave

- 42-1 Los sistemas circulatorios reflejan la filogenia
- **42-2** La circulación doble de los mamíferos depende de la anatomía y del ciclo de bombeo del corazón
- **42-3** Los principios físicos rigen la circulación sanguínea
- **42-4** La sangre es un tejido conectivo con células suspendidas en el plasma
- **42-5** El intercambio de gases se produce a través de superficies respiratorias especializadas
- 42-6 La respiración ventila los pulmones
- **42-7** Los pigmentos respiratorios captan y transportan gases

Panorama general

Intercambio con el ambiente

odos los organismos deben intercambiar materiales y energía con su entorno y este intercambio, finalmente, se produce a nivel celular. Las células viven en medios acuosos; los recursos que necesitan, como los nutrientes y el oxígeno, atraviesan la membrana plasmática hacia el citoplasma y los desechos metabólicos, como el dióxido de carbono, salen de la célula. En los organismos unicelulares, estos intercambios se producen directamente con el ambiente externo. En cambio, en la mayoría de las células que componen los organismos multicelulares es imposible el intercambio directo con el entorno. Esta restricción se asocia con la evolución de sistemas fisiológicos especializados en el transporte e intercambio de materiales.

Las branquias plumosas del salmón (fig. 42-1) presentan un área superficial que se expande hacia el ambiente exterior. Cerca de las superficies externas de las branquias hay rredes de vasos sanguíneos diminutos (capilares). El oxígeno disuelto en el agua

circundante se difunde a través del epitelio delgado que recubre las branquias y hacia la sangre, mientras que el dióxido de carbono se difunde hacia el agua.

El salmón y muchos otros animales poseen sistemas especializados para el intercambio de materiales con el ambiente y la mayoría también tiene un sistema de transporte interno que transporta líquido (sangre o líquido intersticial) por todo el organismo (véase fig. 40-4).

En este capítulo exploraremos los mecanismos de transporte interno de los animales. También examinaremos un ejemplo clave de la transferencia de sustancias químicas entre los animales y su entorno: el intercambio de los gases oxígeno (O_2) y dióxido de carbono (CO_2) , proceso esencial para la respiración y la bioenergética celular.

Concepto 42-1

Los sistemas circulatorios reflejan la filogenia

La difusión sola no es suficiente para el transporte de sustancias a largas distancias en los animales; por ejemplo, para el movimiento de la glucosa desde el aparato digestivo y del oxígeno de los pulmones hacia el cerebro del mamífero. La difusión es ineficaz en distancias que superen algunos milímetros, porque el tiempo que requiere la difusión de una sustancia de un lugar a otro es proporcional al cuadrado de la distancia. Por ejemplo, si la difusión de 100 µm de determinada cantidad de glucosa requiere un segundo, serán necesarios 100 segundos para que la misma cantidad se difunda 1 mm y casi 3 horas para que se difunda 1 cm. El sistema circulatorio soluciona este problema asegurando que ninguna sustancia deba difundirse muy lejos para entrar o salir de en una célula. Mediante el transporte rápido de grandes volúmenes de líquido por todo el organismo, el sistema circulatorio conecta funcionalmente el ambiente acuoso de las células corporales con los órganos que intercambian gases, absorben nutrientes y eliminan desechos. En los pulmones de un mamífero, por ejemplo, el oxígeno del aire inhalado se difunde a

través de un epitelio delgado hacia la sangre, mientras que el dióxido de carbono se difunde en la dirección opuesta. El movimiento del gran volumen de líquido en el sistema circulatorio, impulsado por el corazón, transporta rápidamente la sangre rica en oxígeno a todo el organismo. Con el flujo de la sangre por los tejidos corporales dentro de los capilares, las sustancias químicas son transportadas por la sangre y el líquido intersticial que baña directamente a las células.

El transporte interno y el intercambio gaseoso están relacionados funcionalmente en la mayoría de los filos animales y, por tanto, en este capítulo nos concentraremos en los sistemas circulatorio y respiratorio. También destacaremos el papel de estos dos sistemas en el mantenimiento de la homeostasis (véase cap. 40); por ejemplo, en la regulación del contenido de nutrientes y desechos del líquido intersticial. En primer lugar estudiaremos la circulación en los animales invertebrados.

Circulación de los invertebrados

El amplio espectro de tamaños y de formas de los invertebrados es comparable con la diversidad en los sistemas circulatorios. Las distintas presiones selectivas de los diversos ambientes también condujeron a la modificación evolutiva de los sistemas circulatorios entre los invertebrados.

Cavidades gastrovasculares

Debido a la simplicidad de su plan corporal, las hidras y otros cnidarios no requieren un verdadero sistema circulatorio. En estos animales una pared corporal con un grosor de sólo dos células encierra una cavidad gastrovascular central que actúa en la digestión y en la distribución de sustancias en el organismo (véase fig. 41-13). El líquido del interior de la cavidad se continua con el agua exterior mediante una sola abertura; por tanto, las capas tisulares interna y externa están bañadas por líquido. Desde la cavidad gastrovascular de la hidra se extienden ramas delgadas hacia los tentáculos del animal y algunos cnidarios, como las medusas, tienen cavidades gastrovasculares aun más complejas (fig. 42-2). Dado que la digestión comienza en la cavidad, solo las células de la capa interna tienen acceso directo a los nutrientes, aunque éstos solo tienen que recorrer una distancia corta para alcanzar las células de la capa externa.

Canal circular

Boca

Canal radial

▲ Fig. 42-2. Transporte interno del cnidario Aurelia. El animal se observa aquí desde su superficie inferior (superficie oral). La boca conduce a una cavidad gastrovascular compleja con ramificaciones que se irradian hacia y desde el canal circular. Las células ciliadas que revisten los canales hacen circular el líquido en las direcciones que indican las flechas.

Los planarios y otros platelmintos también poseen cavidades gastrovasculares que intercambian materiales con el ambiente a través una sola abertura (véase fig. 33-10). La forma aplanada del cuerpo y la ramificación de la cavidad gastrovascular del animal aseguran que todas las células sean bañadas por un medio apto y que las distancias de difusión sean cortas.

Sistemas circulatorios abiertos y cerrados

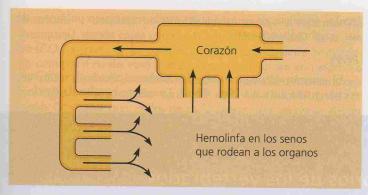
En los animales con varias capas celulares, las cavidades gastrovasculares son insuficientes para el transporte interno porque las distancias de difusión son demasiado grandes para el intercambio adecuado de nutrientes y desechos. Durante la evolución, en estos animales desarrollaron dos tipos de sistemas circulatorios que superaron las limitaciones de la difusión: abiertos y cerrados. Ambos sistemas tienen tres componentes básicos: un líquido circulatorio (sangre), un conjunto de tubos (vasos sanguíneos) por los que se desplaza la sangre a lo largo del organismo y una bomba muscular (el corazón). El corazón impulsa la circulación por medio de la energía metabólica para elevar la presión hidrostática de la sangre, que fluye a favor de un gradiente de presión a través de su circuito y luego vuelve nuevamente al corazón. Esta presión arterial es la fuerza motora del movimiento del líquido en el sistema circulatorio.

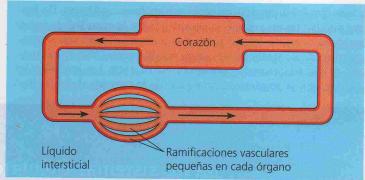
En los insectos, otros artrópodos y en la mayoría de los moluscos la sangre baña los órganos directamente en un sistema circulatorio abierto (fig. 42-3a). No hay diferencia entre la sangre y el líquido intersticial y este líquido corporal general se denomina más correctamente hemolinfa. Uno o más corazones bombean la hemolinfa hacia un sistema interconectado de senos, que son espacios que rodean a los órganos. Aquí, el intercambio de sustancias químicas se produce entre la hemolinfa y las células del organismo. En los insectos y otros artrópodos, el corazón es un tubo alargado de localización dorsal que, cuando se contrae, bombea hemolinfa a través de los vasos hacia los senos. Cuando el corazón se relaja atrae a la hemolinfa hacia el sistema circulatorio a través de poros denominados ostiolos. Los movimientos corporales que comprimen los senos facilitan la circulación de la hemolinfa.

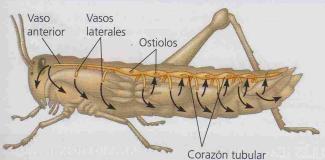
En el **sistema circulatorio cerrado**, la sangre está confinada en vasos y es diferente del líquido intersticial **(fig. 42-3b)**. Uno o más corazones bombean la sangre hacia vasos grandes que se

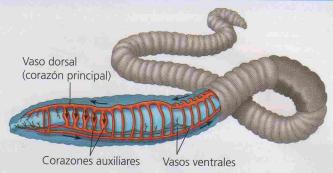
ramifican en otros más pequeños a lo largo del trayecto a través de los órganos. Aquí, los materiales se intercambian mediante difusión entre la sangre y el líquido intersticial que baña las células. Las lombrices, los calamares, los pulpos y todos los vertebrados poseen sistemas circulatorios cerrados.

El hecho de que los sistemas circulatorios abiertos y cerrados estén extendidos entre los animales sugiere que ambos ofrecen ventajas. Por ejemplo, las menores presiones hidrostáticas asociadas con los sistemas circulatorios abiertos los hacen más económicos que los sistemas cerrados desde el punto de vista del gasto energético. Además, como carecen de un sistema extenso de vasos sanguíneos, los sistemas abiertos requieren menos energía para su estructuración y mantenimiento. Y por otra parte, en algunos in-









(a) Un sistema circulatorio abierto En un sistema circulatorio abierto, como el del saltamontes, la sangre y el líquido intersticial son lo mismo y este líquido se denomina hemolinfa. El corazón bombea hemolinfa mediante vasos hacia los senos, donde se produce el intercambio de materiales entre la hemolinfa y las células. La hemolinfa vuelve al corazón a través de los ostiolos, que están equipados con válvulas que se cierran con la contracción cardíaca.

(b) Un sistema circulatorio cerrado. En los sistemas circulatorios cerrados, la sangre circula dentro de vasos, separada del líquido intersticial. El intercambio de sustancias químicas se produce entre la sangre y el líquido intersticial y entre este último y las células del organismo. En la lombriz, tres vasos principales se ramifican en vasos más pequeños que irrigan los diversos órganos. El vaso dorsal funciona como el corazón principal, que bombea la sangre mediante el peristaltismo. Cerca del extremo anterior de la lombriz, cinco pares de vasos rodean el aparato digestivo y actúan como corazones auxiliares que bombean la sangre ventralmente.

▲ Fig. 42-3. Sistemas circulatorios abierto y cerrado.

vertebrados, los sistemas circulatorios abiertos cumplen otras funciones. Por ejemplo, en los moluscos y artrópodos acuáticos de muda reciente, el sistema circulatorio abierto funciona como un esqueleto hidrostático para el sostén del cuerpo.

¿Qué ventajas tienen los sistemas circulatorios cerrados? Los sistemas cerrados, con su mayor presión arterial, son más eficaces en el transporte de líquidos circulatorios para cumplir con los requerimientos metabólicos tisulares y celulares elevados de animales de mayor tamaño y más activos. Por ejemplo, entre los moluscos, sólo los calamares y los pulpos grandes y activos poseen sistemas circulatorios cerrados. Además, aunque todos los artrópodos tienen sistemas circulatorios abiertos, los crustáceos más grandes, como las langostas y los cangrejos, poseen un sistema más desarrollado de arterias y venas, así como un órgano de bombeo accesorio que ayuda a mantener la presión arterial. Los sistemas circulatorios cerrados están más desarrollados en los vertebrados.

Estudio de la circulación en los vertebrados

Los seres humanos y otros vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado, denominado sistema cardiovascular. Generalmente, el corazón de los vertebrados tiene una o dos aurículas, que son las cámaras receptoras de la sangre que regresa al corazón, y uno o dos ventrículos, que son las cámaras que bombean la sangre que sale del corazón.

Las arterias, las venas y los capilares son los tres tipos principales de vasos sanguíneos, que en el organismo humano tienen

una longitud total aproximada de 100 000 km. Las arterias transportan la sangre desde el corazón a los órganos de todo el cuerpo. En los órganos, las arterias se ramifican en **arteriolas**, vasos pequeños que transportan sangre hasta los capilares.

Los capilares son vasos microscópicos con paredes porosas y muy delgadas. Las redes de estos vasos, denominadas lechos capilares, se infiltran en todos los tejidos. A través de las paredes delgadas de los capilares se produce el intercambio de sustancias químicas, como gases disueltos, mediante la difusión entre la sangre y el líquido intersticial en torno a las células de los tejidos.

En su extremo "corriente abajo", los capilares convergen en vénulas y las vénulas convergen en venas. En términos generales, las venas devuelven la sangre al corazón. Obsérvese que las arterias y las venas se diferencian por la dirección en la que transportan la sangre, no por las características de la sangre que contienen. Todas las arterias transportan sangre desde el corazón hacia los capilares y las venas devuelven la sangre al corazón desde los capilares. Una excepción importante es la vena porta hepática, que transporta sangre desde los lechos capilares del aparato digestivo hacia los lechos capilares hepáticos. El flujo sanguíneo del hígado se desplaza hacia la vena hepática, que conduce la sangre al corazón.

Los sistemas cardiovasculares de los diferentes taxones de vertebrados son variaciones de este esquema general, modificado por la selección natural. La tasa metabólica (véase cap. 40) es un factor importante en la evolución de los sistemas cardiovasculares. En general, los animales con mayores tasas metabólicas tienen sistemas circulatorios más complejos y corazones más pode-

rosos que los animales con tasas metabólicas más bajas. De forma similar, en un animal, la complejidad y la cantidad de vasos sanguíneos en un órgano particular se correlacionan con sus requerimientos metabólicos. Quizá, las diferencias más importantes en las adaptaciones cardiovasculares entre los animales se asocian con la respiración branquial de la mayoría de los verte-

brados acuáticos en comparación con la respiración pulmonar de los vertebrados terrestres.

Peces

El corazón de un pez tiene dos cámaras principales, un ventrículo y una aurícula (fig. 42-4). La sangre bombeada desde el

Figura 42-4 Exploración de los sistemas circulatorios de los vertebrados.









PECES

ANFIBIOS

REPTILES (EXCEPTO AVES)

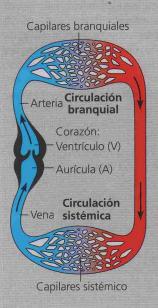
MAMÍFEROS Y AVES

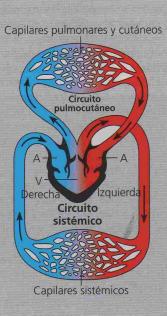
Los peces tienen un corazón con dos cámaras y un circuito único de flujo sanguíneo.

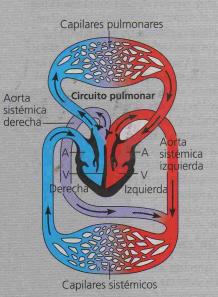
Los anfibios tienen un corazón con tres cámaras y dos circuitos de flujo sanguíneo: pulmocutáneo y sistémico. En el único ventrículo parcialmente se mezcla la sangre rica en oxígeno con la sangre con bajo contenido de oxígeno.

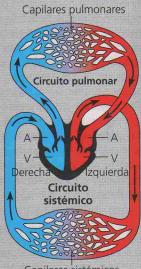
Los reptiles, con excepción de las aves, tienen un corazón de tres cámaras y dos circuitos de flujo sanguíneo. Sin embargo, un tabique divide parcialmente el ventrículo, lo que reduce aun más la mezcla de sangre con concentraciones de oxígeno altas y bajas.

Los mamíferos y las aves tienen un corazón con cuatro cámaras que separa por completo la sangre rica en oxígeno de la sangre con bajo contenido de oxígeno (los grandes vasos situados cerca del corazón son levemente, peor diferentes en las aves, pero el patrón de circulación doble es esencialmente igual al ilustrado aquí)









Capilares sistémicos

Los circuitos sistémicos abarcan todos los tejidos del organismo. Obsérvese que los sistemas circulatorios están ilustrados como si el animal estuviera frente al lector: con el lado derecho del corazón ilustrado a la izquierda y viceversa.

ventrículo se desplaza primero hacia las branquias (**circulación branquial**), donde capta oxígeno (O_2) y elimina dióxido de carbono (CO_2) a través de las paredes capilares. Los capilares branquiales convergen en un vaso que transporta sangre rica en oxígeno a los lechos capilares de todo el organismo (**circulación sistémica**). La sangre, posteriormente, regresa por las venas a la aurícula del corazón. Obsérvese que, en los peces, la sangre debe atravesar *dos* lechos capilares durante cada circuito. Cuando la sangre circula por un lecho capilar, la presión arterial –la fuerza motora de la circulación— disminuye sustancialmente (por motivos que explicaremos en breve). Por tanto, la sangre rica en oxígeno que abandona las branquias fluye hacia la circulación sistémica lentamente (aunque el proceso se ve facilitado por los movimientos corporales durante la natación). Esto restringe el aporte de O_2 a los tejidos y, por tanto, la tasa metabólica aerobia máxima de los peces.

Anfibios

Las ranas y otros anfibios tienen un corazón de tres cámaras, con dos aurículas y un ventrículo (véase fig. 42-4). El ventrículo bombea sangre hacia una arteria bifurcada que divide la salida ventricular en el circuito pulmocutáneo y el circuito sistémico. El circuito pulmocutáneo conduce a los capilares en los órganos de intercambio gaseoso (los pulmones y la piel en la rana), donde la sangre capta O, y libera CO, antes de volver a la aurícula izquierda del corazón. La mayor parte de la sangre rica en oxígeno que vuelve se bombea hacia el circuito sistémico, que irriga todos los órganos y luego devuelve sangre con escaso contenido de oxígeno a la aurícula derecha a través de las venas. En el ventrículo de la rana se mezclan un poco la sangre rica en oxígeno proveniente de los pulmones y la sangre con baja concentración de oxígeno procedente del resto del organismo. Sin embargo, una prominencia en el ventrículo desvía gran parte de la sangre rica en oxígeno de la aurícula izquierda hacia el circuito sistémico y la mayor parte de la sangre con baja concentración de oxígeno de la aurícula derecha hacia el circuito pulmocutáneo.

Esta organización, denominada circulación doble, proporciona un flujo vigoroso de sangre al cerebro, los músculos y otros órganos porque la sangre se bombea una segunda vez después de perder presión en los lechos capilares de los pulmones y la piel. Esto contrasta notablemente con la circulación única de los peces, en los que la sangre fluye directamente desde los órganos respiratorios (branquias) hacia otros órganos bajo menor presión.

Reptiles (excepto aves)

Los reptiles poseen una circulación doble con un circuito pulmonar (pulmones) y un circuito sistémico (véase fig. 42-4). El corazón de las tortugas, las serpientes y los lagartos tiene tres cámaras, aunque el ventrículo está parcialmente dividido por un tabique, lo que determina que la mezcla de la sangre con mayor y menor contenido de oxígeno sea aun menor que en los anfibios. En los cocodrilos, un tabique divide completamente al ventrículo en cámaras derechas e izquierdas separadas. Todos los reptiles, con excepción de las aves, poseen dos arterias que parten del corazón hacia el circuito sistémico y válvulas arteriales que les permiten el desvío de gran parte de la sangre del circuito pulmonar al sistémico.

Mamíferos y aves

En todos los mamíferos y en todas las aves, el ventrículo está completamente dividido en cámaras derechas e izquierdas sepa-

radas (véase fig. 42-4). El lado izquierdo del corazón recibe y bombea sólo sangre rica en oxígeno, mientras que el lado derecho recibe y bombea sólo sangre con escaso contenido de oxígeno. El aporte de oxígeno se acentúa debido a que estos dos tipos de sangre no se mezclan y la circulación doble restablece la presión del circuito sistémico después del paso de la sangre por los capilares pulmonares.

El corazón fuerte de cuatro cámaras fue una adaptación esencial para el sostén de la forma de vida endotérmica característica de los mamíferos y las aves. Los endotermos utilizan diez veces más energía que los ectotermos de tamaño similar; por tanto, sus sistemas circulatorios deben suministrar diez veces más combustible y O_2 a sus tejidos (y eliminar diez veces más CO_2 y otros desechos). Este gran tráfico de sustancias es posible gracias a las circulaciones sistémica y pulmonar independientes y separadas, y a corazones poderosos y grandes que bombean el volumen de sangre necesario. Como se explicó en el capítulo 25, los mamíferos y las aves descendieron de reptiles ancestrales diferentes y sus corazones con cuatro cámaras evolucionaron de forma independiente, un ejemplo de evolución convergente.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Quél limitación física fundamental requiere un sistema circulatorio en organismos grandes?
- 2. ¿Qué ventaja ofrece el sistema circulatorio cerrado? ¿Cuál es su desventaja?
- 3. ¿Cuáles son las dos ventajas fisiológicas que presentan los circuitos respiratorio (pulmocutáneo o pulmonar) y sistémico separados con respecto a un circuito único como el de los peces, que combina circulación branquial y sistémica?

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Concepto 42-2

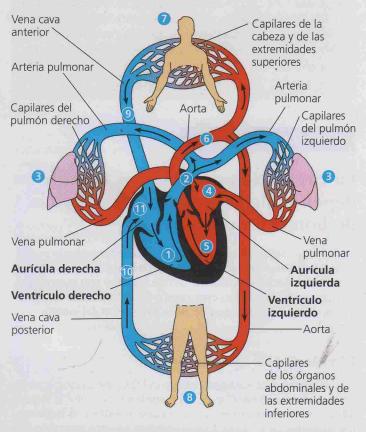
La circulación doble de los mamíferos depende de la anatomía y del ciclo de bombeo del corazón

Como las cardiopatías suponen un problema sanitario importante y muy difundido en la población humana, los científicos estudiaron el sistema circulatorio del ser humano con mayor detalle que cualquier otro. Su estructura y función pueden servir como modelo para la exploración de la circulación del mamífero en general.

Circulación de los mamíferos

Cuando lea este análisis detallado del flujo sanguíneo, a través del sistema cardiovascular de los mamíferos, consulte la **figura 42-5**, que presenta números que se corresponden con los números incluidos en el texto. Comenzaremos nuestro recorrido con el circuito pulmonar y diremos que \bigcirc 1 el ventrículo derecho bombea sangre hacia los pulmones a través de \bigcirc 2 las arterias pulmonares. Mientras la sangre fluye por \bigcirc 3 los lechos capilares en ambos pulmones, capta \bigcirc 4 libera \bigcirc 5. La sangre rica en oxígeno vuelve de los pulmones a través de las venas pulmonares a \bigcirc 4

la aurícula izquierda del corazón. Después, la sangre rica en oxígeno fluye hacia 6 el ventrículo izquierdo mientras éste se abre y la aurícula se contrae. El ventrículo izquierdo bombea la sangre rica en oxígeno hacia los tejidos del organismo a través del circuito sistémico. La sangre abandona el ventrículo izquierdo por medio de 6 la aorta, que transporta sangre a las arterias que irrigan la totalidad del cuerpo. Las primeras ramas de la aorta corresponden a las arterias coronarias (no ilustradas), que irrigan el músculo cardíaco propiamente dicho. Luego aparecen las ramas que conducen a los lechos capilares 7 en la cabeza y los brazos (extremidades superiores). La aorta continúa en dirección posterior y aporta sangre rica en oxígeno a las arterias que conducen a 8 las arteriolas y lechos capilares en los órganos abdominales y las piernas. En los capilares, el O, y el CO, se difunden de acuerdo con sus gradientes de concentración: el O, se desplaza desde la sangre hacia los tejidos y el CO, producido por la respiración celular se difunde hacia la circulación sanguínea. Los capilares se vuelven a unir y forman vénulas, que transportan sangre hacia las venas. La sangre con escaso contenido de oxígeno proveniente de la cabeza, el cuello y las extremidades superiores se encauza hacia una vena grande denominada (9) vena cava anterior (o superior). Otra vena grande denominada 🕕 vena cava posterior (o inferior) drena la sangre del tronco y de las extremidades inferiores. Las dos venas cavas vacían su contenido en 🕕 la aurícula derecha, desde la cual, la sangre con escaso contenido de oxígeno se dirige hacia el ventrículo derecho.



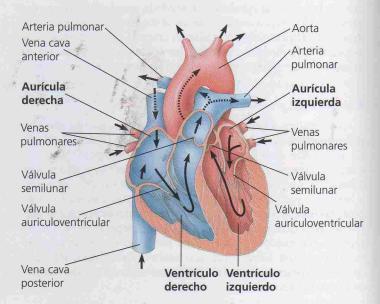
▲ Fig. 42-5. Sistema cardiovascular del mamífero: panorama general. Obsérvese que los circuitos dobles operan simultáneamente, no de la forma seriada que sugiere la numeración del diagrama. Los dos ventrículos bombean casi al unísono; mientras que parte de la sangre se desplaza en el circuito pulmonar, el resto fluye en el circuito sistémico.

El corazón de los mamíferos en detalle

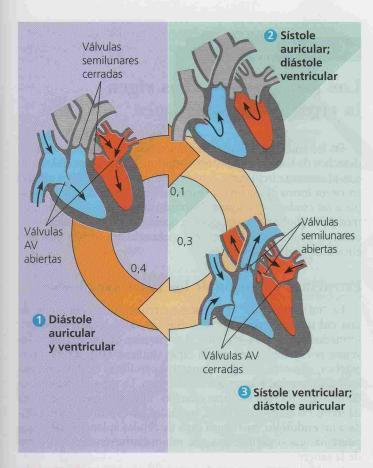
El análisis más profundo del corazón de los mamíferos (con el corazón del ser humano, como ejemplo) permite comprender mejor el funcionamiento de la circulación doble (fig. 42-6). Ubicado debajo del esternón, el corazón humano tiene el tamaño aproximado de un puño cerrado y está compuesto, principalmente, por músculo cardíaco (véase fig. 40-5). Las dos aurículas presentan paredes relativamente delgadas y actúan como cámaras de acumulación de la sangre que vuelve al corazón, la mayor parte de la cual fluye hacia los ventrículos cuando éstos se relajan. La contracción de las aurículas completa el llenado ventricular. Los ventrículos tienen paredes más gruesas y se contraen con más fuerza que las aurículas, especialmente, el ventrículo izquierdo, que debe bombear la sangre a todos los órganos a través del circuito sistémico.

El corazón se contrae y se relaja de forma rítmica. Cuando se contrae, bombea sangre; cuando se relaja, sus cámaras se llenan de sangre. El término ciclo cardíaco se refiere a una secuencia completa de bombeo y llenado. La fase de contracción del ciclo se denomina sístole y la fase de relajación corresponde a la diástole (fig. 42-7). El volumen de sangre por minuto que el ventrículo izquierdo bombea hacia el circuito sistémico se denomina gasto cardíaco. Este último depende de dos factores: la velocidad de contracción, o frecuencia cardíaca (cantidad de latidos por minuto), y el volumen sistólico, la cantidad de sangre bombeada por el ventrículo izquierdo en cada contracción. El volumen sistólico promedio en los seres humanos es de, aproximadamente, 75 mL. Una persona con este volumen sistólico y una frecuencia cardíaca en reposo de 70 latidos por minuto tiene un gasto cardíaco de 5,25 L/min, casi equivalente al volumen total de sangre del cuerpo humano. El gasto cardíaco puede quintuplicarse durante el ejercicio intenso. Esto es equivalente al bombeo de una cantidad de sangre igual a la masa corporal de una persona promedio cada 2 a 3 minutos.

El corazón tiene cuatro válvulas, compuestas de hojas de tejido conectivo, que evitan el flujo retrógrado y mantienen el mo-



▲ Fig. 42-6. El corazón del mamífero en detalle. Obsérvense las válvulas, que evitan el flujo retrógrado en el corazón, y el grosor relativo de las paredes de las cámaras cardíacas.



▲ Fig. 42-7. El ciclo cardíaco. En un ser humano adulto en reposo con un pulso de aproximadamente 75 latidos por minuto, un ciclo cardíaco completo tarda cerca de 0,8 segundos. ① Durante la fase de relajación (aurículas y ventrículos en diástole), la sangre que vuelve por las grandes venas fluye hacia las aurículas y los ventrículos. ② Un período breve de sístole auricular expulsa la sangre restante de las aurículas hacia los ventrículos. ③ Durante el resto del ciclo, la sístole ventricular bombea sangre hacia las grandes arterias. Obsérvese que durante siete octavos del tiempo −todo el ciclo cardíaco menos de 0,1 segundo—las aurículas están relajadas y se llenan con la sangre que regresa por las venas.

vimiento de la sangre en la dirección correcta (véase fig. 42-6). Entre cada aurícula y cada ventrículo hay una válvula auriculoventricular (AV). Las válvulas AV están sujetas por fibras fuertes que evitan su desplazamiento excesivo. La presión generada por la contracción enérgica de los ventrículos cierra las válvulas AV, lo que impide el flujo de la sangre hacia las aurículas. Las válvulas semilunares se encuentran en las dos salidas del corazón: donde la aorta abandona el ventrículo izquierdo y la arteria pulmonar abandona el ventrículo derecho. Estas válvulas se abren debido a la presión generada por la contracción ventricular. Cuando los ventrículos se relajan, la sangre comienza a fluir de vuelta hacia el corazón y las válvulas semilunares se cierran, lo que evita el flujo sanguíneo hacia los ventrículos. Las paredes elásticas de las arterias se dilatan cuando reciben la sangre expulsada de los ventrículos. Mediante la medición del pulso -el estiramiento rítmico de las arterias producido por la presión de la sangre impulsada por las contracciones poderosas de los ventrículos- se puede medir la frecuencia cardíaca.

Los ruidos cardíacos que se escuchan con el estetoscopio se deben al cierre de las válvulas (incluso sin el estetoscopio, el lector podrá oír estos ruidos si presiona su oído firmemente contra el tórax de un amigo). El patrón del ruido es "lub-dup, lub-dup, lub-dup". El primer ruido cardíaco ("lub") es producido por el choque de la sangre contra las válvulas AV cerradas. El segundo ruido ("dup") corresponde al choque de la sangre contra las válvulas semilunares.

Un defecto en una o más válvulas origina una entidad conocida como soplo cardíaco, que puede ser detectado como un silbido cuando un chorro de sangre se desplaza a través de una válvula. Algunas personas nacen con soplos cardíacos; en otras, las válvulas pueden estar lesionadas a causa de una infección (fiebre reumática, por ejemplo). La mayoría de los soplos cardíacos no disminuyen la eficiencia del flujo sanguíneo lo suficiente como para justificar la cirugía.

Mantenimiento del ritmo cardíaco

Es fundamental que los órganos del cuerpo reciban oxígeno en el momento adecuado. Por ejemplo, las células cerebrales mueren en pocos minutos si se interrumpe su aporte de oxígeno. Por tanto, el mantenimiento de la función cardíaca es crucial para la supervivencia. Durante la evolución se desarrollaron varios mecanismos que aseguran la continuidad y el control del latido cardíaco.

Algunas células del músculo cardíaco son autoexcitables, lo que significa que se contraen sin ninguna señal del sistema nervioso, incluso si se extraen del corazón y se ponen en un cultivo tisular. Cada una de estas células posee su propio ritmo de contracción intrínseco. ¿Cómo se coordinan sus contracciones en el corazón intacto? La región cardíaca denominada nodo senoauricular (SA), o marcapaso, establece la velocidad y el momento de la contracción de todas las células musculares cardíacas. Compuesto por tejido muscular especializado, el nodo SA está localizado en la pared de la aurícula derecha, cerca del punto donde la vena cava superior penetra en el corazón. Puesto que el marcapaso del corazón del ser humano (y de otros vertebrados) está compuesto por tejidos musculares especializados y localizados dentro del órgano propiamente dicho, el corazón de los vertebrados se denomina corazón miogénico. En contraste, los marcapasos de la mayoría de los corazones de artrópodos se originan en nervios motores provenientes del exterior, en una organización denominada corazón neurogénico.

El nodo SA genera impulsos eléctricos muy similares a los producidos por las células nerviosas. Como las células del músculo cardíaco están acopladas eléctricamente (mediante los discos intercalados entre células advacentes), los impulsos generados por el nódulo SA se propagan rápidamente por las paredes de las aurículas y producen la contracción de ambas cámaras al unísono (fig. 42-8). Los impulsos también pasan a otra región de tejido muscular cardíaco especializado, un punto de transmisión denominado nodo auriculoventricular (AV), ubicado en la pared existente entre la aurícula y el ventrículo derechos. Aquí, los impulsos permanecen aproximadamente 0,1 segundo antes de diseminarse hacia las paredes de los ventrículos. Este retraso asegura que las aurículas se vacíen por completo antes de la contracción ventricular. Las fibras musculares especializadas denominadas ramas del haz de His y fibras de Purkinje, posteriormente, conducen las señales al ápex del corazón y a todas las paredes ventriculares.

Los impulsos que se desplazan por el músculo cardíaco durante el ciclo cardíaco producen corrientes eléctricas que se conducen por los líquidos corporales a la piel, donde las corrientes pueden ser detectadas mediante electrodos y registradas como un electrocardiograma (ECG).

El nodo SA establece el ritmo del corazón, aunque está afectado por una variedad de señales fisiológicas. Dos conjuntos de nervios afectan la frecuencia cardíaca: uno acelera el marcapaso, y el otro disminuye la velocidad. La frecuencia cardíaca es un trabajo regulado por las acciones opuestas de estos dos conjuntos de nervios. El marcapaso también se ve afectado por las hormonas endógenas segregadas por las glándulas. Por ejemplo la epinefrina, la hormona de "pelea o huida" secretada por las glándulas suprarrenales, aumenta la frecuencia cardíaca (véase cap. 45). La temperatura corporal es otro factor que afecta al marcapaso. El aumento de sólo 1 °C incrementa la frecuencia cardíaca en, aproximadamente, 10 latidos por minuto. Por eso, la frecuencia del pulso de las personas aumenta considerablemente cuando tienen fiebre. La frecuencia cardíaca también se eleva con el ejercicio, una adaptación que permite que el sistema circulatorio aporte el O2 adicional que requieren los músculos activos.

Evaluación de conceptos 4

- Algunos niños nacen con un orificio pequeño entre los ventrículos izquierdo y derecho. Explique cómo, si no se corrige quirúrgicamente, este defecto puede afectar el contenido de O₂ de la sangre que entra en el circuito sistémico desde el corazón.
- 2. ¿Por qué es importante que el nodo AV del corazón disminuya la velocidad o retrase el impulso eléctrico que se desplaza desde el nodo SA y las paredes auriculares hasta los ventrículos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

1) El marcapaso genera 2 Las señales se Las señales se Las señales se una onda de señales retrasan en el desplazan hacia diseminan por para la contracción. nodo AV. el ápex del corazón. los ventrículos Nodo SA (marcapaso) Ramas Fibras Ápex del haz de Purkinje del corazón

▲ Fig. 42-8. El control del ritmo cardíaco. Las porciones doradas de los gráficos en el extremo inferior indican los componentes del electrocardiograma (ECG) que corresponden a la secuencia de eventos eléctricos en el corazón. En el paso 4, la porción negra del ECG a la derecha de la "espiga" dorada representa actividad eléctrica después de la contracción ventricular; durante esta fase, los ventrículos están eléctricamente cebados y, por tanto, son capaces de conducir la siguiente ronda de señales de contracción.

Concepto 42-3

Los principios físicos rigen la circulación sanguínea

En los animales, la sangre suministra nutrientes y elimina los desechos de todo el organismo. Estas funciones son posibles gracias al sistema circulatorio, una red de vasos ramificados similar en cierta forma al sistema de cañerías que suministra agua potable a las ciudades y elimina los productos de desecho. Los mismos principios físicos que rigen la operación de estos sistemas de cañerías también influyen en el funcionamiento de los sistemas circulatorios de los animales.

Estructura y función de los vasos sanguíneos

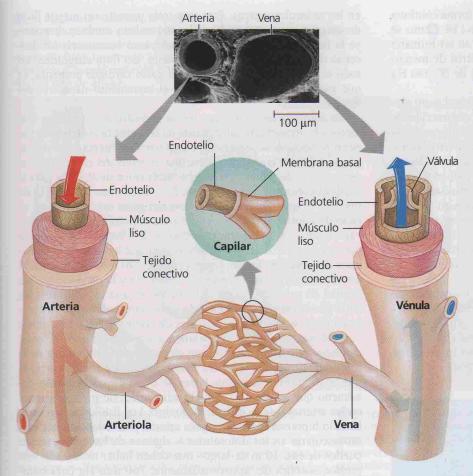
La "infraestructura" del sistema circulatorio se compone de una red de vasos sanguíneos. Todos los vasos sanguíneos están formados por tejidos similares. Las paredes de las arterias y las venas, por ejemplo, tienen tres capas similares (fig. 42-9). En el exterior, una capa de tejido conectivo con fibras elásticas permite el estiramiento y la retracción del vaso. La capa media contiene músculo liso y más fibras elásticas. El revestimiento de la luz de todos los vasos sanguíneos, incluidos los capilares, corresponde a un endotelio, una única capa de células aplanadas que proporciona una superficie lisa que minimiza la resistencia al flujo de la sangre.

Las diferencias estructurales se correlacionan con las distintas funciones de las arterias, las venas y los capilares. Las capilares carecen de las dos capas externas y sus paredes delgadas constan sólo de endotelio y membrana basal. Esto facilita el intercambio de sustancias entre la sangre y el líquido intersticial que baña a las células. Las arterias tienen capas externas y medias más gruesas que las de las venas. La sangre fluye por los vasos del sistema circulatorio a velocidades y presiones desiguales. Las paredes más

gruesas de las arterias les proporcionan fuerza para acomodar la sangre bombeada rápidamente y a una presión elevada por el corazón y su elasticidad ayuda a mantener la presión arterial incluso cuando el corazón se relaja entre contracciones. Las venas de paredes más delgadas transportan sangre hacia el corazón a velocidad y presión bajas. La sangre fluye por las venas, principalmente, como resultado de la acción muscular; cuando una persona se mueve, sus músculos esqueléticos comprimen las venas y deslizan la sangre a través de ellas. En las venas grandes hay unas lengüetas de tejido que actúan como válvulas unidireccionales que permiten que la sangre fluya sólo hacia el corazón (fig. 42-10).

Velocidad del flujo sanguíneo

La sangre viaja más de mil de veces más rápido en la aorta (cerca de 30 cm/s en promedio) que en los capilares (cerca de 0,026 cm/s). Este cambio de velocidad obedece a la *ley de continuidad*, que describe el movi-



▲ Fig. 42-9. La estructura de los vasos sanguíneos. Esta microfotografía (MEB) muestra una arteria junto a una vena con paredes delgadas.

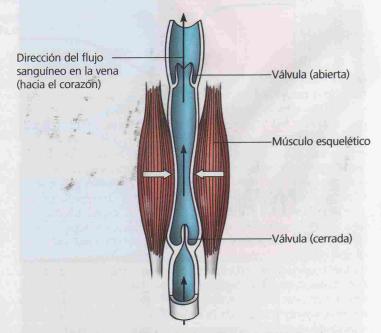
miento de los líquidos en tubos. Cuando el diámetro del tubo varía a lo largo de su extensión, el líquido fluye por los segmentos más estrechos con mayor rapidez que en los segmentos más anchos. Dado que el *volumen* de flujo por segundo debe ser constante en todo el tubo, el líquido debe fluir con mayor velocidad cuando se estrecha el área transversal (piénse en la velocidad del chorro de agua de una manguera con boquilla y sin ella).

Basándose en la ley de continuidad, el lector podría pensar que la sangre debería desplazarse con mayor rapidez por los capilares que por las arterias, porque el diámetro de capilares es muy pequeño. Sin embargo, el área transversal total de los capilares es la que determina la velocidad del flujo. Cada arteria transporta sangre a tal cantidad de capilares que el área transversal total es mucho más grande en los lechos capilares que en cualquier otra parte del sistema circulatorio. Por este motivo, la sangre disminuye notablemente su velocidad al ingresar en las arteriolas desde las arterias y la velocidad disminuye aun más en los lechos capilares. Los capilares son los únicos vasos con paredes suficientemente delgadas como para permitir el intercambio de sustancias entre la sangre y el líquido intersticial y el flujo más lento de la sangre por estos vasos diminutos potencia ese intercambio. Con la salida de la sangre de los capilares y su entrada en las vénulas y las venas, la velocidad vuelve a incrementarse como resultado de la reducción del área transversal total (véase figura 42-11, en la página siguiente).

Presión arterial

Los líquidos ejercen una fuerza denominada presión hidrostática contra las superficies con las que entran en contacto y esa presión es la que los impulsa a través de los tubos. Los líquidos fluyen de áreas de mayor a menor presión menor presión. La presión hidrostática que ejerce la sangre sobre la pared de los vasos y que la propulsa se denomina presión arterial. La presión arterial es mucho mayor en las arterias que en las venas y es máxima en las arterias con la contracción cardíaca, durante la sístole ventricular (presión sistólica; véase figura 42-11).

Cuando una persona toma el pulso con los dedos colocados en la muñeca puede sentir que la arteria sobresale con cada latido. La onda de la presión se debe, en parte, a que las aberturas estrechas de las arteriolas dificultan la salida de sangre de las arterias. Por consiguiente, cuando el corazón se contrae, la sangre ingresa en las arterias a una velocidad mayor que a la que las abandona y los vasos se estiran debido a la presión. Las paredes elásticas de las arterias se vuelven a cerrar durante la diástole, pero el corazón se contrae otra vez antes de que a las arteriolas haya fluido suficiente sangre a las arterias como para disminuir por completo la presión en las arterias. Esta impedancia de las arteriolas se denomina resistencia periférica. Como consecuencia de las arterias elásticas que trabajan contra la resistencia periférica se produce una presión arterial considerable incluso durante la

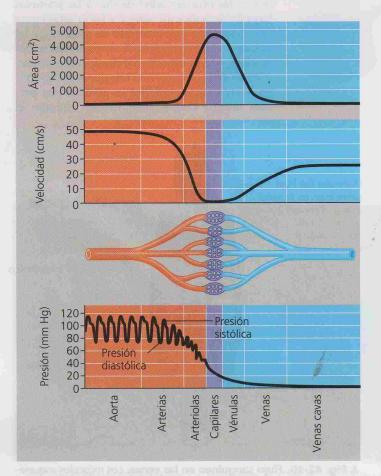


▲ Fig. 42-10. Flujo sanguíneo en las venas. Los músculos esqueléticos contraídos comprimen las venas. Las solapas de tejido dentro de las venas actúan como válvulas unidiseccionales manteniendo el movimiento de la sangre sólo hacia el corazón. Si una persona permanece sentada o de pie durante mucho tiempo, la falta de actividad muscular ocasiona edema en los pies con sangre retenida que no puede volver al corazón.

diástole (**presión diastólica**) y la sangre fluye de forma continua hacia las arteriolas y los capilares (véase fig. 42-11). Como se ilustra en la **figura 42-12**, la presión arterial de un ser humano sano en reposo oscila entre 120 mm Hg (milímetros de mercurio; una unidad de presión) en la sístole y menos de 80 mm Hg en la diástole.

La presión arterial está determinada, en parte, por el gasto cardíaco y, en parte, por la resistencia periférica. La contracción de los músculos lisos en las paredes de las arteriolas reduce el diámetro de los vasos diminutos, aumenta la resistencia periférica y, como consecuencia, eleva la presión arterial en la zona de las arterias. Cuando los músculos lisos se relajan, las arteriolas se dilatan, fenómeno que aumenta su diámetro. En consecuencia, el flujo sanguíneo de las arteriolas se eleva y la presión en las arterias disminuye. Los impulsos nerviosos, las hormonas y otras señales controlan los músculos de la pared de estas arteriolas. El estrés, físico o emocional, puede elevar la presión arterial al desencadenar respuestas nerviosas y hormonales que contraen los vasos sanguíneos.

El gasto cardíaco se ajusta en coordinación con los cambios de la resistencia periférica. Esta coordinación de los mecanismos reguladores mantiene un flujo sanguíneo adecuado cuando cambian las demandas del organismo sobre el sistema circulatorio. Durante el ejercicio intenso, por ejemplo, se dilatan las arteriolas



▲ Fig. 42-11. La interrelación entre la velocidad del flujo sanguíneo, el área transversal de los vasos sanguíneos y la presión arterial. La velocidad del flujo sanguíneo disminuye notablemente en las arteriolas y es mínima en los capilares, debido al aumento del área transversal total. La presión arterial, la principal fuerza que conduce la sangre desde el corazón hacia los capilares, es máxima en las arterias.

en los músculos activos. Esta respuesta permite un mayor flujo de sangre rica en oxígeno hacia los músculos y también disminuye la resistencia periférica. Por sí solo, esto ocasionaría un descenso de la presión arterial (y, por tanto, del flujo sanguíneo) en todo el organismo. Sin embargo, el gasto cardíaco aumenta, lo que mantiene la presión arterial y el incremento necesario del flujo sanguíneo.

En animales terrestres grandes, la gravedad es otro factor que afecta a la presión arterial. Además de la fuerza necesaria para superar la resistencia periférica, se requiere más fuerza para el desplazamiento de la sangre por encima del nivel del corazón. En el ser humano de pie la sangre debe subir cerca de 0,35 m para ir desde el corazón hasta el cerebro. Esto exige otros 27 mm Hg de presión, lo que requiere que el corazón gaste más energía en su ciclo de contracción. Este desafío para el bombeo es significativamente mayor en los animales con cuellos largos. Una jirafa de pie, por ejemplo, necesita bombear la sangre hasta 2,5 m por encima del corazón. Esto requiere cerca de 190 mm Hg de presión arterial adicional en el ventrículo izquierdo y la presión sistólica normal de una jirafa cerca del corazón supera los 250 mm Hg (una presión sistólica tan elevada sería extremadamente peligrosa en el ser humano). Las válvulas de control y los senos, junto con los mecanismos de retroalimentación que reducen el gasto cardíaco, evitan que esta presión elevada lesione el cerebro de la jirafa cuando inclina la cabeza para beber: una posición corporal que ocasiona el descenso de la sangre a casi 2 m del corazón, fenómeno que agrega 150 mm Hg adicionales de presión arterial en las arterias que se dirigen al cerebro. Los fisiólogos han establecido hipótesis sobre la presión arterial y las adaptaciones cardiovasculares en los dinosaurios - algunos de los cuales tenían cuellos de casi 10 m de largo- que deben haber necesitado una presión sistólica de, aproximadamente, 760 mm Hg para bombear sangre al cerebro cuando la cabeza se encontraba completamente erguida. Sin embargo, las evidencias indican que es posible que los dinosaurios no hayan tenido corazones lo suficientemente potentes como para generar estas presiones. Basándose en este análisis y en estudios sobre la estructura cuello-hueso, algunos biólogos han llegado a la conclusión de que los dinosaurios de cuellos largos se alimentaban cerca del suelo en lugar de elevar su cabeza para alimentarse con el follaje alto.

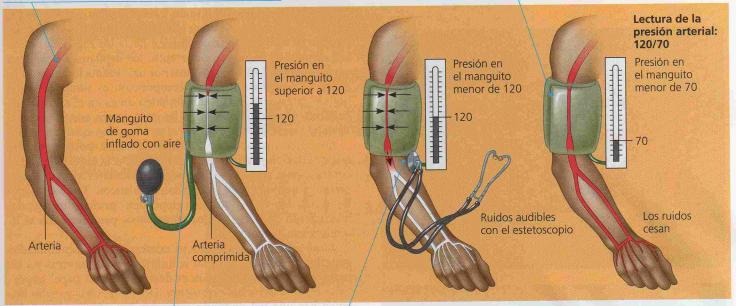
Cuando la sangre llega a las venas, su presión no se ve muy afectada por la acción del corazón. Esto se debe a que la sangre encuentra tanta resistencia a su paso por los millones de arteriolas y capilares diminutos que la presión generada por el bombeo cardíaco se disipa y ya no puede propulsar sangre por las venas. ¿Cómo regresa la sangre al corazón, especialmente, cuando debe desplazarse desde las extremidades inferiores contra la gravedad? Las contracciones rítmicas de los músculos lisos en las paredes de las vénulas y las venas explican parte del movimiento de la sangre. Un factor de mayor importancia es que la actividad de los músculos esqueléticos durante el ejercicio comprime la sangre en las venas (véase fig. 42-10). Asimismo, cuando inhalamos, el cambio en la presión dentro de la cavidad torácica (tórax) ocasiona la expansión y la entrada de sangre en las venas cavas y otras venas grandes cerca del corazón.

Función de los capilares

En cualquier momento dado, solo cerca del 5 al 10% de los capilares del organismo tienen sangre fluyendo a través de ellos. Sin embargo, todos los tejidos poseen numerosos capilares, por lo que cada parte del cuerpo está irrigada en todo momento. Los capilares del cerebro, el corazón, los riñones y el hígado, general-

el resultado habitual de la medida de la presión arterial en un individuo de 20 años es de 120/70. Las unidades de estas cifras corresponden a mm de mercurio (Hg); la presión arterial de 120 es una fuerza que puede sostener una columna de mercurio de 120 mm de altura.

4 Se continúa liberando el manguito hasta que la sangre fluya libremente por la arteria y desaparezcan los ruidos debajo del manguito. La presión en este punto corresponde a la diastólica que permanece en la arteria cuando el corazón se relaja.



2 El esfigmomanómetro, un manguito inflable unido a un manómetro, mide la presión sanguínea en una arteria. El manguito se coloca alrededor del brazo y se infla hasta que la presión cierra la arteria, de modo que la sangre no fluya más allá del manguito. Cuando esto sucede, la presión ejercida por el manguito supera la presión de la arteria.

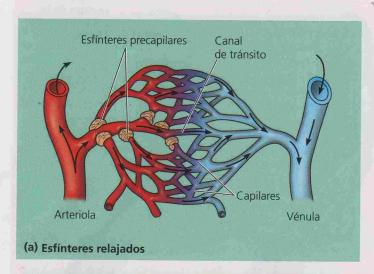
3 El fonendoscopio o estetoscopio permite escuchar los ruidos del flujo sanguíneo debajo del manguito. Cuando la arteria está cerrada no hay pulso debajo del manguito. Este último se desinfla gradualmente hasta que la sangre comienza a fluir hacia el antebrazo y se pueden percibir los ruidos producidos por la sangre que pulsa en la arteria debajo del manguito con el manguito con el estetoscopio. Esto ocurre cuando la presión arterial es mayor que la presión ejercida por el manguito. La presión en este punto corresponde a la presión sistólica.

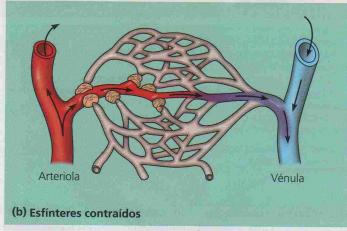
▲ Fig. 42-12. Medición de la presión arterial. La presión arterial se registra como dos números separados por una barra. El primer número corresponde a la presión sistólica; el segundo es la presión diastólica.

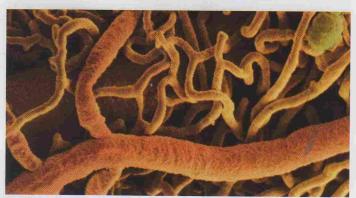
mente, están llenos hasta el tope pero en muchos otros lugares la irrigación varía con el tiempo porque la sangre se desvía de un destino a otro. Después de una comida, por ejemplo, aumenta el aporte de sangre al aparato digestivo. Durante el ejercicio fuerte, la sangre se desvía del aparato digestivo con un suministro más generoso a los músculos esqueléticos y la piel. Ésta es una razón por la cual el ejercicio fuerte inmediatamente posterior a una comida sustanciosa puede producir indigestión.

Dos mecanismos regulan la distribución de la sangre en los lechos capilares. Ambos dependen de los músculos lisos controlados por las señales nerviosas y las hormonas. En un mecanismo, la contracción de la capa de músculo liso en la pared de la arteriola constriñe el vaso, reduciendo su diámetro y disminuyendo el flujo sanguíneo hacia el lecho capilar. Con la relajación de la capa muscular, la arteriola se dilata, fenómeno que permite la entrada de la sangre en los capilares. En el otro mecanismo, los anillos de músculo liso, denominados esfínteres precapilares porque están localizados en la entrada de los lechos capilares, controlan el flujo de sangre entre las arteriolas y las vénulas (fig. 42-13).

Como ya se ha explicado, el intercambio de sustancias entre la sangre y el líquido intersticial que baña las células se produce a través de las delgadas paredes del endotelio de los capilares. Algunas sustancias pueden ser transportadas a través de la célula endotelial en vesículas que se forman por endocitosis en un extremo de la célula y que, posteriormente, liberan su contenido por exocitosis en el extremo opuesto. Otras, simplemente, se difunden entre la sangre y el líquido intersticial. Las moléculas pequeñas, como el O2 y el CO2 se difunden por gradientes de concentración a través de las células endoteliales. La difusión también puede producirse a través de hendiduras entre células adyacentes. Sin embargo, el transporte por estas hendiduras se produce, principalmente, por el flujo a masivo debido a la presión del líquido. La presión arterial en el interior de los capilares empuja el líquido (constituido por agua y solutos pequeños, como azúcares, sales, O2 y urea) por las hendiduras capilares. El movimiento externo de este líquido determina una pérdida neta de líquido desde el extremo situado por encima del capilar, cerca de la arteriola. Las células sanguíneas suspendidas en la sangre y la mayor parte de las proteínas disueltas en ella son demasiado grandes para atravesar fácilmente el endotelio y permanecen en los capilares. Las proteínas sanguíneas que quedan en los capilares, especialmente la albúmina, crean una presión osmótica, aproximadamente, constante desde el extremo arteriolar al extremo venular en el lecho capilar. En contraste, la presión arterial disminuye notablemente. Esta diferencia entre la presión arterial y la presión osmótica arrastra el líquido fuera de los capilares en el extremo arteriolar y al interior de los capilares en el extremo venular **(fig. 42-14)**. Cerca del 85% del líquido que abandona la sangre en el extremo arterial del lecho capilar vuelve a ingresar desde el líquido intersticial en el extremo venoso y el 15% restante, finalmente, vuelve a la sangre a través de los vasos del sistema linfático.







(c) Capilares y vasos de mayor tamaño (MEB)

10 μn

▲ Fig. 42-13. Flujo sanguíneo en los lechos capilares. Los esfínteres precapilares regulan el pasaje de sangre hacia los lechos capilares. Parte de la sangre fluye directamente desde las arteriolas a las vénulas por capilares denominados canales de comunicación directa que siempre están abiertos.

Retorno de líquido por el sistema linfático

Tanta sangre se desplaza por los capilares que la pérdida acumulada de líquido asciende, aproximadamente, a 4 L diarios. También se produce cierta extravasación de proteínas sanguíneas, aunque la pared capilar no es muy permeable a moléculas de gran tamaño. El líquido y las proteínas que se pierden vuelven a la sangre mediante el sistema linfático. El líquido penetra en este sistema por difusión hacia los capilares linfáticos diminutos entremezclados entre los capilares del sistema cardiovascular. Una vez en el interior del sistema linfático, el líquido se denomina linfa; su composición es similar a la del líquido intersticial. El sistema linfático drena en el sistema circulatorio cerca de la unión de las venas cavas con la aurícula derecha (véase fig. 43-5).

Los vasos linfáticos, al igual que las venas, poseen válvulas que evitan el flujo retrógrado del líquido hacia los capilares. Las contracciones rítmicas de las paredes vasculares ayudan a desplazar el líquido hacia los capilares linfáticos. También como las venas, los vasos linfáticos dependen, principalmente, del movimiento de los músculos esqueléticos para desplazar el líquido hacia el corazón.

Junto con los vasos linfáticos existen órganos denominados ganglios linfáticos. Al filtrar la linfa y atacar a los virus y a las bacterias, los ganglios linfáticos desempeñan un papel importante en la defensa del organismo. Dentro de cada ganglio linfático hay una red de tejido conectivo con espacios ocupados por linfocitos especializados en la defensa. Cuando el organismo lucha contra una infección, estas células se multiplican rápidamente y los ganglios linfáticos presentan tumefacción y dolor al tacto (motivo, por el cual, el médico examina el cuello en busca de ganglios linfáticos inflamados cuando una persona se siente enferma).

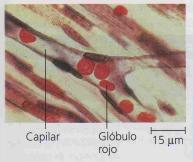
El sistema linfático participa en la defensa contra las infecciones y mantiene el volumen y la concentración de las proteínas sanguíneas. Recuérde que en el capítulo 41 se explicó que el sistema linfático también transporta grasas desde el aparato digestivo hacia el sistema circulatorio.

Evaluación de conceptos

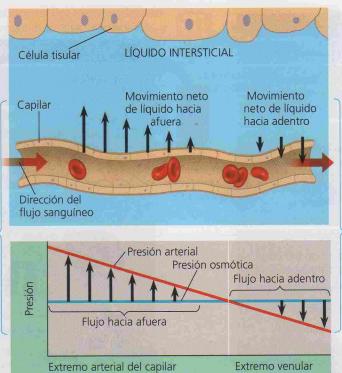


- 1. ¿Cuál es la principal causa de la baja velocidad del flujo sanguíneo en los capilares?
- 2. ¿De qué forma el aumento de la presión arterial resultante de la elevación del gasto cardíaco combinado con el desvío de la mayor parte de flujo sanguíneo hacia los músculos esqueléticos prepara al cuerpo para enfrentarse al peligro o para huir de él?
- 3. Explique qué mecanismo determina que se forme edema –acumulación de líquido en los tejidos corporales– como resultado de la disminución de las proteínas plasmáticas debido a una deficiencia importante de proteínas en la dieta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



En el extremo arterial del capilar, la presión arterial es mayor que la presión osmótica y el líquido sale del capilar hacia el líquido intersticial.



En el extremo venular del capilar, la presión arterial es inferior a la presión osmótica y el líquido fluye desde el líquido intersticial hacia el capilar

▲ Fig. 42-14. Intercambio de líquido entre los capilares y el líquido intersticial. La microfotografía en el extremo superior izquierdo muestra a los glóbulos rojos que se desplazan por un capilar (MO).



La sangre es un tejido conectivo con células suspendidas en el plasma

Ahora abandonaremos el análisis de los tubos y las bombas de los sistemas circulatorios y nos concentraremos en los líquidos que circulan por ellos. Como ya sabemos, en los invertebrados con circulación abierta, la sangre (hemolinfa) no difiere del líquido intersticial. En cambio, en los sistemas circulatorios cerrados de los vertebrados, la sangre es un tejido conectivo especializado.

Composición y función de la sangre

La sangre se compone de varios tipos de células suspendidas en una matriz líquida denominada **plasma**. Después de la extracción de una muestra de sangre, las células pueden separarse del plasma mediante centrifugación de la sangre (debe agregarse un anticoagulante para evitar la coagulación). Los elementos celulares (células y fragmentos de ellas) que ocupan cerca del 45% del volumen de la sangre, sedimentan en el tubo de centrifugado y forman un precipitado rojo denso. Sobre este sedimento celular se encuentra el plasma, una sustancia transparente de color amarillento.

Plasma

El plasma sanguíneo está constituido, aproximadamente, por un 90% de agua. Entre los diversos solutos se encuentran sales inorgánicas en forma de iones disueltos, en ocasiones, denominados electrólitos sanguíneos (**fig. 42-15**, en la página siguiente). La concentración combinada de estos iones es importante para el mantenimiento del equilibrio osmótico de la sangre. Algunos iones también participan como tampones de la sangre, que en el ser humano normalmente tiene un pH de 7,4. Además, el funcionamiento normal de los músculos y los nervios depende de la concentración de iones clave en el líquido intersticial, que refleja su concentración en el plasma. El riñón mantiene los electrólitos plasmáticos en concentraciones exactas, un ejemplo de homeostasis que exploraremos con detalle en el capítulo 44.

Las proteínas plasmáticas, otra clase importante de solutos con numerosas funciones, actúan en conjunto como tampones ante los cambios del pH, ayudan a mantener el equilibrio osmótico entre la sangre y el líquido intersticial y contribuyen a la viscosidad (espesor) de la sangre. Los distintos tipos de proteínas plasmáticas también cumplen funciones específicas. Algunas acompañan a los lípidos, que son insolubles en agua y pueden desplazarse en la sangre solo si están unidos a proteínas. Otra clase de proteínas, las inmunoglobulinas o anticuerpos, ayudan a combatir a los virus y otros elementos extraños que invaden el organismo (véase cap. 43). Por último, las proteínas plasmáticas, denominadas fibrinógenos, son factores de coagulación que ayudan a sellar filtraciones cuando los vasos sanguíneos están lesio-

Plasma (5 Constituyente	Principales funciones		
Constituyente	rincipales funciones		
Agua	Solvente para el transporte de otras sustancias	Elementos sanguíneos separados	Tipo
Iones (electrólitos sanguíneos) Sodio Potasio Calcio Magnesio Cloro Bicarbonato	Equilibrio osmótico, amortiguación del pH y regulación de la permeabilidad de la membrana		Eritro (glób Leucc (glób
Proteínas plasmáticas Albúmina	Equilibrio osmótico, amortiguación del pH		
Fibrinógeno	Coagulación		Bas
Inmunoglobulinas (anticuerpos)	Defensa		
Sustancias transportadas por la Nutrientes (como glucosa, á	a sangre cidos grasos, vitaminas)		
Productos de desecho del metabolismo Gases respiratorios (O ₂ y CO ₂) Hormonas			Plaqu

▲ Fig. 42-15. Composición de la sangre en los mamíferos.

nados. El plasma sanguíneo sin estos factores de coagulación se denomina suero.

El plasma también contiene una gran variedad de sustancias en tránsito de una parte del organismo a otra, como nutrientes, desechos metabólicos, gases respiratorios y hormonas. El plasma sanguíneo y el líquido intersticial son similares en su composición, excepto que el plasma posee una concentración mucho mayor de proteínas (recuérdese que las paredes capilares no son muy permeables a las proteínas).

Elementos celulares

Hay dos clases de células suspendidas en el plasma sanguíneo (véase fig. 42-15): los **glóbulos rojos**, que transportan oxígeno, y los **glóbulos blancos**, que actúan en la defensa. Las **plaquetas**, otros elementos celulares, son fragmentos de células que participan en el proceso de la coagulación.

Eritrocitos. Los glóbulos rojos, o **eritrocitos**, son las células sanguíneas más numerosas. Cada microlitro (μL ; o mm³) de sangre humana contiene 5 a 6 millones de glóbulos rojos y hay aproximadamente 25 billones de estas células en los 5 L de sangre del organismo.

Los eritrocitos constituyen un excelente ejemplo de relación estrecha entre estructura y función. Su principal función de transporte de $\rm O_2$ depende de la difusión rápida del gas a través de su membrana plasmática. Los eritrocitos humanos son discos pequeños (de 7 a 8,5 μ m de diámetro) bicóncavos, más delgados en el centro que en los bordes. Su tamaño pequeño y su forma

lar Cantidad **Funciones** por μL (mm³) de sangre 5-6 millones Transportan oxígeno rojos) y facilitan el transporte de dióxido de carbono Defensa 5 000-10 000 olancos) e inmunidad Linfocito Eosinófilo Neutrófilo Monocito 250 000-Coagulación sanguínea 400 000

bicóncava proporcionan una gran superficie colectiva para la población total de eritrocitos y cuanto mayor sea el área total de membrana eritrocitaria en un determinado volumen de sangre, mayor será la rapidez de difusión del O_2 . Los eritrocitos de los mamíferos carecen de núcleo, una característica excepcional que deja más espacio en estas células diminutas para la **hemoglobina**, la proteína que contiene hierro y que transporta oxígeno (véase fig. 5-20). Los eritrocitos también carecen de mitocondrias y generan su ATP exclusivamente mediante el metabolismo anaerobio. El transporte de oxígeno por los eritrocitos sería menos eficiente si su metabolismo fuera aerobio y consumiera parte del oxígeno que transportan.

A pesar de su tamaño pequeño, el eritrocito contiene cerca de 250 millones de moléculas de hemoglobina. Dado que cada molécula de hemoglobina capta hasta cuatro moléculas de O_2 , un eritrocito puede transportar cerca de mil millones de moléculas de O_2 . Los investigadores han observado que la hemoglobina también se une a la molécula gaseosa óxido nítrico (NO) como al O_2 . Con el paso de los eritrocitos por los lechos capilares de los pulmones, branquias y otros órganos respiratorios el O_2 se difunde hacia el interior de los eritrocitos, donde la hemoglobina se une a él y al NO. En los capilares sistémicos, la hemoglobina libera el O_2 , que luego se difunde hacia las células del organismo. El NO relaja las paredes capilares y permite su expansión, lo que, probablemente, facilita el suministro de O_2 a las células.

Leucocitos. La sangre contiene cinco tipos principales de glóbulos blancos o leucocitos: monocitos, neutrófilos, basófilos, eosinófilos y linfocitos (véase fig. 42-12). Su función colectiva

consiste en luchar contra las infecciones. Por ejemplo, los monocitos y los neutrófilos son fagocitos que incorporan y digieren bacterias y los desechos de las células muertas del organismo. Como veremos en el capítulo 43, los linfocitos se convierten en linfocitos B y T especializados, que producen la respuesta inmunológica contra sustancias extrañas. Los glóbulos blancos pasan la mayor parte de su vida fuera del sistema circulatorio, "patrullando" por el líquido intersticial y el sistema linfático, donde se desarrollan casi todas las "batallas" contra los patógenos. Normalmente, un microlitro de sangre humana contiene entre 5 000 y 10 000 leucocitos, pero estas cantidades aumentan transitoriamente cuando el organismo se enfrenta a una infección.

Plaquetas. Las plaquetas, el tercer elemento celular de la sangre, son fragmentos de células de aproximadamente 2 a 3 μm de diámetro. Carecen de núcleo y se originan como fragmentos citoplasmáticos desprendidos de células grandes en la médula ósea. Las plaquetas posteriormente ingresan en la sangre y participan en el proceso importante de la coagulación.

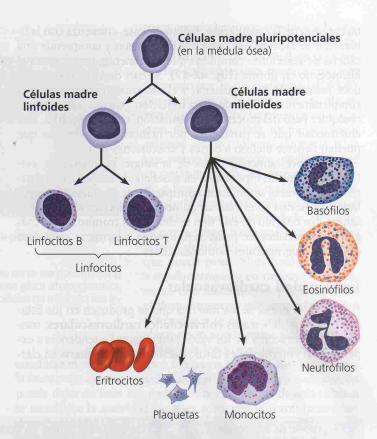
Células madre y sustitución de los elementos celulares

Los elementos celulares de la sangre (eritrocitos, leucocitos y plaquetas) se desgastan y sustituyen constantemente a lo largo de la vida. Los eritrocitos, por ejemplo, habitualmente circulan durante los tres a cuatro meses y luego son destruidos por fagocitos en el hígado y el bazo. Las enzimas digieren las macromoléculas de las células viejas y mediante procesos de biosíntesis se elaboran nuevas macromoléculas empleando muchos de los monómeros, como los aminoácidos, obtenidos de las células sanguíneas viejas, así como materiales nuevos y energía de los alimentos. Muchos de los átomos de hierro provenientes de la hemoglobina de eritrocitos destruidos se incorporan a nuevas moléculas de hemoglobina.

Los eritrocitos, los leucocitos y las plaquetas se desarrollan a partir de una fuente común, una población de células denominadas células madre pluripotenciales de la médula roja de los huesos, particularmente, de las costillas, las vértebras, el esternón y la pelvis (fig. 42-16). "Pluripotencial" significa que estas células tienen el potencial de diferenciarse en cualquier tipo de célula sanguínea o en células productoras de plaquetas. Las células madre pluripotenciales surgen en las primeras etapas embrionarias y la población se renueva mientras se reabastece la sangre con elementos celulares (véase el capítulo 21 para más información sobre las células madre).

La producción de eritrocitos se controla por un mecanismo de retroalimentación negativa sensible a la cantidad de O_2 que llega a los tejidos corporales a través de la sangre. Cuando los tejidos no reciben suficiente O_2 , el riñón sintetiza y secreta una hormona denominada **eritropoyetina** (EPO), que estimula la producción de eritrocitos. Cuando la sangre suministra más O_2 del que pueden utilizar los tejidos, el nivel de EPO disminuye junto con la producción de eritrocitos.

Los médicos utilizan EPO sintética para el tratamiento de la anemia, una enfermedad que se caracteriza por que los niveles de hemoglobina son menores que los normales. En cambio, algunos atletas abusan de la EPO y se inyectan el producto para aumentar sus niveles de eritrocitos. Esta práctica, conocida como dopaje, está prohibida por el Comité Olímpico Internacional y por otras federaciones deportivas. En el año 2002, varios atletas que competían en las Olimpiadas de invierno en Salt Lake City tuvieron resultados positivos en análisis de sustancias químicas simi-



▲ Fig. 42-16. Diferenciación de las células sanguíneas. Algunas de las células madre pluripotenciales se diferencian en células madre linfoides, que luego se desarrollan hasta convertirse en linfocitos B y T, dos tipos de linfocitos que actúan en la respuesta inmunitaria (véase cap. 43). Las otras células sanguíneas se diferencian a partir de células madre mieloides.

lares a la EPO y, como consecuencia, fueron despojados de algunas de sus medallas.

Recientemente, los investigadores han obtenido resultados satisfactorios aislando células madre pluripotenciales y desarrollando estas células en cultivos experimentales. Las células madre pluripotenciales purificadas pronto podrán proporcionar terapias eficaces para enfermedades del ser humano, como la leucemia. Una persona con leucemia posee una línea cancerosa de células madre productora de leucocitos. Las células madre cancerosas superan a las células productoras de eritrocitos y producen una cantidad excepcionalmente elevada de leucocitos, muchos de ellos, anormales. Un tratamiento experimental de la leucemia consisté en la eliminación de las células madre pluripotenciales del paciente, mediante la destrucción de la médula ósea y el reabastecimiento de la misma con células madre no cancerosas. Con solo 30 de estas células se puede repoblar por completo la médula ósea.

Coagulación sanguínea

La mayoría de las personas experimentan cortes y raspaduras de vez en cuando; sin embargo, no sangran hasta morir porque la sangre contiene un material autosellante que detiene las filtraciones. El sellador siempre está presente en una forma inactiva denominada **fibrinógeno**. El coágulo se forma sólo cuando esta proteína plasmática se convierte en su forma activa, **fibrina**, la cual se agrega en hebras que forman la estructura del coágulo. El

mecanismo de la coagulación, habitualmente, comienza con la liberación de factores por parte de las plaquetas y comprende una cadena de reacciones complejas que, finalmente, transforman el fibrinógeno en fibrina (fig. 42-17). Se han descubierto más de doce factores de la coagulación y el mecanismo todavía no está completamente dilucidado. Una mutación genética, que afecte a cualquier paso del proceso de coagulación, causa hemofilia, una enfermedad que se caracteriza por hemorragias excesivas que pueden deberse incluso a cortes y contusiones menores.

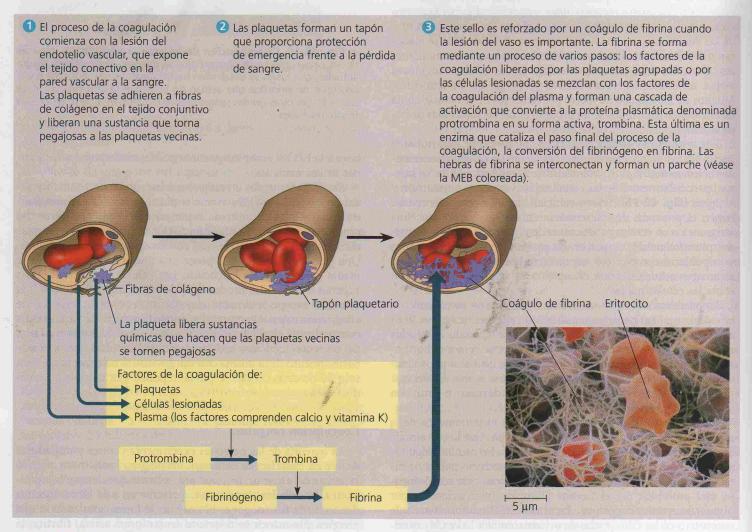
Los factores anticoagulantes de la sangre, normalmente, evitan la coagulación espontánea en ausencia de lesión. Sin embargo, algunas veces se produce aglutinación de plaquetas y coagulación de fibrina en el vaso sanguíneo, que bloquea el flujo de la sangre. Un coágulo de este tipo se denomina trombo. Estos coágulos, potencialmente peligrosos, tienden a formarse en individuos eon enfermedades cardiovasculares.

Enfermedad cardiovascular

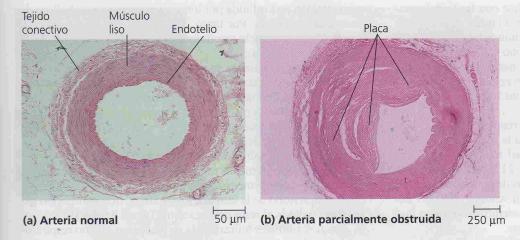
Más de la mitad de las muertes que se producen en los Estados Unidos se deben a las enfermedades cardiovasculares, trastornos del corazón y de los vasos sanguíneos. La tendencia a experimentar enfermedades cardiovasculares es hereditaria en cierta medida, aunque el estilo de vida también desempeña un papel importante. Los factores no genéticos que aumentan el riesgo de problemas cardiovasculares son el tabaquismo, el sedentarismo, la dieta rica en grasa animal y las concentraciones elevadas de colesterol en sangre.

El colesterol se desplaza en el plasma principalmente en forma de partículas que contienen miles de moléculas de colesterol y otros lípidos unidos a una proteína. Un tipo de partículas -las lipoproteínas de baja densidad (LDL), a menudo denominadas "colesterol malo" - se asocian con el depósito de colesterol en las placas arteriales, crecimiento que se produce en las paredes internas de las arterias. Otro tipo -las lipoproteínas de alta densidad (HDL) o "colesterol bueno- reducen el depósito de colesterol. El ejercicio aumenta la concentración de HDL, mientras que el tabaquismo produce el efecto opuesto en la relación LDL/HDL.

Las arterias sanas tienen paredes lisas que permiten el flujo sanguíneo sin obstrucción. El depósito de colesterol aumenta el espesor de ese revestimiento liso y lo transforma en áspero. En ese lugar se forma una placa infiltrada por tejido conectivo fibroso y colesterol. Esas placas disminuyen la luz de la arteria y producen una enfermedad cardiovascular crónica conocida como aterosclerosis (fig. 42-18). El revestimiento irregular de la arteria aterosclerótica fomenta la adhesión de las plaquetas, de-



▲ Fig. 42-17. Coagulación de la sangre.



▲ Fig. 42-18. Aterosclerosis. Estas microfotografías ópticas comparan un corte transversal de (a) una arteria normal (sana) con (b) una arteria parcialmente bloqueada por una placa aterosclerótica. Las placas están compuestas principalmente por tejido conectivo fibroso y células de músculo liso infiltradas por lípidos.

sencadena el proceso de la coagulación e interfiere en la circulación.

La hipertensión (aumento de la presión arterial) promueve la aterosclerosis y aumenta el riesgo de infarto de miocardio y de ictus (accidente cerebrovascular). La aterosclerosis tiende a elevar la presión arterial al disminuir la luz de los vasos y reducir su elasticidad. Según una hipótesis, la hipertensión crónica lesiona el endotelio que reviste las arterias y eso promueve la formación de placas. Afortunadamente, la hipertensión es fácil de diagnosticar y, por lo general, puede controlarse con dieta, ejercicio, farmacoterapia o una combinación de todos ellos. Una presión diastólica mayor de 90 mm Hg puede ser motivo de preocupación, y vivir con hipertensión extrema —es decir, 200/120 mm Hg— es muy peligroso.

Con el avance de la aterosclerosis, el diámetro de la arteria disminuye más y aumenta el riesgo de infarto cardíaco y de accidente cerebrovascular. Pueden existir signos de advertencia. Por ejemplo, cuando una arteria coronaria está parcialmente obstruida, la persona puede experimentar dolor torácico ocasional, enfermedad conocida como angina de pecho. El dolor tiende a aparecer cuando el corazón trabaja más debido a estrés físico o emocional e indica que parte del corazón no está recibiendo suficiente $\rm O_2$. Sin embargo, muchas personas con aterosclerosis desconocen por completo su enfermedad hasta que tiene lugar un episodio agudo.

El infarto de miocardio o el accidente cerebrovascular suelen ser la complicación final. El **infarto de miocardio** es la muerte del tejido muscular cardíaco como consecuencia de la obstrucción prolongada de una o más arterias coronarias, los vasos que suministran sangre rica en oxígeno al corazón. Debido a sú diámetro pequeño, las arterias coronarias son particularmente vulnerables. Esta obstrucción puede destruir rápidamente el músculo cardíaco, que late constantemente y no puede sobrevivir mucho tiempo sin oxígeno. El **accidente cerebrovascular** o **ictus** es la muerte del tejido nervioso cerebral que, generalmente, se produce por la rotura o la obstrucción de las arterias cerebrales.

Los infartos cardíacos y los accidentes cerebrovasculares con frecuencia se deben a un trombo, o coágulo de sangre, que obstruye una arteria. La respuesta inflamatoria desencadenada por la acumulación de LDL en el revestimiento interno de la arteria es

un proceso clave que conduce a la obstrucción de la arteria por un trombo. Esta inflamación, que es análoga a la respuesta del organismo frente a un corte infectado por bacterias (véase fig. 43-6), puede producir la rotura de las placas, con liberación de fragmentos que forman un trombo. Este último se puede originar en una arteria coronaria o en una arteria del cerebro o puede formarse en cualquier parte del sistema circulatorio y llegar al corazón o al cerebro a través de la circulación. El coágulo transportado, denominado émbolo, se traslada por la sangre hasta que se aloja en una arteria demasiado pequeña como para que pueda pasar. El émbolo, que tiende a quedar atrapado en un vaso cuyo diámetro está reducido por placas, bloquea el flujo sanguíneo y el tejido cardíaco o cerebral que se encuentra después de la obstrucción puede morir por falta de O₂ Cuando la lesión cardíaca interrumpe la

conducción de los impulsos eléctricos por el músculo cardíaco, la frecuencia cardíaca puede cambiar drásticamente o el corazón puede dejar de latir. Sin embargo, la víctima puede sobrevivir si se restablece la actividad cardíaca mediante la reanimación cardiorrespiratoria (RCR) u otros procedimientos de emergencia en pocos minutos después del infarto. Los efectos del accidente cerebrovascular y la probabilidad de supervivencia del individuo dependerán de la magnitud y de la localización del tejido cerebral comprometido.

Evaluación de conceptos

- 1. Calcule la cantidad aproximada de glóbulos rojos que produce diariamente la médula ósea del ser humano. Efectúe el cálculo sobre la base de un recuento de 25 billones de eritrocitos (2,5 × 10¹³) y una longevidad promedio de cuatro meses para cada célula.
- 2. Explique por qué el médico debe ordenar el recuento de glóbulos blancos en el paciente con síntomas de infección.
- 3. ¿De qué forma una docena de células madre de médula ósea trasplantadas puede reemplazar la amplia variedad de células producidas en la médula ósea?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 42-5

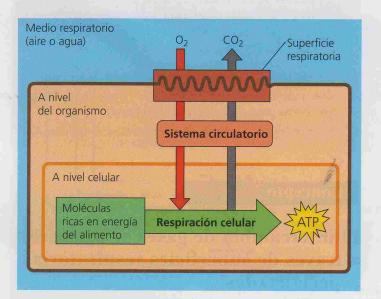
El intercambio de gases se produce a través de superficies respiratorias especializadas

En el resto de este capítulo nos concentraremos en el proceso de **intercambio de gases**. Aunque este proceso con frecuencia se denomina respiración, no debe confundirse con las transformaciones de energía de la respiración celular. El intercambio gaseoso comprende la captación de oxígeno molecular (O_2) del ambiente y la liberación de dióxido de carbono (CO_2) hacia el exterior **(fig. 42-19)**. Estos intercambios son necesarios para mantener la producción de ATP en la respiración celular y, generalmente, incluyen la participación de los sistemas respiratorio y circulatorio del animal.

La fuente de O_2 , denominada **medio respiratorio**, es el aire para los animales terrestres y el agua para la mayoría de los animales acuáticos. La atmósfera, el principal reservorio de O_2 del planeta, contiene, aproximadamente, un 21% de O_2 (por volumen). Los océanos, los lagos y otras masas de agua contienen O_2 disuelto. La cantidad de O_2 disuelta en un volumen de agua determinado varía considerablemente, pero siempre es mucho menor que en un volumen de aire equivalente.

La superficie respiratoria es la parte del organismo del animal en la que se produce el intercambio de gases con el entorno. En los animales, el O₂ y el CO₂ no se desplazan a través de membranas mediante transporte activo, por lo que el movimiento de estos gases entre la superficie respiratoria y el entorno se produce completamente por difusión. La velocidad de difusión es proporcional a la superficie a través de la cual se produce la difusión e inversamente proporcional al cuadrado de la distancia que las moléculas deben recorrer. En consecuencia, las superficies respiratorias suelen ser delgadas y presentan un área de superficie extensa, adaptaciones estructurales que maximizan la velocidad del intercambio gaseoso. Además, todas las células vivas deben estar recubiertas por agua para el mantenimiento de sus membranas plasmáticas. Por tanto, las superficies respiratorias de los animales terrestres y acuáticos son húmedas y el O, y el CO, se difunden a través de estas superficies después de disolverse primero en

La superficie respiratoria debe suministrar O₂ a todo el organismo y eliminar el CO₂ de todo el organismo y con la evolución se han desarrollado distintos mecanismos para solucionar el problema de aportar una superficie con suficiente extensión. La estructura de la superficie respiratoria depende, principalmente, del tamaño del organismo y de que viva en el agua o en la tierra,



▲ Fig. 42-19. El papel del intercambio gaseoso en la bioenergética.

pero también está influida por los requerimientos metabólicos de intercambio gaseoso. Por tanto, un endotermo, por lo general, presenta una superficie respiratoria más extensa que un ectotermo de tamaño similar.

El intercambio gaseoso se produce en toda la superficie de la mayoría de los protistas y otros organismos unicelulares. Asimismo, en algunos animales relativamente simples, como las esponjas, los cnidarios y los platelmintos, la membrana plasmática de cada célula está bastante próxima al ambiente externo como para permitir la difusión de gases hacia adentro y hacia afuera. Sin embargo, en muchos animales, la mayor parte del organismo no tiene acceso directo al medio respiratorio. La superficie respiratoria de estos animales es un epitelio húmedo y delgado que separa el medio respiratorio de la sangre o los capilares, que transportan gases hacia y desde el resto del organismo (véase fig. 42-19).

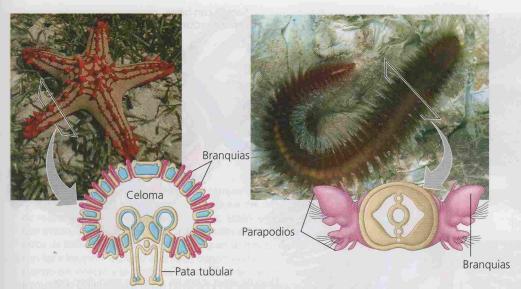
Algunos animales utilizan toda su piel como órgano respiratorio. La lombriz, por ejemplo, tiene la piel húmeda e intercambia gases mediante difusión a través de su superficie corporal. Inmediatamente debajo de la piel de la lombriz hay una densa red de capilares. Dado que la superficie respiratoria tiene que permanecer húmeda, las lombrices y otros animales que respiran a través de la piel, como algunos anfibios, deben vivir en el agua o en lugares húmedos.

Los animales en los que la piel húmeda es el único órgano respiratorio, generalmente, son pequeños además de largos y delgados o planos, con una elevada relación de superficie a volumen. En la mayoría de los animales, la superficie corporal general carece de un área suficientemente extensa para el intercambio de gases de todo el organismo. La solución es un órgano respiratorio que está ampliamente plegado o ramificado y que permite agrandar la superficie disponible para el intercambio gaseoso. Las branquias, las tráqueas y los pulmones son los órganos respiratorios más comunes.

Branquias en los animales acuáticos

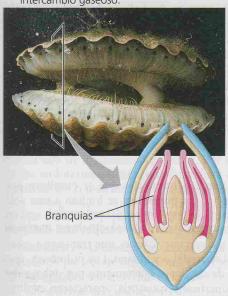
Las branquias son extensiones de la superficie corporal suspendidas en el agua. En algunos invertebrados, como las estrellas de mar, las branquias tienen una forma simple y están distribuidas sobre gran parte del cuerpo (fig. 42-20a). Muchos gusanos segmentados tienen branquias similares a aletas que se extienden desde cada segmento de su cuerpo (fig. 42-20b) o branquias plumosas y largas agrupadas en la cabeza o la cola. Las branquias de las vieiras (fig. 42-20c), los cangrejos (fig. 42-20d) y otros animales están situadas en una parte específica del cuerpo. La superficie total de las branquias, a menudo, es mucho mayor que la del resto del cuerpo.

Como medio respiratorio, el agua tiene ventajas y desventajas. No hay problema para mantener húmedas las membranas plasmáticas de las células de la superficie respiratoria porque las branquias están rodeadas por un medio acuoso. Sin embargo, las concentraciones de O, del agua son bajas y cuanto más cálida y salada sea el agua, menor será la cantidad de O, disuelto que pueda retener (el agua de muchos hábitats marinos y de agua dulce contiene sólo 4 a 8 mL de O, disuelto por litro). Por tanto, las branquias deben ser muy eficaces para que el animal obtenga suficiente O2. Un proceso que ayuda es la ventilación o el aumento del flujo del medio respiratorio sobre la superficie respiratoria. Sin ventilación se puede formar una región con baja concentración de O, y alta concentración elevada de CO2 alrededor de las branquias durante el intercambio gaseoso con el agua. El cangrejo y las langostas tienen apéndices similares a remos con los que dirigen una corriente de agua sobre las branquias. Las branquias

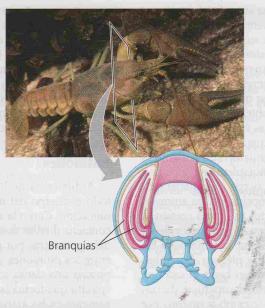


(a) Estrella de mar. Las branquias de la estrella de mar son proyecciones tubulares simples de la piel. El centro hueco de cada branquia es una extensión del celoma (cavidad corporal). El intercambio gaseoso se produce mediante difusión a través de las superficies branquiales y el líquido en el celoma circula hacia el interior y el exterior de las branquias, lo que facilita el transporte gaseoso. Las superficies de las patas tubulares de la estrella de mar también actúan en el intercambio gaseoso.

(b) Gusano marino. Muchos poliquetos (gusanos marinos del filo Annelida) poseen un par de apéndices aplanados denominados parápodos o parapodios en cada segmento corporal. Los parapodios sirven como branquias y también actúan en el arrastre y la natación.



(c) Vieira. Las branquias de la vieira son placas aplanadas y largas que se proyectan desde la masa corporal principal dentro del caparazón duro. Los cilios de las branquias hacen circular agua alrededor de las superficies branquiales.



(d) Langosta de agua dulce. Este animal y otros crustáceos presentan branquias plumosas y largas cubiertas por el exoesqueleto. Los apéndices corporales especializados deslizan el agua sobre las superficies branquiales.

▲ Fig. 42-20. Diversidad en la estructura de las branquias, superficies corporales externas que actúan en el intercambio gaseoso.

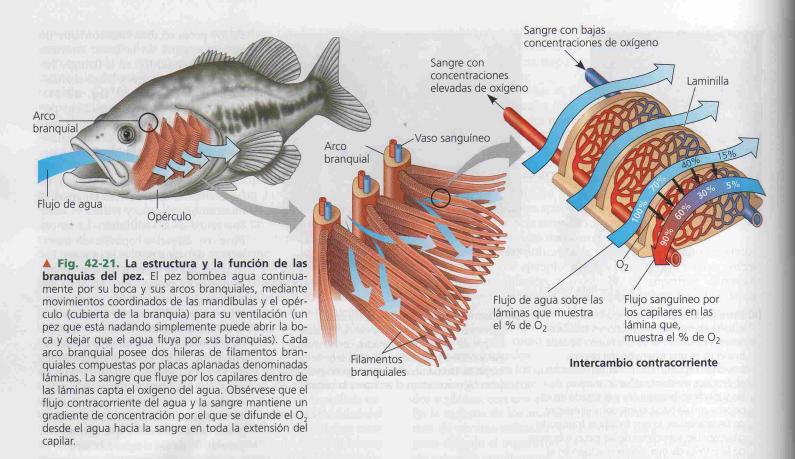
de los peces reciben una corriente de agua que entra en la boca, atraviesa por unas hendiduras en la faringe, fluye sobre las branquias y luego abandona el organismo (véase **fig. 42-21**). Como el agua es densa y contiene poco O₂ por unidad de volumen, la mayoría de los peces deben gastar bastante energía para la ventilación de sus branquias.

La organización de los capilares en las branquias de los peces potencia el intercambio gaseoso y reduce el coste energético de la ventilación. La sangre fluye en dirección opuesta al movimiento del agua por las branquias. Esto posibilita el paso de O, a la sangre mediante un proceso muy eficiente denominado intercambio contracorriente. A medida que se desplaza por el capilar branquial, la sangre capta cada vez más O2, pero, simultáneamente, encuentra agua con concentraciones de O, aun mayores debido a que el agua está comenzando a pasar por las branquias. Esto significa que a lo largo de toda la extensión del capilar hay un gradiente de difusión que favorece el paso de O, desde el agua a la sangre. El mecanismo de intercambio contracorriente es tan eficaz que las branquias pueden extraer más del 80% del O2 disuelto en el agua que se desplaza sobre la superficie respiratoria. El mecanismo básico del intercambio contracorriente también es importante en la regulación de la temperatura, como se vio en el capítulo 40, y en el funcionamiento del riñón de los mamíferos, como se verá en el capítulo 44.

Las branquias, generalmente, son inadecuadas para el animal terrestre. La superficie expansiva de la membrana húmeda expuesta al aire perdería demasiada agua por la evaporación y las branquias se colapsarían porque, sin el sostén del agua, sus filamentos delegados se adherirían. La mayoría de los animales terrestres albergan sus superficies respiratorias dentro del cuerpo, y mantienen contacto con la atmósfera mediante tubos estrechos.

Sistemas traqueales en los insectos

Como medio respiratorio, el aire ofrece más ventajas que el agua, por ejemplo, una concentración de oxígeno mucho más elevada (cerca de $210~\mathrm{mL}$ de $\mathrm{O_2}$ por litro de aire). Además, el $\mathrm{O_2}$ y el $\mathrm{CO_2}$ se difunden mucho



más rápido en el aire que en el agua, y las superficies respiratorias expuestas al aire no tienen que ser ventiladas tan enérgicamente como las branquias. Dado que la superficie respiratoria extrae $\rm O_2$ del aire y elimina $\rm CO_2$, la difusión lleva rápidamente más $\rm O_2$ a la superficie respiratoria y elimina el $\rm CO_2$. Cuando un animal terrestre ventila, utiliza menos energía porque el aire es mucho más liviano y más fácil de desplazar que el agua y porque necesita mucho menos volumen para la obtención de una cantidad igual de $\rm O_2$. Sin embargo, estas ventajas van acompañadas de un problema: la superficie respiratoria, que debe ser extensa y húmeda, pierde agua hacia el aire continuamente mediante la evaporación. Este problema disminuye notablemente gracias a una superficie respiratoria plegada en el cuerpo. Aunque el pulmón es la estructura respiratoria más conocida de los animales terrestres, el sistema traqueal de los insectos es la más común.

El sistema traqueal de los insectos, formado por tubos de aire que se ramifican en todo el cuerpo, es una variante de la estructura de la superficie respiratoria interna plegada. Los tubos más grandes, denominados tráqueas, se abren hacia el exterior. Las ramas más delgadas se extienden hasta la superficie de casi todas las células, donde se produce el intercambio gaseoso por difusión a través del epitelio húmedo que reviste los extremos terminales del sistema traqueal (fig. 42-22a). Con casi todas las células del cuerpo a una distancia muy corta del medio respiratorio, el sistema circulatorio abierto de los insectos no participa en el transporte de O₂ y CO₂.

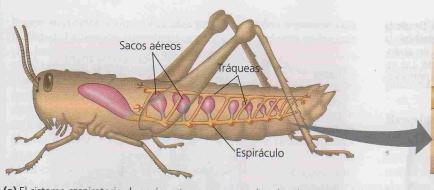
En un insecto pequeño la difusión a través de las tráqueas aporta suficiente O_2 elimina suficiente CO_2 como para mantener la respiración celular. Los insectos de mayor tamaño con demanda energética superior ventilan sus sistemas traqueales mediante movimientos corporales rítmicos que comprimen y expanden sus tubos aéreos como fuelles. Un insecto en vuelo tiene una tasa metabólica muy elevada y consume de 10 a 200 veces más O_2

que en reposo. En muchos insectos voladores, la contracción y la relajación alternadas de los músculos que permiten el vuelo comprimen y expanden el cuerpo, con el bombeo rápido de aire por el sistema traqueal. Las células de los músculos del vuelo están atestadas de mitocondrias que mantienen una elevada tasa metabólica y los tubos traqueales suministran abundante $\rm O_2$ a cada uno de estos orgánulos generadores de ATP (fig. 42-22b). Por tanto, las adaptaciones de los sistemas traqueales están directamente relacionadas con la bioenergética:

Pulmones

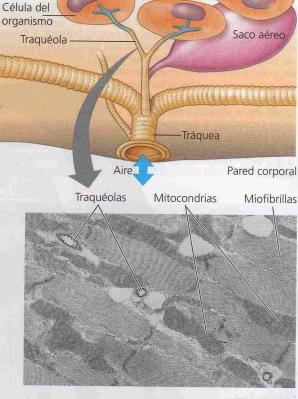
A diferencia de los sistemas traqueales que se ramifican por todo el cuerpo del insecto, los **pulmones** se limitan a una sola ubicación. Como la superficie respiratoria del pulmón no está en contacto directo con las otras partes del cuerpo, esta distancia debe recorrerse por el sistema circulatorio, que transporta gases entre los pulmones y el resto del organismo. Los pulmones, que poseen una densa red de capilares exactamente por debajo del epitelio que forma la superficie respiratoria, aparecieron evolutivamente en las arañas, los caracoles terrestres y los vertebrados.

Entre los vertebrados, los anfibios tienen pulmones relativamente pequeños que no proporcionan una superficie muy extensa (muchos de ellos, ni siquiera tienen pulmones) y dependen considerablemente de la difusión a través de otras superficies corporales para el intercambio gaseoso. La piel de la rana, por ejemplo, complementa el intercambio gaseoso de los pulmones. Por el contrario, la mayoría los reptiles (con inclusión de todas las aves) y todos los mamíferos dependen totalmente de los pulmones para el intercambio gaseoso. Las tortugas constituyen una excepción; complementan la respiración pulmonar con el intercambio gaseoso a través de superficies epiteliales húmedas en su boca y su ano. Los pulmones y la respiración de aire evoluciona-



(a) El sistema respiratorio de un insecto se compone de tubos internos ramificados que suministran aire directamente a las células del organismo. Los tubos de mayor tamaño, denominados tráqueas, están reforzados por anillos de quitina que evitan su colapso. Las áreas más grandes de las tráqueas forman sacos aéreos cerca de los órganos que requieren un gran suministo de oxígeno. El aire entra en con las tráqueas mediante aberturas denominadas espiráculos, en la superficie del cuerpo del insecto y se desplaza hacia tubos de menor tamaño denominados traquéolas. Estas últimas están cerradas y contienen líquido (azul-gris). Cuando el animal está activo y utiliza más O₂, la mayor parte del líquido se retrae hacia adentro del organismo. Esto aumenta la superficie celular en contacto con el aire

(b) Esta microfotografía muestra cortes transversales de traqueolas en una pieza diminuta de músculo de insecto empleado para volar (MET). Cada una de las numerosas mitocondrias de las células musculares se encuentra, aproximadamente, a 5 μm de una traquéola.



2,5 μm

▲ Fig. 42-22. Sistemas traqueales.

ron en algunos vertebrados acuáticos (peces pulmonados) como adaptaciones para vivir en el agua con escasa concentración de oxígeno o para pasar parte de su vida expuestos al aire (por ejemplo, cuando disminuye el nivel de agua de un estanque).

En general, el tamaño y la complejidad de los pulmones se relacionan con la tasa metabólica del animal (y, en consecuencia, con su tasa de intercambio gaseoso). Por ejemplo, los pulmones de los endotermos tienen una superficie de intercambio mayor que la de los ectotermos de tamaño similar.

Sistemas respiratorios de los mamíferos en detalle

Ubicados en la cavidad torácica (tórax), los pulmones de los mamíferos presentan una textura esponjosa similar a un panal con un epitelio húmedo que funciona como superficie respiratoria. Un sistema de conductos ramificados transporta aire a los pulmones (véase fig. 42-23). El aire entra por las fosas nasales y luego es filtrado por pelos, calentado, humidificado y se analizan olores mientras fluye por un laberinto de espacios en la cavidad nasal. Esta última conduce a la faringe, una intersección donde se cruzan los caminos del aire y el alimento. Con la deglución de los alimentos, la laringe (la parte superior del sistema respiratorio) se mueve hacia arriba y cierra la epiglotis sobre la glotis (la abertura de la tráquea). Ésta permite el desplazamiento del alimento por el esófago hacia el estómago (véase fig. 41-16). El resto del tiempo, la glotis permanece abierta y permite la respiración.

La pared de la laringe está reforzada con cartílago y, en la mayoría de los mamíferos, la laringe está adaptada para la fonación. El aire exhalado se desplaza por un par de **cuerdas vocales ubi- cados**en la laringe. Los sonidos se producen cuando se tensan los músculos voluntarios en la caja vocal y estiran las cuerdas para que vibren. Los sonidos agudos se deben a las cuerdas vocales firmemente tensas que vibran rápidamente; los sonidos graves provienen de cuerdas menos tensas que vibran lentamente.

De la laringe, el aire pasa a la **tráquea**. Los anillos de cartílago en forma de C mantienen la forma de la tráquea. Esta última se divide en dos **bronquios**, uno para cada pulmón. Dentro del pulmón, el bronquio se ramifica varias veces en tubos cada vez más delgados denominados **bronquíolos**. El sistema completo de conductos de aire tiene la apariencia de un árbol invertido cuyo tronco es la tráquea. El epitelio que reviste las principales ramas de este árbol respiratorio está cubierto por cilios y una delgada capa de moco. El moco atrapa el polvo, el polen y otras partículas contaminantes y los cilios batientes desplazan el moco hacia arriba hasta la faringe, donde es deglutido hacia el esófago. Este proceso facilita la limpieza del sistema respiratorio.

En el extremo, los bronquíolos terminan con un racimo de sacos aéreos denominados **alvéolos** (véase fig. 42-23). El intercambio gaseoso se produce a través del epitelio delgado de los millones de alvéolos pulmonares, con una superficie total de aproximadamente 100 m² en los seres humanos, suficiente para llevar a cabo el intercambio gaseoso de todo el organismo. El oxígeno presente en el aire que penetra en los alvéolos se disuelve en la capa húmeda y se difunde rápidamente a través del epitelio hacia una red de capilares que rodea cada alvéolo. El dióxido de carbono se difunde en dirección opuesta, desde los capilares a través del epitelio del alvéolo y hacia el espacio aéreo.

▼ Fig. 42-23. El sistema respiratorio de los mamíferos. Desde la cavidad nasal y la faringe el aire inhalado se desplaza por la laringe, la tráquea y los bronquios hacia los bronquíolos, que terminan en alvéo-Rama de la arteria los microscópicos revestidos por un epitelio húmedo y delgado. Las ra-Rama mas de la arteria pulmonar transportan sangre con baja concentración pulmonar (sangre de la vena de oxígeno hacia los alvéolos; las ramas con baja de la vena pulmonar transportan sanpulmonar concentración gre rica en oxígeno desde los alvéo-(sangre rica de oxígeno) los hacia el corazón. La microfotoen oxígeno) grafía de la izquierda muestra el lecho capilar denso que envuelve a los alvéolos. La microfotogra-Bronquíolo fía de la derecha corresponde terminal a una vista transversal de los alvéolos. Cavidad nasal Faringe Alvéolos Laringe Pulmón izquierdo Esófago Tráquea Pulmón derecho Bronquio Bronquíolo

Evaluación de conceptos

Diafragma

- 1. ¿Por qué constituye una ventaja para los animales terrestres que los tejidos pulmonares se encuentren dentro del cuerpo?
- 2. Explique cómo el intercambio contracorriente maximiza la capacidad de las branquias del pez para la extracción de O, disuelto en el agua.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Corazón



La respiración ventila los pulmones

Al igual que los peces, los vertebrados terrestres dependen de la ventilación para el mantenimiento de concentraciones elevadas de O, y bajas concentraciones de CO, en la superficie de intercambio gaseoso. La respiración, el proceso que ventila los pulmones, es la inhalación y la exhalación de aire de foma alterna.

Respiración de los anfibios

Un anfibio, como la rana, ventila sus pulmones mediante respiración con presión positiva. Durante un ciclo respiratorio, los músculos hacen descender el suelo de la cavidad oral y empujan el aire por las fosas nasales. Posteriormente, con las narinas y la boca cerradas el suelo de la cavidad oral se eleva y fuerza el aire hacia la tráquea. El restablecimiento de la elasticidad de los pulmones y la compresión por la pared corporal muscular desplaza el aire de los pulmones durante la exhalación.

MEB

Respiración de los mamíferos

A diferencia de los anfibios, los mamíferos ventilan su pulmones mediante respiración con presión negativa, que trabaja como una bomba de aspiración que jala el aire en lugar de introducirlo en los pulmones (fig. 42-24). La acción muscular modifica el volumen de la caja y de la cavidad torácica y los pulmones igualan estos cambios en el volumen. La capa interna de los sacos pulmonares de pared doble se adhiere al exterior de los pulmones y la capa externa se adhiere a la pared de la cavidad torácica. Un espacio delgado que contiene líquido separa las dos capas, que, debido a la tensión superficial, son como dos placas de vidrio adheridas por una película de agua: las capas pueden deslizarse suavemente una sobre otra pero no pueden separarse con facilidad. La tensión superficial acopla el movimiento pulmonar con los movimientos de la caja torácica.

El volumen pulmonar aumenta como resultado de la contracción de los músculos costales y del diafragma, un músculo esquelético laminar que forma la pared inferior de la cavidad torácica. La contracción de los músculos costales expande la caja torácica al desplazar las costillas hacia arriba y el esternón hacia afuera. Al mismo tiempo, la cavidad torácica se expande mientras el diafragma se contrae y desciende como un émbolo. Todos estos cambios incrementan el volumen pulmonar y, como resultado, la presión de aire dentro de los alvéolos es inferior a la presión atmosférica. Como el gas fluye de una región de mayor pre-

sión a otra de menor presión, el aire se desplaza por los orificios nasales y a través de los tubos respiratorios hacia los alvéolos. Durante la exhalación se relajan los músculos costales y el diafragma, disminuye el volumen pulmonar y la mayor presión aérea en los alvéolos empuja el aire hacia los tubos respiratorios y hacia afuera a través de los orificios nasales (véase fig. 42-24).

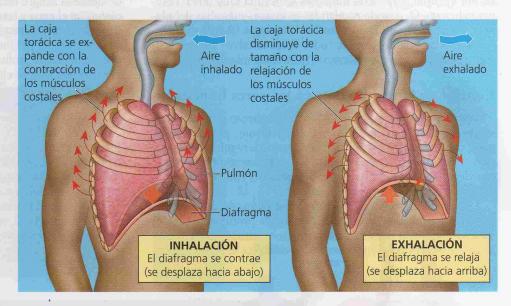
Los músculos costales y el diafragma modifican el volumen pulmonar durante la respiración superficial, cuando el mamífero está en reposo. Durante el ejercicio enérgico, otros músculos del cuello, la espalda y el tórax aumentan adicionalmente el volumen de ventilación, elevando aun más la caja torácica. En algunas especies, los movimientos rítmicos que se producen al correr determinan que los órganos viscerales, como el estómago y el hígado, se deslicen hacia adelante y atrás en la cavidad corporal con cada paso. Esta "bomba visceral" también incrementa más el volumen de ventilación.

El volumen de aire que inhala y exhala un mamífero con cada respiración se denomina volumen corriente. En el ser humano en reposo, el volumen corriente promedio se aproxima 500 mL. La capacidad vital, que es el volumen corriente máximo durante la respiración forzada, es de alrededor de 3,4 L en las mujeres y 4,8 L en los hombres de edad universitaria. Los pulmones contienen más aire que el correspondiente a la capacidad vital, pero dado que es imposible el colapso completo de los alvéolos, siempre queda un volumen residual de aire pulmonar incluso después de una exhalación lo más enérgica posible. A medida que el envejecimiento o las enfermedades (por ejemplo, el enfisema) determinan que los pulmones pierdan su elasticidad, el volumen residual aumenta a expensas de la capacidad vital.

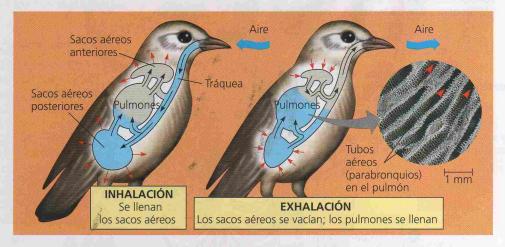
Puesto que los pulmones no se vacían ni se vuelven a llenar por completo con cada ciclo respiratorio, el nuevo aire inhalado se mezcla con el aire residual sin oxígeno y la concentración máxima de $\rm O_2$ en los alvéolos es considerablemente inferior a la de la atmósfera. Aunque esto limita la eficacia del intercambio gaseoso, el $\rm CO_2$ en el aire residual es esencial para la regulación del pH sanguíneo y la frecuencia respiratoria en los mamíferos.

Respiración de las aves

La ventilación de las aves es mucho más compleja que la de los mamíferos. Además de pulmones, las aves poseen ocho o nueve sacos aéreos que penetran en el abdomen, el cuello y las alas. Los sacos aéreos no participan directamente en el intercambio gaseoso, sino que actúan como fuelles que mantienen el flu-



▲ Fig. 42-24. Respiración con presión negativa. El mamífero respira mediante la variación de la presión del aire dentro de sus pulmones respecto de la presión de la atmósfera externa.



▲ Fig. 42-25. El sistema respiratorio de las aves. La contracción y la relajación de los sacos aéreos ventilan los pulmones porque fuerzan el aire en una sola dirección por tubos pulmonares paralelos diminutos denominados parabronquios (véase MEB). El intercambio gaseoso se produce a través de las paredes de los parabronquios. Durante la inhalación, ambos grupos de sacos aéreos se expanden. Los sacos posteriores se encuentran llenos de aire puro (azul) del exterior mientras que los surcos anteriores están llenos de aire viciado (gris) de los pulmones. Durante la exhalación, los dos grupos de sacos aéreos se vacían, el aire de los sacos posteriores es forzado hacia los pulmones y el aire de los sacos anteriores sale del sistema a través de la tráquea. Se requieren dos ciclos de inhalación y exhalación para que el aire se desplace por todo el sistema y fuera del ave.

889

jo del aire en los pulmones (**fig. 42-25**). Todo el sistema, pulmones y sacos aéreos, se ventila cuando el ave respira. El aire fluye por el sistema en un circuito que pasa por los pulmones en una sola dirección, independientemente de que el animal esté inhalando o exhalando aire. En lugar de alvéolos, que son divertículos terminales, los sitios de intercambio gaseoso en los pulmones de las aves son canales diminutos denominados **parabronquios**, por los que fluye el aire en una sola dirección.

Este sistema renueva completamente el aire en los pulmones con cada exhalación, de modo que las concentraciones pulmonares máximas de $\rm O_2$ son mayores en las aves que en los mamíferos. Debido en parte a esta ventaja, las aves se desenvuelven mucho mejor que los mamíferos cuando se encuentran a gran altura. Por ejemplo, a los seres humanos les resulta muy difícil obtener suficiente $\rm O_2$ cuando escalan las montañas más altas del planeta, como el Monte Everest en los Himalayas (8 848 m), pero varias especies de aves (sobre todo, el ánsar calvo) vuelan fácilmente sobre las mismas montañas durante la migración.

Control de la respiración en los seres humanos

Los seres humanos pueden contener el aliento o respirar con mayor rapidez y profundidad voluntariamente, pero la mayor parte del tiempo, los mecanismos automáticos regulan la respiración. Esto asegura que el trabajo del sistema respiratorio esté coordinado con el del sistema cardiovascular y con las demandas metabólicas de intercambio gaseoso.

Los principales **centros respiratorios** están ubicados en dos regiones del encéfalo, el bulbo raquídeo y la protuberancia **(fig. 42-26)**. Auxiliado por el centro respiratorio situado en la protuberancia, el centro del bulbo raquídeo establece el ritmo respira-

torio básico. Hay sensores ubicados en la aorta y las carótidas que controlan las concentraciones de O₂ y CO₂ en la sangre, así como el pH sanguíneo, y ejercen un control secundario sobre la respiración. Durante la respiración profunda, un mecanismo de retroalimentación negativa evita la sobreexpansión pulmonar; los sensores de estiramiento presentes en el tejido pulmonar envían impulsos nerviosos que inhiben el centro respiratorio del bulbo raquídeo.

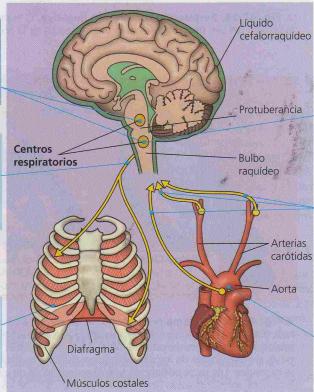
El centro respiratorio del bulbo raquídeo regula la actividad respiratoria en respuesta a los cambios del pH del líquido tisular (líquido cefalorraquídeo) que baña el cerebro. El pH del líquido cefalorraquídeo está determinado, principalmente, por las concentraciones sanguíneas de CO₂. El dióxido de carbono se difunde desde la sangre hacia el líquido cefalorraquídeo, donde reacciona con el agua y forma ácido carbónico, que disminuye el pH. Cuando el centro respiratorio del bulbo raquídeo registra un leve descenso del pH (aumento del CO₂) del líquido cefalorraquídeo, aumenta la profundidad y la frecuencia de la respiración y el exceso de CO₂ se elimina en el aire exhalado. Esto ocurre durante el ejercicio, por ejemplo.

Las concentraciones de oxígeno en sangre, generalmente, ejercen poco efecto sobre los centros respiratorios. Sin embargo, cuando el nivel de O_2 está notablemente disminuido (a gran altura, por ejemplo), los sensores de O_2 presentes en la aorta y en las carótidas (en el cuello) envían señales de alarma a los centros respiratorios, que responden con el aumento de la frecuencia respiratoria. Normalmente, un aumento de la concentración de CO_2 constituye un buen indicador del descenso de la concentración de O_2 porque el CO_2 se produce por el mismo proceso que consume O_2 : la respiración celular. Sin embargo, es posible engañar al centro respiratorio mediante la hiperventilación. La respira-

do en el bulbo raquídeo establece el ritmo básico y el centro de control presente en la protuberancia lo modera y suaviza las transiciones entre inhalaciones y exhalaciones.

Los impulsos nerviosos desencadenan la contracción muscular.
Los nervios del centro respiratorio ubicado en el bulbo raquídeo del cerebro envían impulsos al diafragma y a los músculos costales para estimular su contracción y producir la inhalación.

3 En una persona en reposo, estos impulsos nerviosos ocasionan cerca de 10 a 14 inhalaciones por minuto. Entre las inhalaciones, los músculos se relajan y la persona exhala.



- 4 El centro respiratorio del bulbo raquídeo también participa en la regulación del nivel sanguíneo de CO₂. Los sensores ubicados en el bulbo raquídeo detectan cambios en el pH (que reflejan la concentración de CO₂) de la sangre y del líquido cefalorraquídeo que baña la superficie del cerebro.
- 6 Los impulsos nerviosos transmiten cambios en las concentraciones de CO₂ y de O₂. Otros sensores presentes en las paredes de las arterias aorta y de las carótidas en el cuello detectan los cambios en el pH sanguíneo y envían impuls nerviosos al bulbo raquídeo. En respuesta, el centro respiratorio del bulbo raquídeo altera la frecuencia y la profundidad respiratoria con un aumento de ambas variables para eliminar el exceso de CO₂ o su disminución ante la depresión de los niveles del gas.
- 6 Los sensores aórticos y carotídeos también detectan cambios en los niveles sanguíneos de O₂ y envían señales al bulbo raquídeo para que aumente la frecuencia respiratoria cuando los niveles descienden demasiado.

▲ Fig. 42-26. Control automático de la respiración.

ción rápida y excesivamente profunda depura la sangre de tanto CO_2 que el centro respiratorio deja transitoriamente de enviar impulsos a los músculos costales y al diafragma. La respiración se interrumpe hasta que el aumento de los niveles de CO_2 (o la disminución de los niveles de O_2) sea suficiente para restablecer la actividad del centro respiratorio.

El centro respiratorio responde a múltiples señales nerviosas y químicas y adapta la frecuencia y la profundidad respiratorias para cumplir con las necesidades cambiantes del organismo. Sin embargo, el control de la respiración solo es eficaz si está coordinado con el control del sistema cardiovascular para que exista una concordancia adecuada entre la ventilación pulmonar y la cantidad de sangre que fluye por los capilares alveolares. Durante el ejercicio, por ejemplo, el aumento del gasto cardíaco se acompaña de la elevación de la frecuencia respiratoria, lo que acentúa la captación de ${\rm O_2}$ y la eliminación de ${\rm CO_2}$ mientras la sangre fluye por los pulmones.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué forma el incremento de la concentración de CO₂ en sangre afecta al pH del líquido cefalorraquídeo?
- 2. El descenso leve del pH sanguíneo acelera el marcapasos cardíaco. ¿Cuál es la función de este mecanismo de control?
- 3. ¿Cuál es la diferencia entre la respiración de los mamíferos y las aves?

Véanse las respuestas en el·Apéndice A.

Concepto 42-7

Los pigmentos respiratorios captan y transportan gases

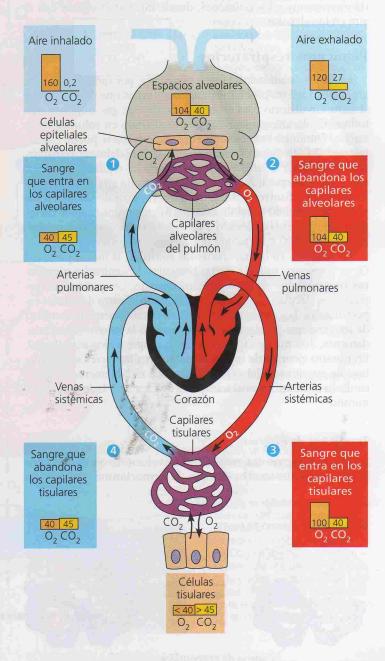
La elevada demanda metabólica de muchos organismos requiere que la sangre transporte grandes cantidades de O_2 y CO_2 . Parece que soluciones similares relacionadas con la necesidad de transporte establecido por la elevada demanda metabólica en diferentes grupos de animales evolucionaron independientemente. En primer lugar consideraremos el papel que desempeñan los gradientes de O_2 y CO_2 , con el sistema respiratorio del mamífero como ejemplo. Posteriormente, examinaremos las moléculas sanguíneas denominadas pigmentos respiratorios que participan en el proceso de intercambio gaseoso.

El papel de los gradientes de presión parcial

Los gases se difunden por gradientes de presión en los pulmones y otros órganos. La difusión de un gas, presente en el aire o disuelto en agua, depende de las diferencias en una cantidad denominada **presión parcial**. A nivel del mar, la atmósfera ejerce una presión total de 760 mm Hg. Ésta es una fuerza descendente igual a la ejercida por una columna de mercurio de 760 mm. Dado que la atmósfera tiene un 21% de O_2 (por volumen), la presión parcial del gas (abreviada O_2) es igual a O_2 1 × 760, o aproximadamente 160 mm Hg. Esta es la porción de presión atmos-

férica proporcionada por el O_2 , lo que explica el término *presión parcial*. La presión parcial del CO_2 (PCO_2) a nivel del mar es de sólo 0,23 mm Hg. Cuando el agua es expuesta al aire, la cantidad de gas que se disuelve en ella es proporcional a su presión parcial en el aire y a su solubilidad en el agua. El equilibrio se alcanza finalmente cuando las moléculas de gas penetran en la solución y la ábandonan a la misma velocidad. En este punto se dice que el gas tiene la misma presión parcial en solución y en el aire. Por tanto, en un vaso de agua expuesto a la presión del aire a nivel del mar, la PO_2 es de 160 mm Hg y la PCO_2 es de 0,23 mm Hg.

Un gas siempre se difunde desde una región de mayor presión parcial a otra de menor presión parcial. 1 La sangre que llega a los pulmones a través de las arterias pulmonares tiene una P_{O2} menor y una P_{CO2} mayor que el aire en los alvéolos (**fig. 42-27**). Obsérvese que el aire presente en los alvéolos tiene una P_{O2} menor y



▲ Fig. 42-27. Captación y liberación de los gases respiratorios. Las barras en color indican las presiones parciales (en mm Hg) de O₂ (Po₂) y CO₂ (Pco₂) en diferentes sitios.

una P_{CO2} mayor que el aire a nivel del mar, dado que no se sustituye completamente por aire nuevo durante la respiración. Con la entrada de la sangre en los capilares alveolares, el CO2 difunde desde la sangre al aire en los alvéolos. Mientras tanto, el O2 presente en el aire se disuelve en el líquido que cubre el epitelio y se difunde hacia la sangre. 2 Cuando la sangre abandona los pulmones en las venas pulmonares, su PO2 ha aumentado y su PcO2 ha disminuido. Después de volver al corazón, esta sangre se bombea a través del circuito sistémico. 3 En los capilares tisulares, los gradientes de presión parcial favorecen la difusión de O, fuera de la sangre y de CO2 hacia la sangre. Esto se debe a que la respiración celular elimina O, del líquido intersticial y agrega CO2 al líquido intersticial (nuevamente, mediante difusión, desde las mitocondrias en las células cercanas). 4 Después de que la sangre libera O, y capta CO,, vuelve al corazón y es bombeada nuevamente a los pulmones, donde intercambia gases con el aire en los alvéolos.

Pigmentos respiratorios

La baja solubilidad del $\rm O_2$ en el agua (y, por tanto, en la sangre) constituye un problema para los animales que dependen del sistema circulatorio para el suministro de este gas. Suponga que todo el $\rm O_2$ de una persona fuera suministrado en solución en la sangre. Durante el ejercicio intenso, una persona puede consumir casi 2 L de $\rm O_2$ por minuto, cantidad que debe ser transportada en la sangre desde los pulmones hacia los tejidos activos. Sin embargo, a temperatura corporal y presión de aire normales sólo se pueden disolver 4,5 mL de $\rm O_2$ en un litro de sangre en los pulmones. Si el 80% del $\rm O_2$ disuelto fuera suministrado a los tejidos (un porcentaje elevado a un nivel irreal), el corazón debería bombear 500 L de sangre por minuto.

En realidad, en la mayoría de los animales, la mayor parte del O₂ se transporta unido a ciertas proteínas denominadas **pigmentos respiratorios** en lugar de estos disuelto. Los pigmentos respiratorios circulan con la sangre, a menudo, dentro de células especializadas. Los pigmentos aumentan notablemente la cantidad de oxígeno que puede ser transportado en la sangre (aproximadamente, 200 mL de O₂ por litro en la sangre de los mamíferos). En nuestro ejemplo de una persona que realiza ejercicio con una tasa de suministro del 80%, eso reduce notablemente el gasto cardíaco necesario para el transporte de O₂ a 12,5 L de sangre por minuto.

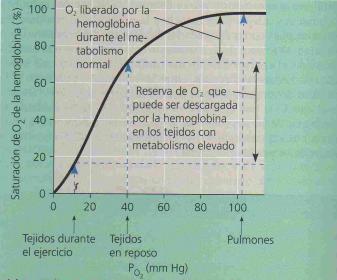
Transporte de oxígeno

Diversos pigmentos respiratorios evolucionaron en distintos taxones de animales. Un ejemplo, la hemocianina, presente en

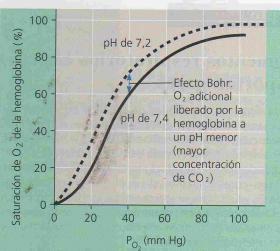


▲ Fig. 42-28. Captación y liberación de O₂ por la hemoglobina.

los artrópodos y muchos moluscos, tiene cobre como componente de unión al oxígeno, lo que le confiere un color azulado a la sangre. La proteína hemoglobina, localizada en los eritrocitos de los vertebrados, es el pigmento respiratorio de casi todos los



(a) P_{O2} y disociación de la hemoglobina a 37 °C y pH 7,4.
La curva muestra las cantidades relativas de O2 unidas a la hemoglobina expuesta a soluciones que varían en su P_{O2}. Con una P_{O2} de 104 mm Hg, habitual en los pulmones, la hemoglobina está saturada con oxígeno en aproximadamente el 98%. Con una P_{O2} de 40 mm Hg, común en la vecindad de los tejidos, la hemoglobina sólo está saturada en aproximadamente el 70%. La hemoglobina puede liberar su O2 en tejidos metabólicamente muy activos, como el tejido muscular durante el ejercicio.



(b) pH y disociación de la hemoglobina. Los iones hidrógeno afectan a la conformación de la hemoglobina: el descenso del pH desvía la curva de disociación de O₂ hacia la derecha. En una determinada P_{O2}, como 40 mm Hg, la hemoglobina libera más O₂ at pH 7,2 con un pH de 7,2 que con un pH de 7,4, el pH normal de la sangre humana. El pH disminuye (se vuelve más ácido) en tejidos muy activos porque el CO₂ producido por la respiración reacciona con agua y forma ácido carbónico. La hemoglobina posteriormente libera más O₂, lo que sostiene el incremento de la respiración celular en los tejidos activos.

▲ Fig. 42-29. Curvas de disociación de la hemoglobina.

vertebrados y de una amplia variedad de invertebrados.

La hemoglobina consta de cuatro subunidades, cada una de ellas con un cofactor denominado grupo hemo que posee un átomo de hierro en su centro. El hierro se une al O₂; por tanto, cada molécula de hemoglobina puede transportar cuatro moléculas de O2 (véase fig. 5-20). Como todos los pigmentos respiratorios, la hemoglobina se debe unir al O, de forma reversible, es decir, debe captar O, en los pulmones o en las branquias y liberarlo en otras partes del organismo (fig. 42-28). Este proceso depende de la cooperación entre las subunidades de la molécula de hemoglobina (véase cap. 8). La unión del O, a una subunidad induce una modificación leve en la forma de las otras, fenómeno que incrementa su afinidad por el gas; y cuando una subunidad libera su O2, las otras tres hacen rápidamente lo mismo porque el cambio de forma disminuye su afinidad por el

La unión y la liberación cooperativas del O, son evidentes en la curva de disociación de la hemoglobina (fig. 42-**29)**. En el intervalo de presiones parciales de O, (Po,) en el que la curva de disociación presenta una pendiente pronunciada, incluso una leve modificación de la Po, determina que la hemoglobina capte o libere una cantidad importante de O2. Obsérvese que la porción de mayor pendiente de la curva corresponde al intervalo de presiones parciales de O₂ hallado en los tejidos corporales. Cuando las células de un sitio particular comienzan a trabajar más -durante el ejercicio, por ejemplo- la Po, desciende en su vecindad con el consumo del O, en la respiración celular. Debido al efecto de la cooperatividad entre las subunidades, un descenso leve de la Po, es suficiente para causar un aumento relativamente importante en la cantidad de O, que libera la sangre.

Al igual que en todas las proteínas, la conformación de la hemoglobina es sensible a varios factores. Por ejemplo, un descenso del pH disminuye la afinidad de la hemoglobina por el O₂ fenómeno denominado **efecto Bohr** (véase fig. 42-29b). Como el CO₂ reacciona con el agua y forma ácido carbónico (H₂CO₃), el tejido activo disminuye el pH de su entorno e induce a la hemoglobina a liberar más O₂, que luego puede utilizarse en la respiración celular.

Líquido CO_2 intersticial **1** CO₂ Pared capilar Plasma sanguíneo dentro del capilar La hemoglobina Glóbulo H_2CO_3 capta Hb (rojo Ácido carbónico CO2 y H+ HCO₂-Bicarbonato HCO3-Hacia los pulmones Transporte de CO, HCO3hacia los pulmones HCO₃ Ht La hemoglobina libera CO2 y H+ CO₂ CO2 0 CO2 Espacio alveolar en el pulmón

Célula tisular

CO₂ producido

Transporte de CO,

desde los tejidos

- El dióxido de carbono producido por los tejidos del organismo se difunde hacia el líquido intersticial y el plasma.
- Más del 90% del CO₂ se difunde hacia los glóbulos rojos en el plasma y sólo el 7% queda como CO₂ disuelto.
- Parte del CO₂ es captado y transportado por la hemoglobina.
- 4 Sin embargo, la mayor parte del CO₂ reacciona con el agua en los glóbulos rojos y forma ácido carbónico (H₂CO₃), reacción catalizada por la anhidrasa carbónica de los glóbulos rojos.
- El ácido carbónico se disocia en un ion bicarbonato (HCO₃⁻) y un ión hidrógeno (H⁺).
- 6 La hemoglobina se une a la mayor parte del H⁺ del H₂CO₃, y así evita que el H⁺ acidifique la sangre, lo que impide el efecto Bohr.
- La mayor parte del HCO₃-se difunde hacia el plasma, donde es transportado por la circulación sanguínea hacia los pulmones.
- En los pulmones, el HCO₃-se difunde desde el plasma hacia los glóbulos rojos, se combina con el H+ liberado por la hemoglobina y forma H₂CO₃.
- 9 El ácido carbónico se convierte nuevamente en CO₂ y agua.
- El CO₂ formado a partir del H₂CO₃ se libera por la hemoglobina y se difunde hacia el líquido intersticial.
- 11 El CO₂ se difunde hacia el espacio alveolar, del cual es expulsado durante la exhalación.

 La reducción de la concentración de CO₂ en el plasma conduce a la descomposición de H₂CO₃ en CO₂ y agua en los glóbulos rojos (véase el paso 9), una inversión de la reacción que se produce en los tejidos (paso 4).

▲ Fig. 42-30. Transporte de dióxido de carbono en la sangre.

Transporte de dióxido de carbono

Además de su papel en el transporte de oxígeno, la hemoglobina también participa en el transporte de CO2 y contribuye en la amortiguación del pH, es decir, evita los cambios nocivos en el pH sanguíneo. Solo cerca del 7% del CO, liberado por las células que respiran se transporta en solución en el plasma sanguíneo. Otro 23% se une a los múltiples grupos amino de la hemoglobina y cerca del 70% es transportado en la sangre en forma de iones bicarbonato (HCO3-). El dióxido de carbono de las células que respiran se difunde hacia el plasma sanguíneo y luego hacia los eritrocitos (fig. 42-30). El CO, reacciona primero con el agua (asistido por la enzima anhidrasa carbónica) y forma H2CO3 que luego se disocia en un ion hidrógeno (H+) y HCO₃- La mayor parte del H+ se une a la hemoglobina y a otras proteínas, lo que minimiza la variación del pH sanguíneo. El HCO3-se difunde hacia el plasma. Con el flujo de la sangre por los pulmones, el proceso se conviete rápidamente porque la difusión del CO, fuera de la sangre modifica el equilibrio químico a favor de la conversión del HCO3-en CO3.

Animales atletas

En el caso de algunos animales, como los corredores de larga distancia y las aves y los mamíferos migratorios, la demanda de O_2 de las actividades cotidianas podría colmar la capacidad de un sistema respiratorio típico. Otros animales, como los mamíferos que se sumergen en el agua, pueden permanecer activos debajo del agua durante largos períodos sin respirar. ¿Qué adaptaciones evolutivas permiten a estos animales realizar estas proezas?

El corredor de resistencia por excelencia

Es probable que el corredor de maratones por excelencia del mundo animal sea el berrendo antilocapra, un mamífero similar al antílope que vive en las praderas de Norteamérica, donde lleva vagando más de 4 millones de años. Los berrendos son capaces de correr a 100 km/h. Si bien su velocidad máxima no alcanza a la del guepardo, los berrendos pueden mantener velocidades elevadas durante distancias muy largas y pueden recorrer 11 km en 10 minutos, manteniendo una velocidad promedio de 65 km/h.

Stan Lindstedt y sus colegas de la University of Wyoming y de la University of Bern se preguntaron si los antilocapras mantienen su combinación de gran velocidad y resistencia por perfeccionamiento de los mecanismos fisiológicos normales que proporcionan más O, a los músculos o gracias a una mayor eficiencia energética. Los investigadores sometieron a berrendos a ejercicio en una cinta ergométrica para calcular su tasa máxima de consumo de O₂ (fig. 42-31) y descubrieron algo sorprendente: los berrendos consumen O2 en una tasa tres veces mayor que la esperada para un animal de su tamaño. Normalmente, con el aumento del tamaño del animal, disminuye la tasa de consumo de O₂ por gramo. Un gramo de tejido de musaraña, por ejemplo, consume al día la cantidad de O2 que consume un gramo de tejido de elefante en un mes. ¡Pero Lindstedt y sus colegas descubrieron que la tasa de consumo de O, por gramo de tejido de un berrendo era la misma que la de un ratón de 10 g!

Para establecer una perspectiva más apropiada sobre el rendimiento del berrendo, el equipo de investigación comparó varias características fisiológicas de los berrendos con las características fisiológicas de cabras domésticas de tamaño similar adaptadas para escalar en lugar de correr. Los investigadores comprobaron



▲ Fig. 42-31. Medición de la tasa de consumo de O₂ en un berrendo que corre. Stan Lindstedt recoge información respiratoria de un berrendo que corre a 40 km/h en una cinta ergométrica.

que la tasa máxima de consumo de O_2 de los berrendos es cinco veces mayor que la de las cabras. ¿Por qué? Porque, en comparación con las cabras los berrendos tienen una superficie más grande para la difusión de O_2 en los pulmones, casi cinco veces el gasto cardíaco, una masa muscular mucho mayor y un volumen y una densidad de mitocondrias también mayores. Además, los berrendos mantienen mayores temperaturas musculares. Los investigadores llegaron a la conclusión de que la tasa de consumo de O_2 extrema de los berrendos, que fundamenta su capacidad de correr a velocidades elevadas en distancias largas, es el resultado del perfeccionamiento de los mecanismos fisiológicos normales presentes en otros mamíferos. Podemos ver los resultados de la selección natural en estas mejoras, tal vez inducidas por los depredadores que han perseguido a los berrendos en las planicies abiertas de Norteamérica durante millones de años.

Mamíferos buceadores

La mayoría de los animales intercambian gases continuamente, pero, algunas veces, no hay acceso al medio respiratorio normal -por ejemplo, cuando el animal que respira aire se sumerge en el agua-. Aunque la mayoría de los seres humanos, incluidos los buceadores bien entrenados, pueden mantener la respiración 2 a 3 minutos y nadar hasta profundidades de aproximadamente 20, la foca de Weddell de la Antártida, habitualmente, se sumerge hasta 200-500 m y permanece allí cerca de 20 minutos (y algunas veces más de una hora). Algunas especies de focas, tortugas marinas y ballenas realizan inmersiones aun más impresionantes. ¡Los elefantes marinos pueden alcanzar profundidades de 1 500 m y permanecer sumergidos hasta 2 horas! Un elefante marino con un dispositivo de registro pasó 40 días sumergido casi continuamente en el mar, con períodos en la superficie que no superaron los 6 minutos. En contraste, los seres humanos necesitan llevar aire, en la forma de tanques de buceo autónomos, para mantenerse sumergidos durante períodos comparables.

Una adaptación de la foca de Weddell (y de otros mamíferos buceadores) es la capacidad de almacenar grandes cantidades de O_2 . En comparación con los seres humanos, la foca puede almacenar el doble de O_2 por kilogramo de masa corporal, principalmente, en la sangre y los músculos. Cerca del 36% de todo nuestro O_2 se encuentra en los pulmones y el 51% está en la sangre.

En contraste, la foca de Weddell retiene sólo cerca del 5% del oxígeno en sus pulmones relativamente pequeños (y puede exhalar antes de sumergirse, lo que reduce la flotación) y acumula el 70% en la sangre. El volumen de sangre por kilogramo de masa corporal de la foca duplica al del ser humano. Otra adaptación es el gran tamaño del bazo de la foca, que puede almacenar cerca de 24 L de sangre. Es probable que el bazo se contraiga después de la inmersión, lo que refuerza la sangre con eritrocitos cargados de $\rm O_2$. Los mamíferos buceadores también cuentan con una concentración elevada en sus músculos de una proteína que almacena oxígeno, denominada **mioglobina**. La foca de Weddell puede almacenar cerca del 25% de su $\rm O_2$ en el músculo, en comparación con sólo el 13% en los seres humanos.

Los mamíferos buceadores no sólo comienzan un viaje submarino-con una reserva de $\rm O_2$ relativamente importante, sino que además cuentan con adaptaciones que conservan el gas. Nadan con poco esfuerzo muscular y, a menudo, utilizan cambios en la flotación para deslizarse de forma pasiva hacia arriba o hacia abajo. Su frecuencia cardíaca y su tasa de consumo de $\rm O_2$ disminuyen durante la inmersión y algunos mecanismos reguladores que afectan a la resistencia periférica desvían la mayor parte de la sangre al cerebro, la médula espinal, los ojos, las glándulas suprarrenales y la placenta (en las focas preñadas). La irrigación de los músculos es limitada y se interrumpe totalmente durante las inmersiones más prolongadas. Cuando las inmersiones duran más de 20 minutos, los músculos de la foca de Weddell agotan el $\rm O_2$ almacenado en la mioglobina y luego obtienen su ATP de la fermentación no la respiración (véase cap. 9).

Las capacidades excepcionales de foca de Weddell y otros buceadores que respiran aire que potencian sus organismos durante inmersiones prolongadas revelan dos temas relacionados entre sí en nuestro estudio de los organismos: la respuesta a los retos ambientales a corto plazo mediante adaptaciones fisiológicas y a largo plazo como resultado de la selección natural.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué es lo que determina que el O₂ y el CO₂ se difundan hacia el interior de los capilares o hacia el exterior de las estructuras en los tejidos y cerca de los espacios alveolares. Explíquelo.
- 2. ¿De qué forma contribuye el efecto Bohr al suministro de O₂ a tejidos muy activos?
- 3. El dióxido de carbono presente en el interior de los glóbulos rojos de los capilares tisulares se combina con agua y forma ácido carbónico. ¿Qué produce la inversión de esta reacción en los eritrocitos que se encuentran en capilares cerca de los espacios alveolares?
- 4. Describa tres adaptaciones que permiten que las focas de Weddell permanezcan debajo del agua durante mucho más tiempo que los seres humanos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 4 🧵

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 42



Los sistemas circulatorios reflejan la filogenia

- ➤ Los sistemas de transporte conectan funcionalmente los órganos de intercambio con las células del organismo. La mayoría de los animales complejos poseen sistemas de transporte interno por los que circula líquido, lo que proporciona una línea vital entre el entorno acuoso de las células vivas y los órganos, como los pulmones, que intercambian sustancias químicas con el ambiente externo (pp. 867-868).
- ➤ Circulación de los invertebrados (pp. 868-869). La mayoría de los invertebrados tienen una cavidad gastrovascular o un sistema circulatorio para el transporte interno.
- ▶ Estudio de la circulación en los vertebrados (pp. 869-871). Las adaptaciones del sistema cardiovascular reflejan la filogenia de los vertebrados. La sangre fluye en un sistema cardiovascular cerrado, formado por vasos sanguíneos y un corazón con dos a cuatro cámaras. Las arterias transportan sangre hacia los capilares, los lugares de intercambio de sustancias químicas entre la sangre y el líquido intersticial. Las venas conducen sangre de los capilares hacia el corazón.

Concepto 4



La circulación doble de los mamíferos depende de la anatomía y del ciclo de bombeo del corazón

Circulación de los mamíferos (pp. 871-872). Las válvulas cardíacas establecen un flujo unidireccional de la sangre por el corazón, que

- se inicia con el ventrículo derecho que bombea sangre hacia los pulmones, donde capta O_2 y libera CO_2 . La sangre rica en oxígeno proveniente de los pulmones ingresa en el corazón por la aurícula izquierda y es bombeada hacia los tejidos del organismo por el ventrículo izquierdo. La sangre regresa al corazón a través de la aurícula derecha.
- ▶ El corazón de los mamíferos en detalle (pp. 872-873). La frecuencia cardíaca (pulso) es la cantidad de veces que late el corazón por minuto. El ciclo cardíaco, una secuencia completa de bombeo y llenado cardíaco, consta de períodos de contracción (sístole) y de relajación (diástole). El gasto cardíaco es el volumen de sangre bombeado hacia la circulación sistémica por minuto.
- ▶ Mantenimiento del ritmo cardíaco (pp. 873-874). Los impulsos que se originan en el nodo senoauricular (SA) (marcapaso) de la aurícula derecha se transmiten al nodo auriculoventricular (AV). Después de un retraso son conducidos por las ramas del haz de His y las fibras de Purkinje. El marcapaso está afectado por los nervios, las hormonas, la temperatura corporal y el ejercicio.

Concepto 42-

Los principios físicos rigen la circulación sanguínea

- Estructura y función de los vasos sanguíneos (pp. 874-875). Las diferencias estructurales existentes entre las arterias, las venas y los capilares se correlacionan con sus distintas funciones.
- ▶ Velocidad del flujo sanguíneo (pp. 874-875). Las leyes físicas que rigen el movimiento de los líquidos por tubos influyen en el flujo sanguíneo y la presión arterial. La velocidad del flujo sanguíneo varía en el sistema circulatorio y es mínima en los lechos capilares como consecuencia de la resistencia elevada y de la gran área transversal total de las arteriolas y los capilares.

- Presión arterial (pp. 875-876). La presión arterial, la fuerza hidrostática que ejerce la sangre contra la pared de un vaso, está determinada por el gasto cardíaco y la resistencia periférica debido a la constricción variable de las arteriolas.
- ▶ Función de los capilares (pp. 876-878). El intercambio de sustancias entre la sangre y el líquido intersticial se produce a través de las paredes delgadas de los capilares.
- ▶ Retorno de líquido por el sistema linfático (p. 878). El sistema linfático reintegra líquido a la sangre y participa en la defensa del organismo. El líquido vuelve a la circulación directamente en el extremo venoso del capilar e indirectamente a través de sistema linfático.

Concepto 42-4

La sangre es un tejido conectivo con células suspendidas en el plasma

- Composición y función de la sangre (pp. 879-882). La sangre está compuesta por elementos celulares (células y fragmentos de células denominados plaquetas) suspendidos en una matriz líquida denominada plasma. Las proteínas plasmáticas afectan al pH sanguíneo, la presión osmótica y la viscosidad y la función del transporte de lípidos, la inmunidad (anticuerpos) y la coagulación de la sangre (fibrinógenos). Los glóbulos rojos, o eritrocitos, transportan oxígeno. Cinco tipos de glóbulos blancos, o leucocitos, actúan en la defensa mediante la fagocitosis de las bacterias y los desechos o mediante la producción de anticuerpos. Las plaquetas actúan en la coagulación sanguínea, una cascada de reacciones complejas que convierte al fibrinógeno plasmático en fibrina.
- ► Enfermedad cardiovascular (pp. 882-883). Las enfermedades cardiovasculares constituyen la principal causa de muerte en la mayoría de los países desarrollados, como los Estados Unidos.

Concepto 42-5

El intercambio de gases se produce a través de superficies respiratorias especializadas

- ► El intercambio gaseoso suministra oxígeno para la respiración celular y elimina dióxido de carbono. Los animales necesitan superficies respiratorias húmedas y extensas para la difusión adecuada de gases respiratorios (O₂ y CO₂) entre sus células y el medio respiratorio, ya sea aire o agua (p. 883).
- ▶ Branquias en los animales acuáticos (pp. 884-885). Las branquias, adaptaciones respiratorias de la mayoría de los animales acuáticos, son extensiones de la superficie corporal especializadas en el intercambio gaseoso. La eficacia del intercambio de gases en algunas branquias, como las de los peces, aumenta con la ventilación y el flujo contracorriente de sangre y agua.
- Sistemas traqueales en insectos (pp. 885-886). Las tráqueas de los insectos son tubos diminutos ramificados que penetran en el organismo y suministran O₂ directamente a las células.
- ▶ Pulmones (pp. 886-887). Las arañas, los caracoles terrestres y la mayoría de los vertebrados terrestres tienen pulmones internos. En los mamíferos, el aire inhalado por las narinas atraviesa la faringe hacia la tráquea, los bronquios, los bronquíolos y los alvéolos terminales, donde se produce el intercambio gaseoso.

Concepto 42-6

La respiración ventila los pulmones

Respiración de los anfibios (p. 888). El anfibio ventila sus pulmones mediante respiración con presión positiva, que fuerza el aire hacia la tráquea.

- ▶ Respiración de los mamíferos (pp. 888-889). Los mamíferos ventilan sus pulmones mediante respiración con presión negativa, que atrae el aire hacia los pulmones. El volumen pulmonar aumenta con la contracción de los músculos costales y del diafragma.
- ▶ Respiración de las aves (pp. 889-890). Además de los pulmones las aves cuentan con ocho o nueve sacos aéreos que actúan como fuelles que mantienen el flujo del aire en los pulmones. El aire pasa por los pulmones en una sola dirección. Cada exhalación renueva completamente el aire pulmonar.
- **Control de la respiración en los seres humanos** (pp. 890-891). Los centros respiratorios situados en el bulbo raquídeo del cerebro regulan la frecuencia y profundidad de la respiración. Hay sensores que detectan el pH del líquido cefalorraquídeo (que refleja la concentración de CO₂ en la sangre) y el bulbo raquídeo ajusta la frecuencia y la profundidad respiratoria para que coincida con las demandas metabólicas. Los sensores localizados en la aorta y las carótidas que controlan los niveles sanguíneos de O₂ y de CO₂ así como el pH sanguíneo, ejercen un control secundario sobre la respiración.

Concepto 42-7

Los pigmentos respiratorios captan y transportan gases

- ▶ El papel de los gradientes de presión parcial (pp. 891-892). Los gases se difunden de acuerdo con gradientes de presión en los pulmones y otros órganos. El oxígeno y el CO₂ se difunden desde los sitios donde sus presiones parciales son mayores hacia los sitios en donde son menores.
- ▶ **Pigmentos respiratorios** (pp. 892-894). Los pigmentos respiratorios transportan gases y contribuyen a los buffers de la sangre. Los pigmentos respiratorios incrementan notablemente la cantidad de O₂ que transporta la sangre. Muchos artrópodos y moluscos tienen hemocianina, que contiene cobre; los vertebrados y una amplia variedad de invertebrados tienen hemoglobina.
- ▶ **Animales atletas** (pp. 894-895). La tasa de consumo de O₂ extrema de los berrendos es la base de su capacidad para correr a gran velocidad distancias prolongadas. Los animales que respiran aire y que se sumergen a profundidades importantes almacenan O₂ y lo agotan lentamente.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de los siguientes sistemas respiratorios no está asociado estrechamente con la irrigación sanguínea?
 - a. Los pulmones de los vertebrados.
 - b. Las branquias de los peces.
 - c. Los sistemas traqueales de los insectos.
 - d. La piel externa de la lombriz.
 - e. Los parapodios de un gusano poliqueto.
- 2. La sangre que vuelve al corazón del mamífero por la vena pulmonar drena en primer lugar en:
 - a. La vena cava.
 - b. La aurícula izquierda.
 - c. La aurícula derecha.
 - d. El ventrículo izquierdo.
 - e. El ventrículo derecho.

- 3. El pulso es una medida directa de:
 - a. La presión arterial.
 - b. El volumen sistólico.
 - c. El gasto cardíaco.
 - d. La frecuencia cardíaca.
 - e. La frecuencia respiratoria.
- **4.** La relación entre presión arterial (pa), gasto cardíaco (gc) y resistencia periférica (rp) puede expresarse como $pa = gc \times rp$. Todos los cambios siguientes podrían aumentar la presión arterial *excepto*:
 - a. El aumento del volumen sistólico.
 - b. El aumento de la frecuencia cardíaca.
 - c. El aumento de la duración de la diástole ventricular.
 - d. La contracción del músculo liso en las paredes de las arteriolas.
 - e. La reducción del diámetro de las arteriolas.
- 5. La conversión del fibrinógeno en fibrina:
 - a. Se produce cuando el fibrinógeno es liberado por plaquetas rotas.
 - b. Se produce en los glóbulos rojos.
 - c. Está vinculada con la hipertensión y puede lesionar las paredes arteriales.
 - d. Tiende a producirse con demasiada frecuencia en el individuo con hemofilia.
 - e. Es el paso final del proceso de coagulación que involucra a varios factores de la coagulación.
- 6. En la respiración con presión negativa, la inhalación es resultado de:
 - a. Forzar el aire desde la garganta hacia los pulmones.
 - b. La contracción del diafragma.
 - c. La relajación de los músculos de la caja torácica.
 - d. El empleo de los músculos de los pulmones para expandir los alvéolos.
 - e. La contracción de los músculos abdominales.
- 7. ¿Cuándo se mantiene el aliento, cuEal de los siguientes cambios en los gases sanguíneos conduce primero al impulso de respirar?:
 - a. La elevación del O,
 - b. El descenso del O,
 - c. La elevación del CO,
 - d. El descenso del CO2
 - e. La elevación del CO2 y el descenso del O2
- 8. El descenso del pH de la sangre que produce el ejercicio en las personas podría:
 - a. Disminuir la frecuencia respiratoria.
 - b. Aumentar la frecuencia cardíaca.
 - c. Disminuir la cantidad de O₂ liberada por la hemoglobina.
 - d. Disminuir el gasto cardíaco.
 - e. Disminuir la unión del CO, a la hemoglobina.
- 9. En comparación con el tejido intersticial que baña las células musculares activas, la sangre que llega a estas células tiene
 - a. Mayor Po₂.
 - b. Mayor Pco,
 - c. Mayor concentración de bicarbonato.
 - d. Menor pH.
 - e. Menor presión osmótica.

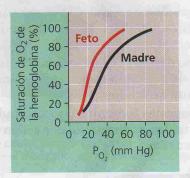
- 10. ¿Cuál de las siguientes reacciones predomina en los glóbulos rojos que se desplazan por los capilares pulmonares? (Hb = hemoglobina):
 - a. Hb + 4 $O_2 \rightarrow Hb(O_2)_4$
 - b. $Hb(O_2)_4 \rightarrow Hb + 4O_2$
 - c. $CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$
 - d. $H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$
 - e. Hb + 4 CO₂ \rightarrow Hb(CO₂)₄

Interrelación evolutiva

Uno de los muchos oponentes mutantes con los que lucha el monstruo de la película Godzilla es Mothra, una criatura similar a una polilla gigante con alas de una envergadura de varios metros. Las criaturas de ciencia ficción como éstas pueden ser criticadas en función de los principios biomecánicos y fisiológicos. De acuerdo con la respiración y los principios del intercambio gaseoso descritos en este capítulo, ¿a qué problemas fisiológicos se enfrentaría Mothra? Los insectos más grandes que han vivido son las libélulas paleozoicas con alas de una envergadura de medio metro. ¿Por qué piensa que es improbable que existan insectos realmente gigantes?

Problemas científicos

La hemoglobina del feto humano es diferente de la del adulto. Compare las curvas de disociación de las dos hemoglobinas en el gráfico de abajo. Proponga una hipótesis sobre la *función* de esta diferencia entre estas dos versiones de hemoglobina.



Ciencia, tecnología y sociedad

Centenares de estudios han vinculado el tabaquismo con la patología cardiovascular y pulmonar. De acuerdo con la mayoría de las autoridades sanitarias, el tabaquismo es la principal causa de muerte prematura prevenible en los Estados Unidos. Los grupos antitabaco y a favor de la salud han propuesto la prohibición *total* de la publicidad de cigarrillos en *todos* los medios de comunicación. ¿Cuáles son algunos de los argumentos a favor de la prohibición total de la publicidad de cigarrillos? ¿Cuáles son los argumentos en contra? ¿Usted está a favor o en contra de tal prohibición? Defienda su posición.

El sistema inmunitario



▲ Fig. 43-1. Un macrófago (azul) ingiriendo una célula de levadura (verde).

Conceptos clave

- **43-1** La inmunidad innata proporciona amplias defensas contra las infecciones
- **43-2** En la inmunidad adquirida, los linfocitos proporcionan defensas específicas contra la infección
- **43-3** La inmunidad humoral y la inmunidad mediada por células defienden al organismo de diferentes tipos de amenazas
- **43-4** La capacidad del sistema inmunitario para distinguir lo propio de lo extraño limita el trasplante de tejidos
- 43-5 Las respuestas inmunitarias exageradas, autodirigidas, o disminuidas pueden ocasionar enfermedades

Panorama general

Reconocimiento, identificación y respuesta

n animal debe defenderse contra los virus, bacterias y otros patógenos potencialmente peligrosos que encuentra en el aire, en la comida y en el agua. También debe luchar contra las células anormales del organismo que pueden transformarse en cancerosas. Han evolucionado dos tipos principales de defensas que contrarrestan estas amenazas. La primera, llamada inmunidad innata, está presente antes de cualquier exposición a los patógenos y resulta efectiva desde el momento del nacimiento. Las defensas innatas son inespecíficas, reconocen y responden con rapidez a un gran espectro de microorganismos, independientemente de su identidad precisa. La inmunidad innata está formada por barreras externas constituidas por la piel y las membranas mucosas, además de un conjunto de defensas celulares y químicas internas, que combaten los agentes infecciosos que atraviesan las barreras externas. Los macrófagos y otras células fagocíticas son

protagonistas cruciales en estas defensas internas, porque ingieren y luego destruyen a los patógenos. Por ejemplo, la **figura 43-1** (una MEB coloreada) muestra a un macrófago fagocitando una célula de levadura.

Un segundo tipo principal de defensa es la inmunidad adquirida, también llamada inmunidad adaptativa. Se desarrolla sólo después de la exposición a agentes inductores como microorganismos, células anormales del organismo, toxinas y otras sustancias extrañas. Las defensas adquiridas son muy específicas, esto es, pueden distinguir un inductor de otro, aun a aquellos ligeramente difierentes poco. Este reconocimiento lo logran los glóbulos blancos llamados linfocitos, que producen dos tipos generales de respuestas inmunitarias. En la respuesta humoral, las células que derivan de los linfocitos B secretan proteínas de defensa llamadas anticuerpos, que se unen a los microorganismos y los marcan para su eliminación. En esta respuesta mediada por células, los linfocitos citotóxicos destruyen directamente las células infectadas del organismo, las células cancerosas o el tejido extraño.

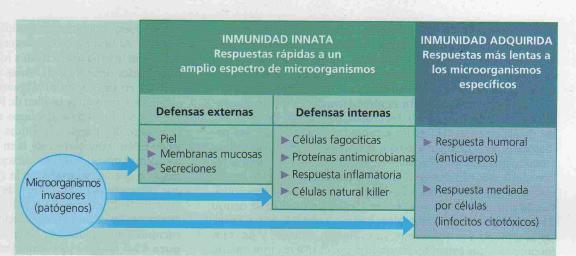
La **figura 43-2** resume la inmunidad innata y adquirida. En este capítulo usted aprenderá cómo los distintos componentes celulares y químicos de estos dos tipos de defensa, juntos, protegen a los vertebrados de varias amenazas. A su vez, en el capítulo, también revisaremos brevemente la inmunidad de los invertebrados, que están sólo protegidos por mecanismos innatos, inespecíficos.

Concepto 43-1

La inmunidad innata proporciona amplias defensas contra las infecciones

Un microorganismo invasor debe atravesar las barreras externas formadas por la piel y las membranas mucosas de un animal, que cubren la superficie y tapizan los orificios del cuerpo. El patógeno que logra atravesar estas defensas externas, encuentra con rapidez varios mecanismos innatos celulares y químicos que impiden su ataque al organismo.

Fig. 43-2. Panorama general de las defensas de los vertebrados contra las bacterias. virus y otros patógenos. Las defensas de los vertebrados pueden dividirse en inmunidad innata y adquirida. Si un patógeno invasor atraviesa las defensas innatas externas del organismo, varias defensas innatas internas se ponen en juego con rapidez. Las defensas provistas por la inmunidad adquirida contra patógenos específicos se desarrollan con mayor lentitud. Algunos componentes de la inmunidad innata también participan en la inmunidad adquirida.



Defensas externas

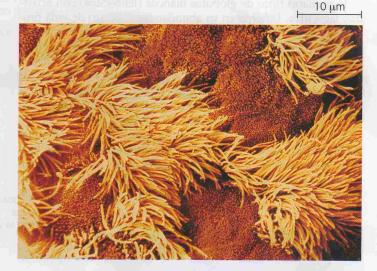
La piel intacta es una barrera que, por lo general, no puede ser atravesada por virus ni bacterias, pero incluso ligeras abrasiones pueden permitir su paso. De forma similar, las membranas mucosas que tapizan las vías digestiva, respiratoria y genitourinaria, impiden la entrada de los microorganismos que pueden ser dañinos. Ciertas células de estas membranas mucosas también producen *moco*, un fluido viscoso que atrapa a los microorganismos y a otras partículas. En la tráquea, por ejemplo, las células epiteliales ciliadas barren el moco y cualquier microorganismo atrapado hacia arriba, evitando que entren los microorganismos en los pulmones (fig. 43-3). La colonización microbiana del cuerpo también se ve inhibida por la acción de lavado de las secreciones mucosas, la saliva y las lágrimas, que bañan de manera constante la superficie de varios epitelios expuestos.

Más allá de su papel físico para inhibir la entrada de los microorganismos, las secreciones de la piel y las membranas mucosas proporcionan un ambiente que con frecuencia es hostil a los microorganismos. En los seres humanos, las secreciones de las glándulas sebáceas y de las glándulas sudoríparas aportan a la piel un pH en la escala de 3 a 5, que resulta bastante ácido como para evitar la colonización por varios microorganismos (las bacterias que normalmente habitan la piel están adaptadas a su ambiente ácido, más bien seco). De forma similar, los microbios de los alimentos o del agua y los del moco que se traga, deben luchar con el ambiente ácido del estómago, que destruye la mayor parte de los patógenos antes de que puedan entrar a los intestinos. Pero algunos patógenos, como el virus de la hepatitis A, pueden sobrevivir a la acidez gástrica y entrar sin dificultades al organismo por el aparato digestivo.

Las secreciones de la piel y las membranas mucosas también contienen proteínas antimicrobianas. Una de estas proteínas es la **lisozima**, una enzima que digiere las paredes celulares de muchas bacterias. Al estar presente en la saliva, lágrimas y secreciones mucosas, la lisozima puede destruir las bacterias sensibles a medida que entran en la vía respiratoria alta o en los orificios que rodean a los ojos.

Defensas celulares y químicas internas

Los microorganismos que vencen las defensas externas del cuerpo, por ejemplo, a través de una herida en la piel, deben luchar con los mecanismos de defensa innata internos del cuerpo. Estas defensas dependen, ante todo, de la fagocitosis, la inges-



▲ Fig. 43-3. Defensa innata externa de las membranas mucosas. El revestimiento de la tráquea contiene células productoras de moco (anaranjado) y células con cilios (amarillo). La vibración sincronizada de los cilios expele el moco y los microorganismos atrapados hacia la parte superior de la faringe (MEB coloreada).

tión de microorganismos invasores por cierto tipo de glóbulos blancos que se denominan, genéricamente, fagocitos. Estas células producen ciertas proteínas antimicrobianas y ayudan a iniciar la inflamación, la cual puede limitar la diseminación de los microorganismos en el organismo. Los glóbulos blancos no fagocíticos, llamados células natural killer, también desempeñan un papel fundamental en las defensas innatas. Los distintos mecanismos inespecíficos ayudan a limitar la diseminación de los microorganismos antes de que el organismo pueda desarrollar respuestas inmunes específicas adquiridas.

Células fagocíticas

Los fagocitos se adhieren a su presa por medio de receptores de superficie que se unen a estructuras que poseen la mayoría de los microorganismos, pero no las células normales del organismo. Entre las estructuras a las que se unen estos receptores se encuentran ciertos polisacáridos que están sobre la superficie de las bacterias. Después de unirse a uno o más microorganismos, el fagocito los engloba formando una vacuola que se fusiona con un

lisosoma **(fig. 43-4)**. Los lisosomas destruyen a los microorganismos de dos maneras. En primer lugar, el óxido nítrico y otras formas tóxicas del oxígeno contenidas en los lisosomas pueden envenenar a los microbios englobados. En segundo lugar, la lisozima y otras enzimas degradan los componentes microbianos.

Algunos microorganismos tienen adaptaciones que les permiten evadir la destrucción de las células fagocíticas. Por ejemplo, la cápsula externa que rodea a algunas bacterias esconde sus polisacáridos de superficie y evita que los fagocitos se unan a ellas. Otras bacterias, como *Mycobacterium tuberculosis*, que causa la tuberculosis, son rápidamente unidos y englobados por los fagocitos, pero son resistentes a la destrucción dentro del lisosoma. Puesto que tales microbios pueden crecer y reproducirse dentro de las células huésped, se ocultan en forma efectiva de las defensas adquiridas del organismo. La evolución de éstos y de otros mecanismos que evitan la destrucción por el sistema inmunitario ha incrementado la amenaza patogénica de muchos microorganismos.

Hay cuatro tipos de glóbulos blancos (leucocitos) con actividad fagocítica. Difieren en su abundancia, espectro de vida promedio y capacidad fagocítica. Sin lugar a dudas, los más abundantes son los **neutrófilos**, que constituyen entre el 60-70% de todos los glóbulos blancos. Los neutrófilos son atraídos hacia el tejido infectado, luego entran en él y engloban y destruyen los microorganismos presentes allí. Sin embargo, tienden a autodestruirse en el proceso de la fagocitosis, y su espectro de vida promedio es sólo de unos pocos días.

Una defensa fagocítica aun más efectiva proviene de los macrófagos ("grandes comedores"). Estas células grandes, de vida larga, se desarrollan a partir de los monocitos, que constituyen alrededor del 5% de los glóbulos blancos circulantes. Los monocitos recién formados circulan en la sangre durante unas pocas

Pseudópodos que rodean al Microorganismos microorganismo. 2 Los microorganismos son englobados MACRÓFAGOS en el interior de la célula. 3 Se forma una vacuola que contiene a los microorganismos. Lisosoma que contiene 4 La vacuola v el lisosoma se enzimas fusionan. 5 Los compuestos tóxicos y las enzimas lisosómicas destruyen a los microorganismos. 6 Los desechos microbianos se eliminan por exocitosis

▲ Fig. 43-4. Fagocitosis. Este esquema muestra los episodios que siguen a la unión de un tipo de fagocito, un macrófago a los microorganismos, a través de sus receptores de superficie (no se muestran). El proceso es semejante en otros tipos de células fagocíticas.

horas y luego migran a los tejidos donde se transforman en macrófagos. Al llevar a cabo la fagocitosis, se establecen vías de señalización interna que activan a los macrófagos, aumentando sus capacidades defensivas de varias formas (que se describen más adelante en este capítulo). Algunos macrófagos migran a todo el organismo, pero otros residen de forma permanente en varios órganos y tejidos. Los macrófagos que residen permanentemente en el bazo, los ganglios linfáticos y otros tejidos del sistema linfático están particularmente bien posicionados para combatir a los agentes infecciosos. Los microorganismos que entran en el organismo quedan atrapados en la arquitectura similar a una malla que es propia del bazo, mientras que los microbios del líquido intersticial fluyen a la linfa y quedan atrapados en los ganglios linfáticos. En cualquier localización, los microorganismos se encuentran con rapidez con los macrófagos que residen allí. La figura 43-5 muestra los componentes del sistema linfático y resume su papel en la defensa del organismo.

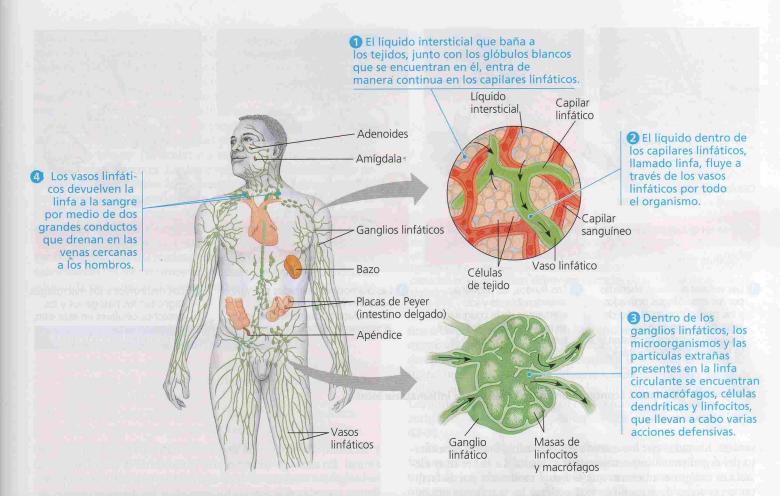
Los otros dos tipos de fagocitos son menos abundantes y desempeñan un papel más limitado en la defensa innata que los neutrófilos y los macrófagos. Los **eosinófilos** tienen baja actividad fagocítica pero son fundamentales para la defensa contra los parásitos multicelulares invasores, como el platelminto de la sangre *Schistosoma mansoni*. En lugar de englobar a un parásito de este tipo, los eosinófilos se sitúan junto al cuerpo del parásito y luego descargan enzimas destructivas que dañan al invasor. El cuarto tipo de fagocito, las **células dendríticas**, pueden ingerir microorganismos al igual que los macrófagos. Sin embargo, como usted aprenderá en este capítulo, su principal función consiste en estimular el desarrollo de la inmunidad adquirida.

Proteínas antimicrobianas

Numerosas proteínas funcionan en la defensa innata al atacar a los microorganismos de forma directa o al impedir su reproducción. Usted ya conoce la acción antimicrobiana de la lisozima. Otras proteínas antimicrobianas incluyen unas 30 proteínas séricas que constituyen el **sistema del complemento**. En ausencia de infección, estas proteínas están inactivas. Sin embargo, las sustancias de la superficie de muchos microorganismos pueden desencadenar una cascada de pasos que activan al sistema del complemento llevando a la lisis (estallido) de las células invasoras. Determinadas proteínas del complemento también ayudan a desencadenar la inflamación, o desempeñan una función en la defensa adquirida.

Dos tipos de interferón (α y β) proporcionan defensa innata contra las infecciones virales. Estas proteínas son secretadas por células del cuerpo infectadas por virus e inducen a las células vecinas, no infectadas, a que produzcan otras sustancias que inhiban la reproducción de los virus. De esta manera, los interferones limitan la diseminación de los virus de una célula del organismo a otra, ayudando al control de las infecciones virales, como resfriados y gripe. Este mecanismo de defensa innato no es específico de los virus; los interferones producidos en respuesta a un virus también pueden conferir resistencia a corto plazo frente a otros a virus. Ciertos linfocitos secretan un tercer tipo de interferón (γ) que ayuda a activar a los macrófagos, incrementando su capacidad fagocítica. En la actualidad, los interferones pueden ser producidos en forma masiva mediante la tecnología del DNA recombinante y se están probando para el tratamiento de las infecciones virales y del cáncer.

Además, otro grupo de proteínas antimicrobianas llamadas adecuadamente defensinas, se secretan por los macrófagos activados. Estas pequeñas proteínas dañan a grandes grupos de pató-



▲ Fig. 43-5. El sistema linfático humano. El sistema linfático está formado por vasos linfáticos a través de los cuales viaja la linfa y distintas estructuras que atrapan mpléculas y partículas "extrañas". Estas estructuras son las adenoides, las amígdalas, los ganglios linfáticos, el bazo, las placas de Peyer y el apéndice. El flujo de la linfa se muestra en los pasos 1-4.

genos por varios mecanismos, sin lesionar a las células del organismo.

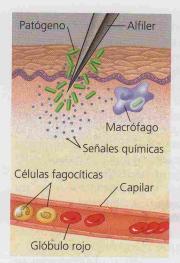
Respuesta inflamatoria

El daño al tejido por la lesión física o la entrada de patógenos produce la liberación de numerosas señales químicas que desencadenan una **respuesta inflamatoria** localizada. Uno de los compuestos químicos más activos es la **histamina**, que se almacena en los **mastocitos**, presentes en el tejido conectivo. Cuando se lesionan, los mastocitos liberan histamina, iniciando la dilatación e incrementando la permeabilidad de los capilares cercanos. Los macrófagos activados y otras células descargan señales adicionales como prostaglandinas, que promueven también el flujo de sangre al tejido lesionado. El aumento de la irrigación local provoca el enrojecimiento y el calor típicos de la inflamación (del latín *inflammare*, prender fuego). Los capilares llenos de sangre dejan pasar líquidos a los tejidos vecinos, provocando tumefacción, otro signo de la inflamación local.

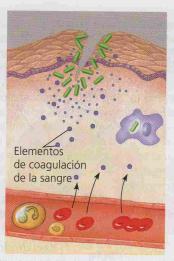
Aunque el calor y la tumefacción son sensaciones desagradables, el aumento del flujo sanguíneo y la permeabilidad de los vasos que los provocan son fundamentales para la defensa innata. Estos cambios vasculares favorecen la llegada de las proteínas antimicrobianas y los elementos de coagulación al área lesionada. Por ejemplo, varias proteínas del complemento activadas pro-

mueven la liberación de histamina o atraen fagocitos al sitio. La coagulación de la sangre comienza el proceso de reparación y ayuda a bloquear la diseminación de los microorganismos a otras partes del organismo. Además, el incremento de la irrigación local y la mayor permeabilidad de los vasos permiten que más neutrófilos y monocitos-macrófagos, se muevan desde la sangre a los tejidos lesionados. Pequeñas proteínas llamadas quimiocinas dirigen la migración de estos fagocitos y les envían señales para que incrementen la producción de compuestos que eliminan a los microbios. Las quimiocinas son secretadas por muchos tipos celulares, incluidas las células endoteliales de los vasos sanguíneos cercanos al sitio de una lesión o infección. La figura 43-6 resume los principales acontecimientos que se producen en la inflamación local, resultantes de un pinchazo con un alfiler infectado.

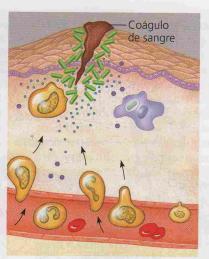
Una lesión menor provoca una inflamación local, pero el cuerpo también puede desarrollar una respuesta sistémica (generalizada) si hay daños tisulares graves o de infección. Las células dañadas suelen pedir refuerzos, secretando sustancias químicas que estimulan la liberación de neutrófilos adicionales de la médula ósea. En los casos de infección grave, como meningitis o apendicitis, el número de glóbulos blancos de la sangre puede aumentar varias veces en el transcurso de unas pocas horas de haber ocurrido los eventos inflamatorios iniciales. Otra respuesta sistémica a la infección es la fiebre. La fiebre puede producir-se cuando ciertas toxinas secretadas por patógenos y otras sus-



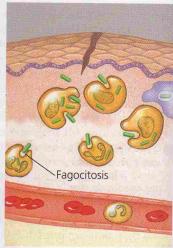
1 Las señales químicas liberadas por los macrófagos activados y los mastocitos en el sitio de la lesión, hacen que los capilares cercanos se dilaten y se vuelvan más permeables.



2 Los fluidos, las proteínas antimicrobianas y los elementos de la coagulación se mueven desde la sangre hasta el sitio. Se inicia la coagulación.



3 Las quimocinas liberadas por varios tipos de células atraen a más células fagocíticas desde la sangre al sitio de la lesión.



Los neutrófilos y los macrófagos fagocitan los patógenos y los desechos celulares en este sitio, y el tejido sana.

▲ Fig. 43-6. Principales acontecimientos de la respuesta inflamatoria local.

tancias, liberadas por los macrófagos activados, fijan el termostato del organismo a una temperatura más alta. La fiebre muy elevada es peligrosa, mientras que la fiebre moderada puede facilitar un proceso de fagocitosis y, al acelerar las reacciones orgánicas, apresurar de modo simultáneo la reparación de los tejidos.

Ciertas infecciones bacterianas pueden inducir una respuesta inflamatoria abrumadora, produciendo una situación conocida como shock séptico. Caracterizado por fiebre muy alta y por presión arterial baja, el shock séptico es una causa frecuente de muerte en las unidades de cuidados intensivos hospitalarias. La inflamación local es esencial para la cura, pero la inflamación sistémica puede ser devastadora.

Células natural killer

Finalizamos nuestro análisis de las defensas innatas de los vertebrados con las **células natural killer (NK)**. Las células NK patrullan el organismo y atacan a las células que están infectadas por virus, como también a las células cancerosas. Los receptores de superficie de una célula NK reconocen las características generales de la superficie de sus dianas. Una vez que se ha unido a una célula infectada por un virus o a una célula cancerosa, la célula NK libera sustancias químicas que producen la muerte de la célula afectada mediante **apoptosis**, muerte celular programada (véase la fig. 21-18). Si bien la defensa que proporciona una célula NK no es totalmente efectiva, las infecciones víricas y el cáncer ocurrirían con mayor frecuencia sin estos centinelas innatos del organismo.

Mecanismos inmunitarios de los invertebrados

Antes de examinar la inmunidad adquirida en los vertebrados, debemos destacar que los invertebrados también tienen defensas innatas muy efectivas. Por ejemplo, las estrellas de mar poseen células ameboides que ingieren la materia extraña por fagocitosis

y secretan moléculas que amplifican la respuesta defensiva del animal. En estudios recientes con la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* también se han encontrado paralelismos sorprendentes entre las defensas de los insectos y las defensas innatas de los vertebrados. El exoesqueleto de los insectos, igual que la piel y las membranas mucosas de los vertebrados, proporciona una barrera externa que puede evitar la entrada de intrusos. Si el exoesqueleto de un insecto se daña, los patógenos que entran en el cuerpo del insecto deben enfrentarse a varias defensas innatas internas.

La hemolinfa, el equivalente de la sangre en los insectos, contiene células circulantes llamadas hemocitos. Algunos hemocitos ingieren bacterias y otras sustancias extrañas por fagocitosis, mientras que otros hemocitos forman una cápsula celular alrededor de parásitos grandes. La presencia de patógenos genera señales a más hemocitos para que sinteticen y secreten varios péptidos antimicrobianos que se unen a sus efectores patógenos, provocando su muerte. Las vías de señalización interna que desencadenan que los hemocitos produzcan péptidos antimicrobianos son similares a las que activan a los macrófagos de los vertebrados. Además, algunos hemocitos contienen la enzima fenoloxidasa. Una vez activada, esta enzima convierte los fenoles en compuestos reactivos que se unen entre sí formando grandes agregados. Éstos se depositan alrededor de los parásitos y del tejido lesionado, ayudando a prevenir la diseminación de los parásitos más allá del área afectada. La activación de la fenoloxidasa en los insectos se debe a una cascada de acontecimientos semejantes a los que activan a las proteínas del complemento en los vertebrados.

Las investigaciones recientes indican que los invertebrados carecen de células análogas a los linfocitos, los glóbulos blancos responsables de la inmunidad adquirida específica de los vertebrados (véase la fig. 43-2). Sin embargo, aunque dependen de mecanismos innatos inespecíficos, algunas defensas de los invertebrados exhiben características de la inmunidad adquirida. Por ejemplo, la inmunidad adquirida, por lo general, está dirigida

contra células no propias, células que, normalmente, no forman parte del propio organismo. La capacidad de distinguir lo propio de lo no propio se ve en el linaje de invertebrados más antiguos, las esponjas. Si las células de dos esponjas de la misma especie se mezclan, las células de cada esponja se segregan y se reagregan excluyendo a las del otro individuo.

Otro hito característico de la inmunidad adquirida es la memoria inmunológica, la capacidad para responder con mayor rapidez a un invasor particular o a un tejido extraño, la segunda vez que se lo encuentra. Las lombrices de tierra exhiben algo parecido a esto: las células fagocíticas de un gusano atacan a un segundo injerto del mismo gusano donante, con mucha mayor rapidez que al primer injerto. La mayoría de los invertebrados, sin embargo, no poseen este tipo de memoria inmunológica.

Siguiendo esta mirada a vuelo de pájaro sobre las defensas de los huéspedes invertebrados, comenzamos la siguiente sección examinando los mecanismos muy desarrollados de la inmunidad adquirida presentes en los vertebrados.

Evaluación de conceptos

- 1. Las defensas innatas son no específicas. Entonces, ¿cómo reconocen los macrófagos a un agente infeccioso, como por ejemplo una bacteria?
- 2. ¿Qué es lo que causa los signos comunes de la inflamación —enrojecimiento, tumefacción y calor— y permite que estos cambios ayuden a proteger el organismo contra la infección?
- **3.** Enuncie dos maneras en que las defensas innatas de los insectos (invertebrados) y de los vertebrados son similares.

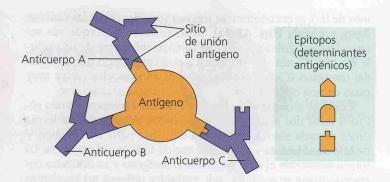
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 43-2

En la inmunidad adquirida, los linfocitos proporcionan defensas específicas contra la infección

Mientras los patógenos invasores son atacados por las defensas innatas de los vertebrados, inevitablemente entran en contacto con los linfocitos, las células centrales de la inmunidad adquirida, el segundo tipo principal de defensas del cuerpo (véase la fig. 43-2). El contacto directo con los microorganismos y las señales que surgen de las defensas innatas activas hacen que los linfocitos se unan a la lucha. Por ejemplo, a medida que los macrófagos y las células dendríticas fagocitan a los microorganismos, los fagocitos comienzan a secretar citocinas, proteínas que ayudan a activar a los linfocitos y a otras células del sistema inmunitario. Éste es sólo un ejemplo de la forma en que interactúan las defensas innatas y adquiridas.

Cualquier molécula extraña que sea reconocida en forma específica por los linfocitos, y genere una respuesta en ellos, se llama antígeno. La mayor parte de los antígenos son moléculas grandes, proteínas o polisacáridos. Algunos antígenos, como las toxinas secretadas por las bacterias, se disuelven en el líquido extracelular, pero muchos sobresalen de la superficie de los patóge-



▲ Fig. 43-7. Epitopos (determinantes antigénicos). Los receptores de antígenos presentes en los linfocitos y los anticuerpos secretados se unen solo a regiones pequeñas específicas de los antígenos, llamadas epitopos. En este ejemplo, tres moléculas diferentes de anticuerpos secretados reaccionan con diferentes epitopos de la misma molécula antigénica grande.

nos o células trasplantadas. Un linfocito reconoce y se une a solamente una pequeña porción, accesible, de un antígeno denominada **epitopo** o *determinante antigénico*. Por lo general, un único antígeno tiene varios epitopos diferentes, cada uno de ellos capaz de inducir una respuesta a partir de los linfocitos que lo reconocen. Los anticuerpos, secretados por ciertos linfocitos en respuesta a los antígenos, se unen a epitopos específicos de forma similar **(fig. 43-7)**.

En esta sección primero describiremos de qué manera los linfocitos reconocen a los antígenos, o más específicamente, los epitopos de los antígenos. Luego seguiremos el rastro para ver de qué manera el cuerpo de los vertebrados se puebla con un gran conjunto de linfocitos que colectivamente pueden reconocer y desencadenar un ataque puntual contra cualquiera de una multitud de antígenos.

Más adelante, en este capítulo examinaremos las distintas acciones defensivas de los diferentes tipos de linfocitos.

Reconocimiento del antígeno por los linfocitos

El cuerpo de los vertebrados está poblado por dos tipos principales de linfocitos: los **linfocitos B** (células B) y los **linfocitos T** (células T). Ambos tipos de linfocitos circulan en la sangre y en la linfa, y se concentran en el bazo, ganglios linfáticos y otros tejidos linfoides (véase la fig. 43-5). Tanto las células B como las células T reconocen antígenos por medio de receptores específicos de antígeno incrustados en sus membranas plasmáticas. Una célula B o T individual tiene alrededor de 100 000 de estos **receptores de antígenos**, y todos los receptores de una célula individual son idénticos; esto es, reconocerán al mismo epitopo. En otras palabras, cada linfocito tiene *especificidad* por un epitopo particular de un antígeno y defiende al organismo contra ese antígeno o contra un pequeño conjunto de antígenos muy relacionados él.

Receptores antigénicos de las células B

Cada receptor de célula B para un antígeno es una molécula con forma de Y que está formada por cuatro cadenas polipeptídicas: dos cadenas pesadas idénticas y dos cadenas ligeras idénticas, unidas por puentes disulfuro. Una región de la cola de la molécula, la región transmembranosa, ancla el receptor a la membrana plasmática de la célula y una región corta al final de la cola se extiende hacia el interior del citoplasma. En los extre-

mos de la Y se encuentran las *regiones variables (V)* de las cadenas ligera y pesada **(fig. 43-8a)**, denominadas así porque sus secuencias de aminoácidos varían considerablemente de una célula B a otra. El resto de la molécula está constituido por las *regiones constantes (C)*, cuyas secuencias de aminoácidos varían muy poco de una célula a otra.

Como se muestra en la figura 43-8a, cada receptor de una célula B tiene dos sitios idénticos de unión al antígeno. La forma única de cada sitio de unión está dada por parte de la región V de la cadena pesada y parte de la región V de la cadena ligera. La interacción entre el sitio de unión al antígeno y su antígeno correspondiente se estabiliza por múltiples uniones no covalentes entre grupos químicos de las respectivas moléculas. Los antígenos unidos de esta manera por los receptores de las células B son moléculas que se encuentran en la superficie de todos los tipos de agentes infecciosos, o que son liberadas por ellos. En otras palabras, una célula B reconoce un antígeno intacto en su estado nativo.

Los anticuerpos secretados o **inmunoglobulinas** son similares en estructura a los de los receptores de las células B, pero carecen de las regiones transmembrana que anclan los receptores a la membrana plasmática. A raíz de esta similitud estructural, los receptores de las células B se llaman *anticuerpos de membrana* o *inmunoglobulinas de membrana*.

Los receptores para antígenos de las células T y el papel del MHC

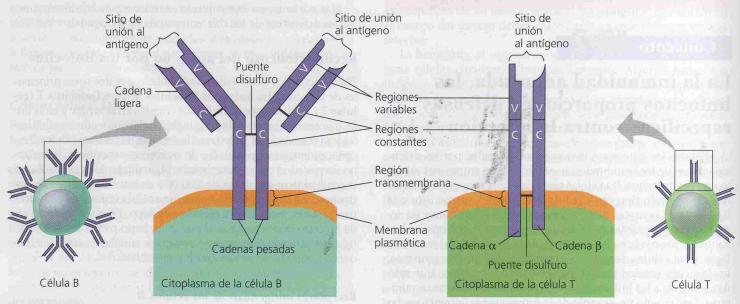
Cada receptor de célula T para un antígeno dado está formado por dos cadenas polipeptídicas diferentes, una cadena α y una cadena β , unidas por un puente disulfuro (fig. 43-8b). Cerca de la base de la molécula hay una región que atraviesa la membrana y ancla la molécula en la membrana plasmática de la célula. En el extremo externo de la molécula, las regiones variables (V) de las ca-

denas α y β forman un sitio de unión al antígeno único. El resto de la molécula está constituido por regiones constantes (C).

Los receptores de las células T reconocen y se unen con antígenos de forma tan específica como los receptores de las células B. Sin embargo, mientras que los receptores de las células B reconocen antígenos intactos, los receptores de las células T reconocen pequeños fragmentos de antígenos que están unidos a proteínas de superficie de las células normales llamadas moléculas del MHC. Las moléculas del MHC se denominan así porque están codificadas por una familia de genes conocidos como el complejo mayor de histocompatibilidad (MHC). A medida que la molécula de MHC recién sintetizada se transporta a la membrana plasmática, se une con un fragmento de un antígeno proteico (péptido) dentro de la célula y lo lleva a la superficie celular, en un proceso que se denomina presentación del antígeno. Una célula T cercana puede detectar el fragmento antigénico exhibido de esta manera sobre la superficie de la célula (fig. 43-9)

Hay dos maneras por las cuales los antígenos extraños pueden terminar dentro de las células del organismo. Dependiendo de su fuente, estos antígenos peptídicos se manejan por un tipo diferente de molécula MHC y se reconocen por un subgrupo particular de células T:

- ▶ Moléculas MHC de clase I. Se encuentran en casi todas las células nucleadas del organismo, unen péptidos, derivados de antígenos extraños, que han sido sintetizados dentro de la célula. Cualquier célula del organismo que resulte afectada o se transforme en cancerosa puede exhibir estos antígenos peptídicos en virtud de sus moléculas MHC de clase I. Las moléculas MHC de clase I, que exhiben antígenos peptídicos unidos, son reconocidas por un subgrupo de células T llamadas células T citotóxicas (véase la fig. 43-9a).
- Las moléculas MHC de clase II. Se sintetizan por unos

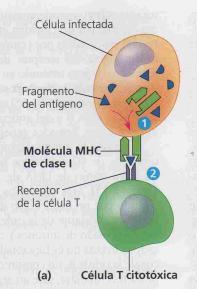


(a) Un receptor de célula B se compone de dos cadenas pesadas idénticas y dos cadenas ligeras idénticas unidas por varios puentes

(b) Un receptor de célula T se compone de una cadena α y una cadena β unidas por un puente disulfuro.

▲ Fig. 43-8. Receptores de antígenos de los linfocitos. Todos los receptores de antígenos de una célula B o T particular se unen al mismo antígeno. Las regiones variables (V) son muy diferentes en las distintas células, lo que explica las diferentes especificidades de unión en linfocitos individuales; las regiones constantes (C) varían poco o no varían en absoluto.

▶ Fig. 43-9. Interacción de las células T con las moléculas del MHC. Las moléculas MHC de clase I y clase II exhiben fragmentos peptídicos de los antígenos (a) células T citotóxicas y (b) células T helper, respectivamente. En cada caso, el receptor de la célula T se une con un complejo antígeno peptídico-molécula MHC. Las moléculas MHC de clase I están presentes en la mayor parte de las células nucleadas, mientras que las CMH de clase II se sintetizan en primer lugar por las células presentadoras de antígenos (macrófagos, células dendríticas y células B).



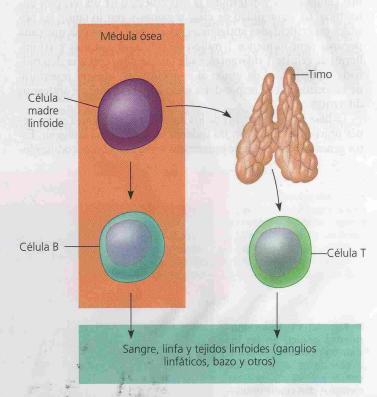
Microorganismo Célula presentadora del antígeno 1 Un fragmento de proteína extraña (antígeno) dentro de la célula se asocia Fragmento con una molécula del antígeno del MHC y se transporta a su superficie. Molécula MHC de clase II Receptor de la célula T 2 La combinación de la molécula de MHC y el antígeno se reconoce por una célula T, que la alerta de la infección. Célula T helper (b)

pocos tipos celulares, principalmente, células dendríticas, macrófagos y células B. En estas células, las moléculas MHC de clase II se unen a péptidos derivados de materiales extraños que han sido internalizados y fragmentados por fagocitosis o endocitosis. Las células dendríticas, los macrófagos y las células B se conocen como **células presentadoras del antígeno** por su papel fundamental en la acción de exhibir estos antígenos internalizados a otros subgrupos de células T, llamadas células T *helper* o colaboradoras (véase la fig. 43-9b).

Cada especie de vertebrado posee numerosos alelos diferentes para cada gen MHC de clase I y clase II; las proteínas MHC son las más polimórficas conocidas. Dado el gran número de diferentes alelos MHC en la población humana, la mayor parte de nosotros somos heterocigotos para cada uno de nuestros genes MHC y producimos un conjunto amplio de moléculas MHC. En combinación, estas moléculas son capaces de unirse a un gran número de antígenos peptídicos y de presentarlos. Además, es muy improbable que dos personas cualquiera, excepto los mellizos idénticos, tengan exactamente el mismo conjunto de moléculas MHC. Así, el MHC proporciona una huella bioquímica, casi única para cada individuo, que marca las células del organismo como "propias". De hecho, el descubrimiento del MHC se produjo durante el estudio del fenómeno de rechazo de los injertos de piel y de aceptación de éstos.

Desarrollo de los linfocitos

Ahora que usted sabe cómo reconocen los linfocitos a los antígenos, examinemos la forma en que estas células se desarrollan y pueblan el organismo de los vertebrados. Al igual que todas las células sanguíneas, los linfocitos se originan a partir de células madre pluripotenciales de la médula ósea (véase el cap. 42). Todos los linfocitos recién formados son semejantes, pero luego se convierten en células T o células B, dependiendo de dónde continúen su maduración (fig. 43-10). Los linfocitos que migran desde la médula ósea al timo, una glándula en la cavidad torácica ubicada encima del corazón, se convierten en células T ("T" por timo). Los linfocitos que permanecen en la médula ósea y completan su maduración allí, se transforman en células B. La "B" proviene de la denominación bolsa de Fabricio, un órgano



▲ Fig. 43-10. Panorama general del desarrollo de los linfocitos. Los linfocitos surgen de las células madre de la médula ósea y se diferencian sin ningún contacto con los antígenos. Las células B se desarrollan por completo en la médula ósea, mientras que las células T completan su desarrollo en el timo. Los linfocitos maduros, cada uno específico para un epítopo en particular, circulan en la sangre y en la linfa hacia varios tejidos linfoides donde se encuentran con los antígenos.

único de las aves donde maduran las células B de las aves, y que es el sitio donde las células B fueron descubiertas (sin embargo, en todos los vertebrados restantes las células B maduran en la médula ósea).

Hay tres acontecimientos principales en la vida de un linfocito. Los dos primeros acontecimientos ocurren a medida que el linfocito madura en la médula ósea (célula B) o en el timo (célula T), mucho antes de que la célula haya entrado en contacto con ningún antígeno. El tercer acontecimiento ocurre cuando un lin-

focito maduro se encuentra y se une con un antígeno específico, lo cual lleva a su activación, proliferación y diferenciación, proceso denominado selección clonal. Aquí describimos estas tres etapas del desarrollo según su orden de aparición.

Generación de la diversidad del linfocito por reorganización génica

Recuerde que las células B y las células T reconocen epítopos específicos sobre los antígenos por medio de sus receptores antigénicos. Una célula B o una célula T individual tiene alrededor de 100 000 receptores de este tipo, todos ellos idénticos. Sin embargo, si nosotros comparamos una célula B con otra (o una célula T con otra), las posibilidades de que ambas tengan el mismo receptor de célula B (o el mismo receptor de célula T) son muy escasas. Las regiones variables que se encuentran en el extremo de cada cadena receptora de antígeno, y que forman el sitio de unión a éste, explican la diversidad de los linfocitos (véase la fig. 43-8). La secuencia de aminoácidos de estas regiones varía de una célula a otra y determina la especificidad de un receptor antigénico. La variabilidad de estas regiones y, por lo tanto, las posibles especificidades antigénicas, es enorme. Se estima que cada persona tiene al menos 1 millón de células B distintas y 10 mi-Îlones de células T diferentes, cad<mark>a una de ellas con u</mark>na determinada especificidad de unión al antígeno. Así, nuestro repertorio de linfocitos puede responder a un enorme número de antígenos diferentes.

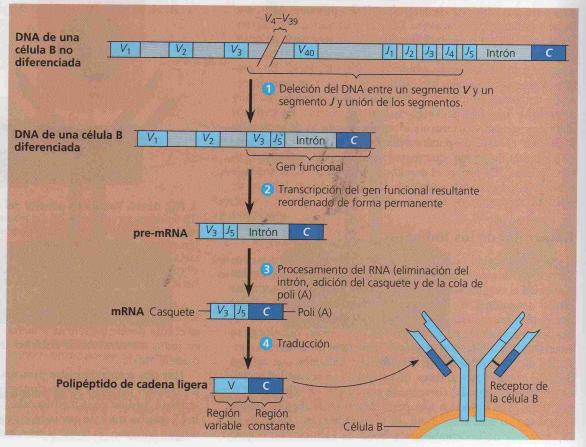
La base de la diversidad de los linfocitos se encuentra en los genes únicos que codifican las cadenas receptoras del antígeno. Estos genes se componen de numerosos segmentos génicos codificado-

res que sufren un ordenamiento al azar, permanente y forman genes funcionales que pueden expresarse como cadenas de receptores. En este análisis nos centraremos en los genes que codifican la cadena ligera del receptor de la célula B (inmunoglobulina de membrana), pero teniendo en mente que los genes para la cadena pesada y para las cadenas α y β del receptor de la célula T sufren reordenamientos similares. Las cadenas ligera y pesada del receptor de la célula B y del anticuerpo secretado se codifican por los mismos genes, llamados genes de inmunoglobulina (Ig).

El gen de la inmunoglobulina para la cadena ligera contiene una serie de 40 segmentos génicos variables (V) separados por un largo tramo de DNA de 5 segmentos génicos de unión (J) (fig. 43-11). Más allá de los segmentos de gen J hay un intrón, seguido por un exón único designado como C, porque codifica la región constante de la cadena ligera (véase la figura 17-10 para una revisión de intrones y exones). En este estado, el gen de la cadena liviana no es funcional. Sin embargo, en el desarrollo precoz de la célula B, un conjunto de enzimas, denominadas en conjunto recombinasa, une un segmento de gen V a un segmento de gen J, eliminando el tramo largo de DNA que se encuentra entre ellos, para formar un único exón, que en parte es V y en parte J. La recombinasa actúa al azar, es decir, puede unir cualquiera de los 40 segmentos de gen V con cualquiera de los segmentos de gen 5J. De esta manera, hay 200 productos génicos posibles (40 $V \times 5 J$). Sin embargo, en cualquier otra célula, en particular, se sintetiza sólo una de las 200 posibles cadenas ligeras.

Una vez que ha ocurrido un reordenamiento *V-J*, el gen puede transcribirse. Se procesa el pre-mRNA resultante, formando un mRNA que se traduce a una cadena ligera que contiene una región variable y una región constante. Las cadenas ligeras pro-

Fig. 43-11. Reordenamiento génico en las inmunoglobulinas. La unión al azar de los segmentos de gen V y J (V_3 y J_5 en este ejemplo) dan como resultado un gen funcional que codifica el polipéptido de cadena ligera de un receptor de una célula B. En una célula que produce anticuerpos secretados se forma el mismo pre-mRNA, pero un procesamiento alternativo da como resultado un mRNA que carece de las secuencias codificadoras de la región transmembrana que ancla los receptores en la membrana. El reordenamiento génico desempeña un papel importante en la generación de un repertorio diverso de linfocitos y anticuerpos secretados.



ducidas de este modo se combinan al azar con las cadenas pesadas que se producen en forma semejante, formando los receptores antigénicos de las células B (véase la fig. 43-11).

Comprobación y eliminación de los linfocitos autorreactivos

Puesto que los reordenamientos de los receptores antigénicos se realizan al azar, un linfocito en desarrollo puede finalizar con receptores antigénicos que son específicos para algunas de las moléculas del propio organismo. A medida que las células B y T maduran en la médula ósea y el timo, respectivamente, sus receptores antigénicos son valuados para detectar una potencial autorreactividad. Por ejemplo, los receptores de las células T en maduración se prueban contra las moléculas del MHC clase I y clase II, ambas expresadas a altos niveles en el timo.

En la mayoría de los casos, los linfocitos que llevan receptores específicos para moléculas ya presentes en un organismo se destruyen por apoptosis o bien se vuelven no funcionales, y quedan sólo los linfocitos que reaccionan contra las moléculas extrañas (no propias). Esta capacidad de distinguir lo propio de lo no propio continúa desarrollándose aun cuando las células migran a los órganos linfoides. Así, el cuerpo, por lo general, no tiene linfocitos maduros que reaccionen contra los componentes propios: el sistema inmune exhibe la característica crítica de *autotolerancia*. El fallo de la autotolerancia puede producir enfermedades autoinmunes, como la esclerosis múltiple, que se comentará más adelante.

Algunas células

en proliferación

se desarrollan formando células

de memoria de vida larga que

pueden responder con rapidez

a exposiciones posteriores

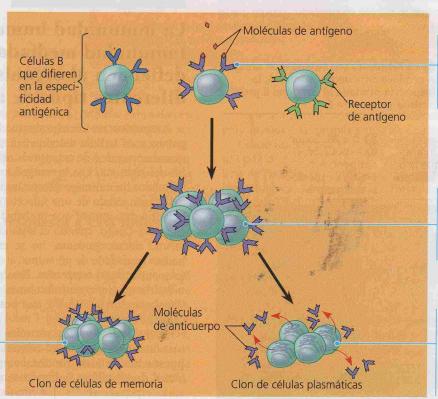
al mismo antígeno.

Selección clonal de los linfocitos

Un antígeno soluble o un antígeno presente en la superficie de un microorganismo, una célula del organismo infectada, o una célula neoplásica, encuentra una gran diversidad de células B y de células T en el organismo. Sin embargo, un antígeno dado interactúa sólo con los relativamente pocos linfocitos que llevan receptores específicos para los epítopos presentes en ese antígeno. La selección de una célula B o de una célula T por un antígeno activa al linfocito, estimulándolo para que se divida muchas veces y se diferencie formando dos clones de células hijas. Un clon consiste en un gran número de **células efectoras** de vida corta que combaten al mismo antígeno. La naturaleza y función de las células efectoras dependen de si el linfocito seleccionado es una célula T *helper*, una célula T citotóxica o una célula B. El otro clon se compone de **células de memoria**, células de vida larga que llevan receptores específicos para el mismo agente inductor.

Esta clonación de linfocitos llevada a cabo por el antígeno se llama **selección clonal (fig. 43-12)**. El concepto de selección clonal es tan fundamental para comprender la inmunidad adquirida, que vale la pena volver a formularlo: cada antígeno al unirse a receptores específicos, activa de modo selectivo una fracción diminuta de células del conjunto de linfocitos del organismo; este número más o menos pequeño de células selectas da lugar a clones de miles de células, todas ellas específicas para ese antígeno, y dedicadas a eliminarlo.

La proliferación selectiva y la diferenciación de los linfocitos que ocurre la primera vez que el cuerpo se expone a un antíge-



Las moléculas de antígeno se unen a los receptores de antígenos de sólo una de las tres células B que se muestran.

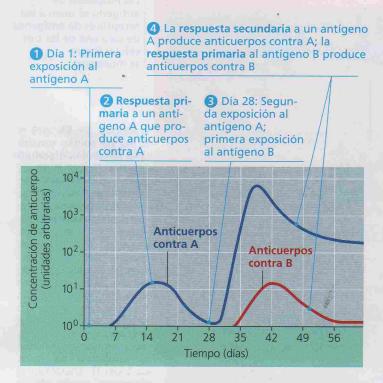
La célula B seleccionada prolifera formando un clon de células idénticas que llevan receptores para el antígeno seleccionado.

Algunas células en proliferación se desarrollan formando células plasmáticas de vida corta que secretan anticuerpos específicos para el antígeno.

▲ Fig. 43-12. Selección clonal de las células B. Una célula B es seleccionada por un antígeno para proliferar y diferenciarse dando células B de memoria y células plasmáticas secretoras de anticuerpos. Todas las células B cuyos receptores tienen una especificidad diferente (indicada por formas y colores diferentes) no responden a este antígeno. Los linfocitos T sufren un proceso similar, generando células T de memoria y células T efectoras.

no particular representa la respuesta inmunitaria primaria. En la respuesta primaria, la respuesta efectora máxima no se produce hasta 10 a 17 días después de la exposición inicial al antígeno. Durante este tiempo, las células B seleccionadas generan células B efectoras secretoras de anticuerpos, llamadas células plasmáticas, y las células T seleccionadas se activan a sus formas efectoras que tienen funciones distintas (analizadas en la siguiente sección). Mientras que estas células efectoras se desarrollan, un individuo atacado puede enfermarse. Por último, los síntomas de la enfermedad disminuyen y desaparecen a medida que los anticuerpos y las células T efectoras eliminan el antígeno del organismo. Si un individuo se expone de nuevo al mismo antígeno, la respuesta es más rápida (generalmente, solo tarda entre 2 y 7 días), de mayor magnitud y más prolongada. Ésta es la respuesta inmunitaria secundaria. Las medidas de las concentraciones de anticuerpo en plasma a lo largo del tiempo muestran con claridad la diferencia entre la respuesta inmunitaria primaria y secundaria (fig. 43-13). Además de ser más numerosos, los anticuerpos producidos en la respuesta secundaria tienden a tener mayor afinidad por el antígeno que aquellos secretados en la respuesta primaria.

La capacidad del sistema inmunitario para generar respuestas inmunitarias secundarias, llamadas *memoria inmunológica*, depende de los clones de células de memoria T y B de vida larga, generadas después de la exposición inicial al antígeno. Estas células de memoria proliferan y se diferencian con rapidez cuando después entran en contacto con el mismo antígeno. La protección a largo plazo desarrollada después de la exposición a un patógeno fue reconocida hace 2 400 años por Tucídides de Atenas, quien describió que los enfermos y los moribundos por la peste eran cuidados por otros que se habían recuperado "porque nadie era atacado por segunda vez".



▲ Fig. 43-13. Especificidad de la memoria inmunológica. Las células de memoria de vida larga, generadas en la respuesta primaria a un antígeno A, dan lugar a una respuesta secundaria aumentada al mismo antígeno, pero no afectan la respuesta primaria a un antígeno diferente (B).

Evaluación de conceptos



- 1. Dibuje un receptor de una célula B y marque lo siguiente: cadenas ligeras, cadenas pesadas, puentes disulfuro, regiones variables (V), regiones constantes (C), sitios de unión al antígeno, región transmembrana y colas citoplásmicas. ¿De qué manera difiere la estructura de un anticuerpo secretado?
- **2.** ¿Cuál es la principal diferencia en los tipos de antígenos unidos por los receptores de las células B y los receptores de las células T?
- **3.** Considere el proceso de selección clonal de las células B que se muestra en la figura 43-12. ¿De qué manera demuestra este proceso tanto la especificidad como la memoria de la inmunidad adquirida?
- 4. Un gen de inmunoglobulina de cadena ligera se compone de 40 segmentos génicos *V* y 5 segmentos génicos *J* y un gen de cadena pesada se compone de 51 segmentos génicos *V*, 6 segmentos génicos *J* y otro conjunto de segmentos génicos *D*, de los cuales hay 27. ¿Cuántas especificidades de unión al antígeno diferentes pueden generar-se con los ordenamientos *V-J* y *V-D-J* ?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 43-3

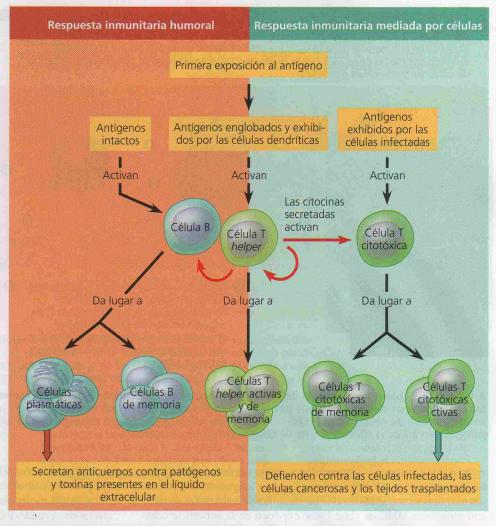
La inmunidad humoral y la inmunidad mediada por células defienden al organismo de diferentes tipos de amenazas

Las evidencias iniciales de que las sustancias del plasma sanguíneo y de la linfa desempeñan un papel en la inmunidad adquirida proceden de experimentos llevados a cabo cerca de finales del siglo XIX. Los investigadores transladaron estos líquidos (llamados hace mucho tiempo humores) desde un animal que se había recuperado de una infección por un microorganismo particular a otro animal que no había sido expuesto a ese microorganismo. Luego, cuando el segundo animal era infectado por el mismo microorganismo, no se enfermaba. Los investigadores habían trasladado de un animal al otro lo que ahora sabemos que eran anticuerpos secretados. También encontraron que la inmunidad frente a ciertas infecciones podían transmitirse sólo si se transferían ciertas células, con posterioridad identificadas como células T citotóxicas.

Éstos y muchos otros estudios llevaron a la comprensión actual de que la inmunidad adquirida incluye dos ramas. La respuesta inmunitaria humoral implica la activación y selección clonal de las células B, dando como resultado la producción de anticuerpos secretados que circulan en la sangre y en la linfa. La respuesta inmunitaria mediada por células implica la activación y selección clonal de las células T citotóxicas que, de modo directo, destruyen ciertas células efectoras.

La **figura 43-14** resume los papeles de los distintos participantes en las respuestas inmunitarias adquiridas. Resulta esencial para esta red de interacciones celulares, la **célula T** *helper* o co-

▶ Fig. 43-14. Panorama general de la respuesta inmunitaria adquirida. La estimulación de las células T helper por un antígeno, por lo general, requiere contacto directo entre una célula dendrítica y una célula T helper en una respuesta primaria (que se muestra aquí) o entre un macrófago y una célula T de memoria en una respuesta secundaria (no se muestra). Una vez activada, la célula T helper estimula la respuesta humoral en forma directa, al contactar con las células B y en forma indirecta al secretar citocinas. Una célula T helper activada estimula la respuesta mediada por células de forma indirecta por medio de las citocinas.



laboradora, que responde a los antígenos peptídicos exhibidos en las células presentadoras del antígeno y, a su vez, estimula la activación de las células B cercanas y de las células T citotóxicas. Completemos ahora los detalles de este mapa de ruta y examinemos de qué manera cada parte de la respuesta inmune adquirida defiende contra los tipos particulares de agresiones.

Células T helper: una respuesta a casi todos los antígenos

Cuando una célula T helper se encuentra con un complejo molécula MHC de clase II–antígeno en una célula presentadora del antígeno y lo reconoce, la célula T helper prolifera y se diferencia para dar un clon de células T helper activadas y células T helper de memoria. Una proteína de superficie llamada CD4, presente en la mayoría de las células T helper, se une con la molécula MHC de clase II. Esta interacción ayuda a mantener a la célula T helper y a la célula presentadora del antígeno juntas, mientras que procede la activación de la célula T helper.

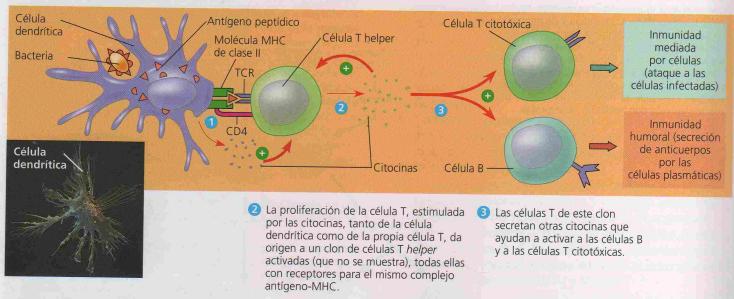
Las células T helper activadas secretan varias citocinas diferentes que estimulan a otros linfocitos, promoviendo, por lo tanto, la respuesta humoral y la mediada por células. Las células T helper también están sujetas a la regulación por citocinas. Por ejemplo, cuando una célula dendrítica presenta un antígeno a una célula T helper, la célula dendrítica se estimula para secretar citoci-

nas que, junto con un antígeno, estimularán a la célula T helper para producir su propio grupo de citocinas.

Como usted ya sabe, las moléculas MHC de clase II reconocidas por las células T helper se encuentran, ante todo, en la superficie de las células dendríticas, macrófagos y células B. Las células dendríticas son bastante efectivas para presentar los antígenos a células T helper vírgenes, llamadas, de este modo, porque no han detectado ningún antígeno con anterioridad. En otras palabras, las células dendríticas son importantes para desencadenar una respuesta inmunitaria primaria. Las células dendríticas se localizan en la epidermis y en muchos otros tejidos donde capturan antígenos de manera eficaz. Luego migran desde el sitio de la infección hasta varios tejidos linfoides donde presentan antígenos por medio de moléculas MHC de clase II, a células T helper (fig. 43-15). Los macrófagos desempeñan un papel esencial, al iniciar una respuesta inmunitaria secundaria, presentando los antígenos a las células T helper de memoria, mientras que las células B, primero presentan antígenos a las células T helper durante el transcurso de la respuesta humoral.

Las células T citotóxicas: una respuesta a las células infectadas y a las células cancerosas

Las células T citotóxicas, efectoras de la inmunidad mediada por células, eliminan a las células del organismo infectadas por 1 Después de que una célula dendrítica engloba y degrada a una bacteria, exhibe fragmentos del antígeno bacteriano (péptidos) formando complejos con una molécula MHC de clase II presente en la superficie de la célula. Una célula T helper específica se une al complejo exhibido por medio de su TCR con la ayuda de CD4. Esta interacción promueve la secreción de citocinas por la célula dendrítica.



▲ Fig. 43-15. El papel fundamental de las células T helper en la respuesta inmunitaria humoral y la respuesta inmunitaria mediada por células. La MEB de una célula dendrítica muestra sus largas extensiones ramificadas que recuerdan a las dendritas de una célula nerviosa. Las células dendríticas son las principales células presentadoras de antígeno, durante la respuesta primaria a un antígeno. TCR = receptor de célula T. ♣ indica estimulación.

virus u otros patógenos intracelulares, como también a las células cancerosas y a las células trasplantadas. Los fragmentos de proteínas extrañas sintetizados en células efectoras de este tipo se asocian con moléculas MHC de clase I y se exponen en la superficie celular, donde pueden ser reconocidas por las células T citotóxicas. Una proteína de superficie llamada CD8, presente en la mayor parte de las células T citotóxicas, incrementa en gran medida la interacción entre una célula efectora y una célula T citotóxica. La unión de CD8 al lado de una molécula MHC de clase I, ayuda a que ambas células se mantengan en contacto durante la activación de la célula T citotóxica. Así, el papel de las moléculas MHC de clase I y CD8 es similar al de las moléculas MHC de clase II y las CD4, excepto que los tipos celulares implicados son diferentes.

Cuando una célula T citotóxica es seleccionada por la unión a los complejos de molécula MHC de clase I-antígeno, en una célula infectada del organismo, la célula T citotóxica se activa y se diferencia en una célula natural killer activa. Las citocinas secretadas desde las células T helper cercanas promueven esta activación. Luego, la célula T citotóxica activada secreta, proteínas que actúan sobre la célula infectada unida, llevándola a su destrucción (fig. 43-16). La muerte de la célula infectada no sólo priva al patógeno de un lugar para reproducirse, sino que también lo expone a anticuerpos circulantes, que lo marcan para su eliminación. Después de destruir una célula infectada, la célula T citotóxica puede moverse y eliminar otras células infectadas con el mismo patógeno.

Del mismo modo, las células T citotóxicas defienden al organismo de los tumores malignos. Puesto que las células tumorales llevan moléculas características (antígenos tumorales) que no están presentes en las células normales del organismo, el sistema inmunitario las identifica como extrañas. Las moléculas MHC de clase I presentes en una célula tumoral muestran fragmentos

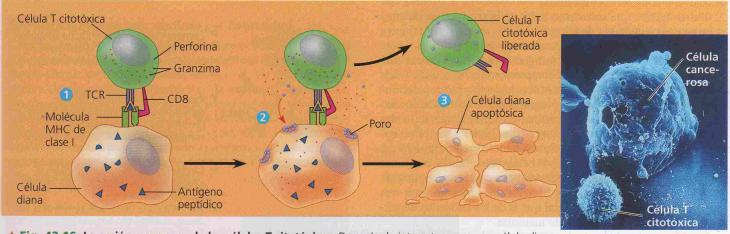
de antígenos tumorales a las células T citotóxicas. Ciertos cánceres y virus (como el virus Epstein-Barr) reducen activamente el número de moléculas MHC de clase I presentes en las células afectadas, ayudándolas a escapar de la detección por las células T citotóxicas. Sin embargo, el organismo tiene una defensa de apoyo: las células natural killer (NK), parte de las defensas inespecíficas, innatas del organismo, que pueden inducir la apoptosis de las células infectadas por virus y las células neoplásicas.

Las células B: una respuesta a los patógenos extracelulares

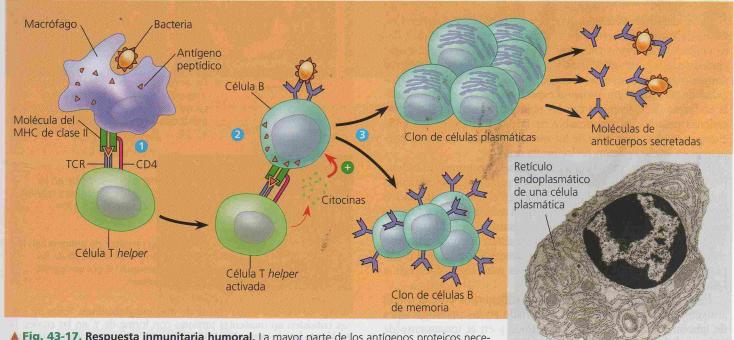
Por lo general, los antígenos que generan una respuesta inmunitaria humoral son proteínas y polisacáridos presentes en la superficie de las bacterias, tejido trasplantado no compatible o glóbulos rojos transfundidos. Además, en algunas personas, las proteínas de algunas sustancias extrañas, como el polen o el veneno de las abejas, actúan como antígenos que inducen una respuesta alérgica o hipersensible, de tipo humoral.

La **figura 43-17** muestra los acontecimientos que se producen en una respuesta humoral a una proteína antigénica típica. La activación de las células B está auxiliada por las citocinas secretadas por las células T *helper* activadas por el mismo antígeno. Estimulada tanto por un antígeno como por las citocinas, la célula B prolifera y se diferencia para dar un clon de células plasmáticas secretoras de anticuerpos y un clon de células B de memoria. Cuando un antígeno se une en primer lugar a los receptores presentes en la superficie de una célula B, la célula incorpora unas pocas moléculas extrañas por endocitosis mediada por el receptor. En un proceso similar a la presentación del antígeno efectuada por los macrófagos y células dendríticas, la célula B

- 1 Una célula T citotóxica específica se une a un complejo antígeno-MHC de clase I presente en una célula diana por medio de su TCR con la ayuda de CD8. Esta interacción, junto con las citocinas de las células T helper, ayuda a la activación de las células citotóxicas.
 - 2 La célula T activada libera moléculas de perforina, que forman poros en la membrana de la célula diana y enzimas proteolíticas (granzimas), que entran en la célula diana por endocitosis.
- 3 Las granzimas inician la apoptosis dentro de las células diana provocando la fragmentación del núcleo, la liberación de pequeños cuerpos apoptósicos, y por último, la muerte celular. La célula T citotóxica liberada puede atacar a otras células diana.



- ▲ Fig. 43-16. La acción supresora de las células T citotóxicas. Después de interactuar con una célula diana, como una célula del organismo infectada o una célula cancerosa, la célula T citotóxica activada libera perforinas y enzimas proteolíticas (granzimas) que promueven la muerte de la célula diana. La MEB coloreada muestra una célula cancerosa con un poro inducido por la perforina en las etapas iniciales de la apoptosis. TCR = receptor de la célula T.
- 1 Después que un macrófago engloba y degrada a una bacteria, exhibe el antígeno peptídico que forma complejo con una molécula MHC de clase II. Una célula T *helper* que reconoce el complejo exhibido se activa con ayuda de citocinas secretadas por el macrófago, formando un clon de células T *helper* activadas (no se muestran).
- Una célula B que ha incorporado y degradado a la misma bacteria exhibe complejos antígeno péptido-MHC de clase II. Una célula T helper activada que lleva receptores específicos para el antígeno exhibido se une a la célula B. Esta interacción, con ayuda de las citocinas provenientes de la célula T, activa a la célula B.
- 3 La célula B activada prolifera y se diferencia en células B de memoria y células plasmáticas secretoras de anticuerpos. Los anticuerpos secretados son específicos para el mismo antígeno bacteriano que inició la respuesta.



▲ Fig. 43-17. Respuesta inmunitaria humoral. La mayor parte de los antígenos proteicos necesitan las células T helper activadas para que se produzca una respuesta humoral. Un macrófago (como se muestra aquí) o una célula dendrítica pueden activar a las células T helper. La MEB de una célula plasmática revela la presencia de abundante retículo endoplásmico, característica común de las células dedicadas a fabricar proteínas para la secreción. TCR = receptor de célula T. ♣ indica estimulación.

presenta fragmentos antigénicos a una célula T helper. Esto logra el contacto directo, célula a célula, que es fundamental para la activación de la célula B (véase el paso 2 de la figura 43-17). Sin embargo, un macrófago o una célula dendrítica pueden presentar fragmentos peptídicos de una gran variedad de antígenos, mientras que una célula B internaliza y presenta sólo el antígeno al cual se une de forma específica.

Los antígenos que solamente inducen la producción de anticuerpos solo con ayuda de las células T helper, como se muestra en la figura 43-17, se conocen como antígenos dependientes de células T. Sin embargo, algunos antígenos pueden provocar una respuesta en las células B sin el compromiso de las células T helper. Estos antígenos independientes son los polisacáridos de muchas cápsulas bacterianas y las proteínas que constituyen los flagelos de las bacterias. Aparentemente, las subunidades repetidas de estas moléculas se unen de forma simultánea a varios receptores antigénicos en una sola célula B, con lo cual proporcionan suficiente estímulo para activar a la célula sin ayuda de citocinas. La respuesta a los antígenos independientes es muy importante para la defensa contra muchas bacterias. Si embargo, esta respuesta por lo general es más débil que la de los antígenos dependientes, y no genera células B de memoria.

La mayor parte de los antígenos reconocidos por las células B contienen múltiples epitopos. Por esta razón, la exposición a un solo antígeno casi siempre estimula una variedad de células B diferentes, cada una de las cuales da origen a un clon de miles de células plasmáticas. Todas las células plasmáticas presentes en un clon secretan anticuerpos específicos para el epitopo que provocó su producción. Cada célula plasmática secreta alrededor de 2 000 moléculas de anticuerpo por segundo durante su período de vida de 4 a 5 días. Luego, analizaremos con mayor detalle los anticuerpos y la manera en que participan en la eliminación de los antígenos.

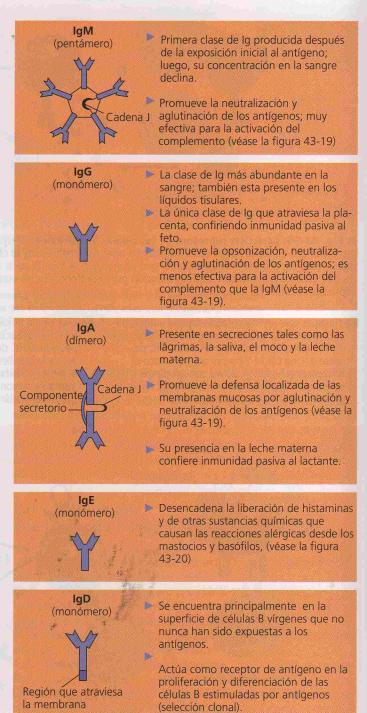
Clases de anticuerpos

Un anticuerpo secretado tiene la misma estructura general en forma de Y que un receptor de una célula B (véase fig. 43-8a), pero carece de la región transmembrana que debería mantenerlo anclado a la membrana plasmática. Aunque los sitios de unión al antígeno presentes en el anticuerpo son responsables de su capacidad de identificar un antígeno específico, la cola de la molécula en forma de Y, formada por las regiones constantes (C) de las cadenas pesadas, es responsable de la distribución de los anticuerpos en el organismo y de los mecanismos por los cuales participan en la eliminación de los antígenos.

Hay cinco tipos principales de regiones constantes de cadena pesada y éstas determinan cinco clases principales de anticuerpos. Los nombres de las clases se basan en el término alternativo para anticuerpo, inmunoglobulina (Ig). Las estructuras y funciones de estas clases de anticuerpos se resumen en la **figura 43-18**. Obsérvese que hay dos clases que existen de modo primario como polímeros de la molécula de anticuerpo básica: IgM como pentámero e IgA como dímero. Las otras tres clases –IgG, IgE, e IgD– existen solo como monómeros.

El poder de la especificidad de los anticuerpos y de la unión antígeno-anticuerpo ha sido aprovechado en las investigaciones de laboratorio, en el diagnóstico clínico y en el tratamiento de enfermedades. Algunos de estos anticuerpos son *policlonales*: son los productos de muchos clones diferentes de células B, cada uno de los cuales es específico para un epitopo distinto. Los anticuerpos producidos en el organismo después de la exposición a un antígeno microbiano son policlonales. Por el contrario, otros an-

ticuerpos son *monoclonales*: se preparan a partir de un clon único de células B que crecen en cultivo. Todos los **anticuerpos monoclonales** producidos por un cultivo de este tipo son idénticos y específicos para el mismo epitopo presente en un antígeno. Tanto en la investigación básica como en las aplicaciones médicas, los anticuerpos monoclonales son particularmente útiles pa-



▲ Fig. 43-18. Las cinco clases de inmunoglobulinas. Todas las clases consisten en moléculas similares con forma de Y, en las cuales, la región de la cola determina la distribución y funciones características de cada clase. Los anticuerpos IgM e IgA contienen una cadena J (no relacionada con el segmento génico J) que ayuda a mantener juntas las subunidades monoméricas. Cuando un anticuerpo IgA se secreta a través de una membrana mucosa, adquiere un componente secretor que lo protege de la hidrólisis enzimática.

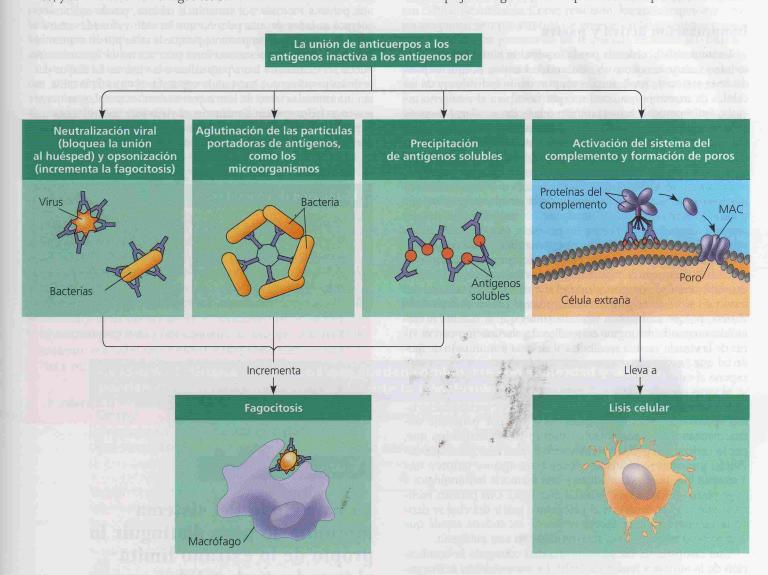
ra señalar moléculas específicas. Por ejemplo, ciertos tipos de cáncer se tratan con anticuerpos monoclonales específicos para tumores unidos a moléculas de toxinas. Los anticuerpos unidos a las toxinas llevan a cabo una misión precisa de búsqueda y destrucción, uniéndose de de forma selectiva a las células tumorales y eliminándolas.

Eliminación de antígenos mediada por anticuerpos

La unión de anticuerpos a los antígenos constituye la base de algunos mecanismos de eliminación antigénica (fig. 43-19). En el más simple de ellos, la *neutralización viral*, los anticuerpos se unen a ciertas proteínas presentes en la superficie de un virus, bloqueando de este modo la capacidad del virus de infectar una célula huésped. Del mismo modo, los anticuerpos pueden unirse a una bacteria patógena, cubriendo gran parte de la superficie bacteriana. En un proceso llamado *opsonización*, los anticuerpos unidos aumentan la adhesión del macrófago a los microorganismos, y así incrementar la fagocitosis.

La aglutinación (agregado) de bacterias o virus mediada por anticuerpos forma unos agregados que pueden ser fagocitados con rapidez por los macrófagos. La aglutinación es posible porque cada molécula de anticuerpo tiene al menos dos sitios de unión para el antígeno, que pueden unirse a epitopos idénticos sobre células bacterianas o partículas virales diferentes, uniéndolas. Debido a su estructura pentamérica, los anticuerpos IgM pueden mantener unidos cinco o más virus o bacterias (como se muestra en la figura 43-19). En el proceso similar de precipitación, los anticuerpos entrecruzan moléculas de antígenos solubles disueltas en los líquidos corporales, formando agregados inmóviles que son eliminados por los fagocitos.

Como usted ya ha aprendido en este capítulo, algunas sustancias presentes en la superficie de muchos microorganismos activan el sistema del complemento como parte de las defensas innatas del huésped. El sistema del complemento también participa en la eliminación mediada por anticuerpos de microorganismos y de células corporales trasplantadas. En este caso, la unión de complejos antígeno-anticuerpo sobre la superficie de un mi-



▲ Fig. 43-19. Mecanismos mediados por los anticuerpos en la eliminación de los antígenos. La unión de los anticuerpos a los antígenos marca a los microbios, partículas extrañas y antígenos solubles, para ser inactivados o destruidos. Después de la activación del sistema del complemento, el complejo de ataque a la membrana (MAC) forma poros en las células extrañas. Los poros permiten que los iones y el agua penetran en las células, provocando su dilatación y su lisis.

croorganismo o una célula extraña a una de las proteínas del complemento, desencadena una cascada en la cual cada componente activa al siguiente. En el último paso, las proteínas del complemento activadas generan un complejo de ataque a la membrana (MAC) que forma un poro en ella. Los iones y el agua entran en la célula haciendo que ésta se hinche y se produzca su lisis (véase la figura 43-19 a la derecha). Al activarse como parte de las defensas innatas o adquiridas, la cascada del complemento da como resultado la lisis microbiana y produce proteínas activadas del complemento que promueven también la inflamación o estimulan la fagocitosis.

Como vimos en la figura 43-19, los anticuerpos promueven la fagocitosis de varias formas. Recuerde que la fagocitosis permite que los macrófagos y las células dendríticas presenten antígenos a las células T *helper* y las estimulen; éstas a su vez estimularán a las células B, cuyos antícuerpos contribuyen a la fagocitosis. Esta retroalimentación positiva entre los sistemas inmunes innato y adquirido contribuye a dar una respuesta coordinada y efectiva a

la infección.

Inmunización activa y pasiva

La inmunidad conferida por la exposición natural a un agente infeccioso se conoce como **inmunidad activa** porque depende de la acción de los linfocitos propios de un individuo y de las células de memoria resultantes, específicas para el patógeno invasor. La inmunidad activa también puede desarrollarse después de la **inmunización**, con frecuencia llamada **vacunación** (del latín *vacca*, vaca). La primera vacuna se obtuvo del virus que causaba la viruela vacuna, una enfermedad leve generalmente presente, en vacas, pero en algunas ocasiones en los seres humanos.

A finales de 1700, el médico inglés Edward Jenner observó que los vaqueros que habían contraído la viruela vacuna con anterioridad eran resistentes a una infección posterior por viruela, una enfermedad desfigurante y, en potencia, mortal. En 1796, en su famoso experimento, Jenner rasguñó a un niño de un granjero con una aguja contaminada con líquido que contenía virus de una lesión de una ordeñadora que tenía viruela vacuna. Cuando el niño se expuso con posterioridad al virus de la viruela, no enfermó. El virus de la viruela vacuna protege contra el virus de la viruela, porque ambos son tan semejantes que el sistema inmunitario no puede distinguir entre ellos. La vacunación con el virus de la viruela vacuna sensibiliza al sistema inmunitario de modo tal que éste puede reaccionar de forma vigorosa si después se expone al virus de la viruela.

Las vacunas modernas están compuestas por toxinas bacterianas inactivadas, microorganismos muertos, por partes de microorganismos, micoorganismos viables pero debilitados que,
por lo general, no provocan enfermedad, e incluso genes que codifican proteínas microbianas. Todos estos agentes inducen una
respuesta inmunitaria inmediata y una memoria inmunológica a
largo plazo (gracias a las células de memoria). Una persona vacunada que se encuentra con el patógeno a partir del cual se derivó la vacuna, tendrá la misma respuesta secundaria rápida que
una persona infectada con anterioridad con este patógeno.

Una campaña de vacunación mundial consiguió la erradicación de la viruela a finales de 1970. La inmunización activa sistemática de los bebés y niños ha reducido notablemente la incidencia de otras enfermedades infecciosas, como la poliomielitis, el sarampión y la tos ferina, en los países en desarrollo. Por desgracia, no todos los agentes infecciosos se controlan con facilidad por medio de la vacunación. Por ejemplo, el surgimiento de nue-

vas cepas de patógenos con antígenos de superficie apenas modificados, complica el desarrollo de vacunas contra algunos microorganismos, como el parásito que causa el paludismo.

La inmunidad también puede conseguirse transmitiendo anticuerpos de un individuo inmune frente a un agente infeccioso a otro que no lo es. Esto se denomina **inmunidad pasiva** porque no se debe a la acción de las células B y T del receptor. En su lugar, los anticuerpos transferidos están listos para colaborar inmediatamente con la destrucción de cualquier microorganismo para el cual resulten específicos. La inmunidad pasiva proporciona protección inmediata, pero persiste solo mientras duren los anticuerpos transferidos (de unas pocas semanas a unos pocos meses). La inmunización pasiva ocurre de modo natural cuando los anticuerpos IgG de una mujer embarazada atraviesan la placenta y llegan al feto. Además, los anticuerpos IgA pasan de la madre al hijo en la leche. Estos anticuerpos ayudan a proteger al bebé de la infección mientras el sistema inmunitario del recién nacido está madurando.

En la inmunización pasiva artificial, los anticuerpos de un animal inmune se inyectan en un animal no inmune. Por ejemplo, una persona mordida por un animal rabioso, puede recibir anticuerpos aislados de otra persona que ha sido vacunada contra la rabia. Esta medida es importante porque la rabia puede avanzar rápidamente y la respuesta necesaria para activar la inmunización puede ser demasiado lenta para salvar a la víctima. La mayor parte de las personas que han estado expuestas al virus de la rabia, están inmunizadas tanto de forma pasiva como activa. Los anticuerpos inyectados ayudan a mantener al virus bajo control hasta que se produce la respuesta inmunitaria propia de la víctima, inducida por la inmunización activa y por la infección en sí misma.

Evaluación de conceptos 4



- 1. Describa el papel principal de cada uno de los siguientes tipos celulares, una vez que se ha activado con antígenos y citocina: célula T *helper*, célula T citotóxica y célula B.
- 2. ¿Qué células y funciones podrían ser deficientes en un niño nacido sin timo?
- 3. Analice la forma en que los anticuerpos ayudan a protegernos de las infecciones o de los efectos de la infección.
- 4. Explique por qué la inmunización pasiva proporciona la protección a corto plazo, frente a una infección, mientras que la inmunización activa proporciona protección a largo plazo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 43-4

La capacidad del sistema inmunitario para distinguir lo propio de lo extraño limita el trasplante de tejidos

Además de distinguir entre las células propias del organismo y los patógenos invasores, el sistema inmunitario puede desencadenar una guerra contra células de otros individuos. Por ejem-

plo, la piel trasplantada de una persona a otra que no es idéntica desde el punto de vista genético, estará sana, durante al menos una semana, pero luego será destruida (rechazada) por el sistema inmunitario del receptor (es interesante, sin embargo, que una mujer embarazada no rechaza al feto como tejido no propio. Se supone que la estructura de la placenta –que se describe en el capítulo 46— es clave para esta tolerancia). Tenga en mente que la reacción hostil del cuerpo a una transfusión de sangre incompatible o a un trasplante de otros tejidos, u órganos completos incompatibles, no es una enfermedad del sistema inmunitario, sino la reacción normal de un sistema inmunitario sano expuesto a antígenos extraños.

Grupos sanguíneos y transfusiones

En el capítulo 14 analizamos la genética de los grupos sanguíneos ABO en los seres humanos. Recuerde que los glóbulos rojos de tipo A tienen moléculas de antígeno A en su superficie. El antígeno A puede reconocerse como extraño si se pone en el cuerpo de otra persona. Igualmente similar, el antígeno B se encuentra en los glóbulos rojos tipo B, ¡y los antígenos A y B están presentes en los glóbulos rojos de tipo AB; sin embargo, no se encuentra ningún antígeno en los glóbulos rojos de tipo 0 (véase el cuadro 14-2).

Los individuos con sangre del tipo A, por supuesto, no producen anticuerpos contra el antígeno A, porque son autotolerantes. Sin embargo, estos individuos *tienen* anticuerpos circulantes contra el antígeno B, jaun cuando nunca hayan sido expuestos al tipo sanguíneo B!. A usted podrá resultarle curioso que existan en el cuerpo anticuerpos contra los antígenos de un grupo sanguíneo extraño, aun en ausencia de la exposición a glóbulos rojos no propios. La explicación es que estos anticuerpos surgen en respuesta a bacterias que son habitantes normales del organismo y tienen epitopos muy similares a los antígenos del grupo sanguíneo.

Por ejemplo, una persona con sangre de tipo A sintetiza anticuerpos contra epitopos bacterianos similares al antígeno B, al que el sistema inmunitario considera extraño, pero no sintetiza anticuerpos contra los epitopos bacterianos semejantes al antígeno A, que el sistema inmunitario reconoce como propio. Los anticuerpos anti-B preexistentes en un individuo que tiene un grupo sanguíneo de tipo A, provocarán una reacción inmediata y devastadora a una transfusión si la persona recibe una transfusión con sangre de tipo B. Esta reacción implica la lisis de los glóbulos rojos transfundidos,

que puede producir escalofríos, fiebre, shock y alteración de la función renal. Lo mismo ocurrirá con los anticuerpos anti-A, si se dona sangre de tipo B que puede actuar contra los glóbulos rojos tipo A del receptor. Esta última reacción puede ser minimizada centrifugando la sangre y transfundiendo sólo las células, de modo que no se transfieran los anticuerpos de la fracción líquida de la sangre del donante.

En el **cuadro 43-1** se muestran las combinaciones del receptor y donante (hematocrito) que resultan seguras y las que dan como resultado reacciones a la transfusión. Nótese que la columna sombreada en color azul indica que una persona con sangre AB puede recibir con seguridad sangre de cualquier tipo (por lo que se considera como "receptor universal"). La columna sombreada en verde indica que una persona con el grupo sanguíneo 0 puede donar sangre con seguridad a cualquier receptor (por lo que se conoce como "donante universal").

Los antígenos de los grupos sanguíneos y los epitopos bacterianos relacionados con ellos son polisacáridos. Estos polisacáridos antigénicos producen respuestas inmunes en las cuales no se generan células de memoria. Como resultado, los anticuerpos anti-grupo sanguíneo siempre son IgM (se generan en las respuestas primarias) y no IgG (se generan en las respuestas secundarias). Esto resulta beneficioso durante el embarazo porque la IgM no atraviesa la placenta y no se produce daño al feto de un tipo sanguíneo que no sea compatible con el de su madre. Sin embargo, otro antígeno de los glóbulos rojos, el **factor Rh**, puede causar problemas en el feto. Como antígeno proteico, el factor Rh induce respuestas inmunitarias en las cuales se generan células de memoria. La exposición posterior de estas células de memoria al factor Rh lleva a la producción de anticuerpos anti-Rh que son de tipo IgG.

Puede presentarse una situación peligrosa cuando una madre que es Rh negativa (carece del factor Rh) gesta un feto Rh positivo, que ha heredado este factor de su padre. Si pequeñas cantidades de sangre fetal atraviesan la placenta, lo cual puede ocurrir en etapas tardías del embarazo o durante el parto, la madre desarrolla una respuesta humoral contra el factor Rh. El peligro mayor existe en gestaciones posteriores con fetos Rh positivos, porque las células de memoria específicas para el Rh de la madre se exponen al factor Rh del feto. Estas células B producen anticuerpos IgG anti-Rh, que pueden atravesar la placenta y destruir los glóbulos rojos del feto. Para evitar esto, se inyectan a la madre anticuerpos anti-Rh alrededor del séptimo mes de gestación y, de nuevo, inmediatamente des-

Cuadro 43-1. Grupos sanguíneos que pueden	combinarse con seguridad y que no
pueden combinarse con seguridad durante la	a transfusión*

Grupo sanguíneo del receptor	Anticuerpos en la sangre del receptor	Presencia (+) o ausencia (-) de reacción de transfusión: Grupo sanguíneo donado (células centrifugadas)				
			Α	В	AB	0
A	Anti-B			+	+	
В	Anti-A		+	10-5	+ +	
AB	No anti-A o no anti-B		Te in			
0	Anti-A y anti-B		+	+	+	

pués de dar a luz un bebé Rh positivo. Ella resulta, en efecto, inmunizada de modo pasivo (artificial) para eliminar cualquier glóbulo rojo portador de Rh que atraviese la placenta antes de que su propio sistema inmunitario responda a él y genere células de memoria inmunológica que dañarían a los futuros bebés Rh positivos.

Trasplantes de órganos y tejidos

Las moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) son responsables de estimular la respuesta inmunitaria que lleva al rechazo de trasplantes de tejidos, órganos o injertos. Como usted verá más adelante, el polimorfismo del MHC garantiza que dos personas, a excepción de los gemelos idénticos, no tengan el mismo conjunto de moléculas de MHC. De esta forma, se genera una reacción de rechazo en la gran mayoría de los receptores de injertos y trasplantes porque, al menos algunas moléculas MHC presentes en el tejido donado, son extrañas para el receptor. No hay peligro de rechazo si el donante y el receptor son gemelos idénticos, o si se injerta tejido de una parte del individuo a otra parte de la misma persona. Para reducir al mínimo el grado de rechazo en trasplantes no idénticos, se han hecho intentos para emplear tejidos de donantes que lleven moléculas del MHC que concuerden lo más posible con las del receptor. Además, el receptor toma medicamentos que suprimen las respuestas inmunitarias. Sin embargo, estos medicamentos pueden hacerle más susceptible a infecciones y a la aparición de cáncer a lo largo del tratamiento.

En un trasplante de médula ósea, el propio injerto, en lugar del receptor, es la fuente potencial del rechazo inmunológico. Los trasplantes de médula ósea se emplean para tratar la leucemia y otros cánceres, y también varias enfermedades hematológicas (de los glóbulos rojos). Como en cualquier trasplante, el MHC del donante y del receptor se hacen coincidir lo más posible. Antes de recibir la médula ósea trasplantada, los receptores típicamente son irradiados para eliminar sus propias células de la médula ósea, incluyendo cualquier célula anómala. Este tratamiento aniquila de modo efectivo el sistema inmunitario del receptor, dejando pocas oportunidades para el rechazo de los injertos. Sin embargo, el gran peligro en el trasplante de médula ósea es que los linfocitos de la médula donada reaccionen contra el receptor. Esta reacción del injerto contra el huésped se ve limitada si las moléculas MHC del donante y del receptor guardan buena concordancia. Los programas de donación de médula ósea de todo el mundo buscan de modo permanente voluntarios; dada la gran variabilidad del MHC resulta esencial contar con un conjunto diverso de donantes potenciales.

Evaluación de conceptos



- 1. Explique por qué una persona que tiene sangre del grupo AB se considera un receptor de sangre universal.
- 2. En el trasplante de médula ósea, ¿hay peligro de una reacción injerto contra el huésped? ¿Por qué esta reacción es particular del trasplante de médula ósea?
- 3. Los pacientes con quemaduras graves, por lo general, deben recibir muchos injertos de piel. ¿Cuál es la ventaja de emplear piel de una parte no quemada para del propio paciente (un autoinjerto) en lugar de emplear piel de otra persona?

Véase las respuestas en el Apéndice A

Concepto 43-5

Las respuestas inmunitarias exageradas, autodirigidas o disminuidas pueden ocasionar enfermedades

La interacción de los linfocitos con sustancias extrañas, entre ellos y con otras células del organismo proporciona una protección extraordinaria contra muchos patógenos. Sin embargo, si este delicado equilibrio se ve alterado por una función errónea del sistema inmunitario, los efectos sobre el individuo pueden variar desde un problema leve, como en el caso de algunas alergias, a las consecuencias graves y con frecuencia mortales, de ciertas enfermedades autoinmunitarias y de la inmunodeficiencia.

Alergias

Las alergias son respuestas exageradas (hipersensibles) a algunos antígenos llamados *alergenos*. Una hipótesis formulada para explicar el origen de las alergias es que son residuos evolutivos de la respuesta del sistema inmunitario a los gusanos parásitos. El mecanismo humoral que combate a los gusanos es similar a la respuesta alérgica que provocan algunas enfermedades como la fiebre del heno y el asma alérgica.

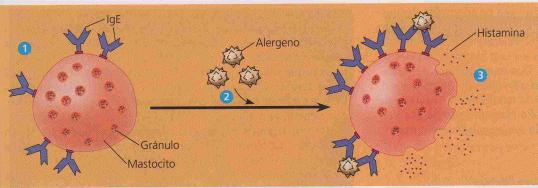
En las alergias más comunes participan anticuerpos de la clase IgE (véase la fig. 43-18). La fiebre del heno, por ejemplo, se produce cuando las células plasmáticas secretan anticuerpos IgE específicos contra antígenos presentes en la superficie de los granos de polen. Algunos de estos anticuerpos se unen por sus colas a los mastocitos presentes en el tejido conectivo. Luego, cuando los granos de polen entran de nuevo en el organismo, se adhieren a los sitios de unión al antígeno presentes en la IgE asociada a los mastocitos, y así entrecruzan moléculas de anticuerpos adyacentes. Esto induce al mastocito a liberar histamina y otros compuestos inflamatorios desde sus gránulos (vesículas) en un proceso llamado degranulación (fig. 43-20). Recuerde que la histamina provoca dilatación y aumento de la permeabilidad de los pequeños vasos sanguíneos.

Estos cambios vasculares producen los síntomas típicos de la alergia: estornudos, destilación nasal, lagrimeo y contracciones del músculo liso que pueden provocar dificultades en la respiración. Los antihistamínicos disminuyen los síntomas alérgicos

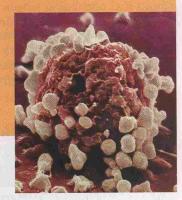
bloqueando los receptores de la histamina.

puesta alérgica.

Una respuesta alérgica aguda puede producir un shock anafiláctico, una reacción de todo el organismo, que pone en peligro la vida y que puede ocurrir pocos segundos después de la exposición a un alergeno. El shock anafiláctico se desarrolla cuando la degranulación generalizada de los mastocitos desencadena la dilatación brusca de los vasos sanguíneos periféricos, provocando una caída violenta de la presión arterial. Puede producirse la muerte en pocos minutos. Las respuestas alérgicas al veneno de las abejas o a la penicilina han llevado al shock anafiláctico a personas muy alérgicas a estas sustancias. Igualmente, algunas personas muy alérgicas a los cacahuetes, pescado u otros alimentos han muerto por comer cantidades mínimas de estos alergenos. Algunos individuos con hipersensibilidad extrema deben llevar jeringas de adrenalina que contrarresta esta res-



- dos en respuesta a la exposición inicial a un alergeno se unen a receptores de los mastocitos.
- 1 Los anticuerpos IgE produci- 2 En una exposición posterior al mismo alergeno, las moléculas de IgE unidas a un mastocito lo reconocen y se unen al alergeno.
- La desgranulación de la célula, desencadenada por el entrecruzamiento de moléculas de IgE adyacentes que liberan histamina y otras sustancias químicas, produce síntomas alérgicos.



▲ Fig. 43-20. Mastocitos, IgE, y la respuesta alérgica. La MEB muestra un mastocito degranulado que ha liberado los gránulos que contienen histamina y otros compuestos inflamatorios.

Enfermedades autoinmunitarias

En algunos individuos, el sistema inmunitario pierde la tolerancia para compuestos propios y se vuelve contra ciertas moléculas del organismo causando una de las muchas enfermedades autoinmunitarias. En el lupus eritematoso sistémico (lupus), el sistema inmunitario genera anticuerpos (conocidos como autoanticuerpos) contra un amplio espectro de moléculas propias, que incluyen a las histonas y el DNA liberados por la degradación normal de las células del organismo. El lupus se caracteriza por erupciones de la piel, fiebre, artritis y funcionamiento renal deficiente. Otra enfermedad autoinmunitaria mediada por anticuerpos, la artritis reumatoide, produce lesiones e inflamación dolorosa del cartílago y del hueso de las articulaciones (fig. 43-21). En la diabetes mellitus dependiente de insulina, las células beta productoras de insulina del páncreas son los blancos de las células T citotóxicas autoinmunitarias. Otro ejemplo de este tipo de enfermedades es la esclerosis múltiple, la enfermedad neurológica crónica más común en los países desarrollados. En esta enfermedad, las células T se infiltran al sistema nervioso central y destruyen la vaina de mielina que rodea a algunas neuronas (véase la fig. 48-5). Esto produce una cantidad de anomalías neurológicas graves.

Los mecanismos responsables de la autoinmunidad no se conocen totalmente. Durante mucho tiempo se pensó que las personas con enfermedades autoinmunitarias tenían linfocitos autorreactivos que habían escapado al proceso de eliminación durante el desarrollo. Sabemos ahora que las personas sanas también tienen linfocitos con capacidad de reaccionar contra compuestos propios. Sin embargo, ciertos mecanismos de regulación hacen que estas células no sean funcionales, de modo que no puedan producir reacciones autoinmunitarias. Así, las enfermedades autoinmunitarias, tal vez proceden de ciertos fallos de la regulación del sistema inmunitario.

Enfermedades por inmunodeficiencia

La incapacidad del sistema inmunitario para proteger al organismo de los patógenos o de las células cancerosas que debería ser capaz de combatir con normalidad, refleja cierto tipo de deficiencia del sistema. Una enfermedad por inmunodeficiencia, causada por un defecto genético o del desarrollo del sistema inmunitario, se clasifica como una inmunodeficiencia congénita o primaria. Una enfermedad por inmunodeficiencia que se desarrolla en una etapa posterior de la vida, después de la exposición a varios agentes químicos y biológicos, se clasifica como una inmunodeficiencia adquirida o secundaria. Cualquiera que sea la causa y naturaleza de la inmunodeficiencia, una persona con ese tipo de enfermedad está sometida a infecciones frecuentes y recurrentes, y también es más susceptible al cáncer.



▲ Fig. 43-21. Rayos X de una mano deformada por artritis reumatoide.

Inmunodeficiencias congénitas (primarias)

Las inmunodeficiencias congénitas resultan de defectos en el desarrollo de varias células del sistema inmunitario o defectos en la producción de proteínas específicas, como los anticuerpos IgA o los componentes del complemento. Dependiendo del defecto genético específico pueden verse disminuidas las defensas innatas, las defensas adquiridas o ambas. En la inmunodeficiencia combinada grave (ICG), tanto las ramas humoral como las mediadas por células de la inmunidad adquirida funcionan de forma deficiente. La supervivencia a largo plazo de las personas con esta enfermedad genética, por lo general, requiere un trasplante de médula ósea que continúe proporcionando linfocitos funcionales.

En un tipo de ICG, la deficiencia de la enzima adenosina desaminasa provoca la acumulación de sustancias tóxicas tanto para las células B como para las T. Desde el comienzo de la década de 1990, los investigadores médicos han probado una terapia génica para esta enfermedad, en la cual se extraen células de la médula ósea propia del individuo, se modifican mediante por ingeniería genética para que contengan un gen de adenosina desaminasa funcional, y luego se vuelven a introducir en el organismo (véase la fig. 20-16). Entre los éxitos recientes se incluye una niña con ICG que recibió terapia génica con el gen de adenosina desaminasa cuando tenía 2 años. Dos años después del tratamiento, sus células T y B todavía funcionaban de forma normal. De hecho, cuando un miembro de la familia se vio afectado de varicela, la niña tratada no desarrolló ningún signo de la enfermedad, lo que fue una evidencia de que su sistema inmunitario estaba funcionando.

Inmunodeficiencias adquiridas (secundarias)

La disfunción inmunológica que se desarrolla en una etapa posterior de la vida puede deberse a diversos agentes. Los fármacos empleados para combatir las enfermedades autoinmunitarias o para evitar el rechazo de un trasplante, suprimen el sistema inmunitario, provocando un estado de inmunodeficiencia. Además, el sistema inmunitario está suprimido en algunos cánceres, en especial, la enfermedad de Hodgkin que daña al sistema linfático. Las inmunodeficiencias adquiridas van desde los estados transitorios que pueden surgir por estrés fisiológico hasta el devastador síndrome de inmunodeficiencia adquirida o SIDA, causado por un virus.

El estrés y el sistema inmunitario. La función inmunológica sana parece depender tanto del sistema endocrino como del sistema nervioso. Hace casi 2 000 años, el médico griego Galeno registró que las personas que sufrían depresión, tenían mayor susceptibilidad que otras a desarrollar cáncer. De hecho, hay evidencias crecientes de que el estrés físico y emocional pueden dañar la inmunidad. Las hormonas secretadas por las glándulas suprarrenales durante el estrés afectan al número de glóbulos blancos y pueden suprimir al sistema inmunitario de otras maneras.

La asociación entre el estrés emocional y la función inmunitaria también afecta al sistema nervioso. Algunos neurotransmisores secretados cuando estamos relajados y felices pueden aumentar la inmunidad. En un estudio reciente, los alumnos de la universidad fueron examinados de manera inmediata después del período de vacaciones y de nuevo durante los exámenes finales. Sus sistemas inmunitarios estaban disminuidos de diversas formas durante la semana de exámenes; por ejemplo, los niveles de interferón eran más bajos. Éstas y otras observaciones significan que la salud, en general, y el estado de la mente afectan a la inmunidad. La evidencia fisiológica también señala la existencia de un vínculo entre el sistema inmunitario y el sistema nervioso. Se han descubierto receptores para neurotransmisores en la superficie de los linfocitos y una red de fibras nerviosas penetra en profundidad en el timo.

Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA). Las personas con SIDA son muy susceptibles a las infecciones oportunistas y a los cánceres que pueden aumentar gracias al defecto del sistema inmunitario. Por ejemplo, la infección por *Pneumocystis carinii*, un hongo ubicuo, puede causar neumonía grave en pacientes con SIDA, pero se rechaza con éxito en individuos con un sistema inmunitario sano. De forma similar, el sarcoma de Kaposi es un tipo de cáncer raro que se produce con más frecuencia en los pacientes con SIDA. Estas enfermedades oportunistas, así como la lesión neurológica y el desgaste fisiológico, pueden producir formas mortales de SIDA.

Puesto que el SIDA surge de la pérdida de las células T helper, se encuentran disminuidas tanto las respuestas inmunitaria hu-

moral como la mediada por células. Esta pérdida de células T helper se debe a la infección por el virus de inmunodeficiencia humana (HIV), un retrovirus (fig. 43-22). El HIV penetra en las células valiéndose de tres proteínas que participan en las respuestas inmunitarias normales. El principal receptor para el HIV en las células T helper es la molécula CD4. El virus también infecta otros tipos celulares, como macrófagos y células cerebrales, que tienen bajos niveles de CD4. Además de CD4, el virus requiere una segunda proteína de superficie para poder entrar, un correceptor. Un correceptor llamado fusina, está presente en la superficie de todas las células infectadas por el HIV, si bien un correceptor distinto está presente sólo en los macrófagos y en las células T helper. Ambos correceptores de HIV funcionan como receptores de quimocinas en las células no infectadas. De hecho, estas proteínas fueron reconocidas como correceptores para HIV, después de que se descubrió que las quimocinas podían bloquear la entrada del HIV en las células.

Una vez dentro de las células, el genoma del RNA del HIV se transcribe de forma inversa, y el DNA producido se integra en el genoma de la célula huésped. De esta forma, el genoma del virus puede dirigir la producción de nuevas partículas virales (véase la fig. 18-10). Por lo tanto, la maquinaria de la transcripción y traducción de las células infectadas se pone al servicio del virus. Se cree que la muerte de las células T helper en la infección por HIV se produce de dos modos: las células infectadas pueden sucumbir a los efectos dañinos de la reproducción viral o tanto las células infectadas como las no infectadas pueden sufrir una apoptosis no programada, desencadenada por el virus.

En la actualidad, la infección por el HIV no se puede curar, aunque ciertos fármacos pueden hacer más lenta la reproducción del virus y el avance de la enfermedad. Sin embargo, estos fármacos son muy caros y no pueden darse a todos los pacientes infectados. Además, las mutaciones, que se producen en cada ciclo de reproducción del virus, pueden generar cepas de HIV resistentes a los fármacos. El impacto de la resistencia a un antivírico puede minimizarse empleando una combinación de fármacos; los virus resistentes a uno de ellos pueden ser combatidos por otro. Sin embargo, la aparición de cepas resistentes a múltiples fármacos reduce la efectividad de los "cócteles" multifármacos en algunos pacientes. Los cambios mutacionales frecuentes en los antígenos de superficie del HIV también han dificultado el desarrollo de una vacuna efectiva.

La transmisión del HIV requiere la transferencia, de una persona a otra, de líquidos corporales –como semen o sangre– que contengan células infectadas. Las relaciones sexuales sin protección (es decir, sin preservativo) entre los varones homosexuales, y la transmisión por medio de agujas contaminadas por HIV (adictos a drogas por vía intravenosa) son responsables de la mayor parte de las infecciones por HIV en los Estados Unidos. Sin embargo, la transmisión de HIV entre las parejas heterosexuales está aumentando rápidamente como resultado de las relaciones sexuales sin protección con pacientes infectados. En África y Asia la transmisión ocurre, principalmente, mediante relaciones sexuales entre heterosexuales.

En diciembre de 2003, un comunicado conjunto del Programa de las Naciones Unidas sobre el SIDA, estimó que 40 millones de personas de todo el mundo viven con HIV/SIDA. El mejor enfoque para hacer más lenta la diseminación del virus consiste en educar a las personas acerca de las prácticas que transmiten el virus, como el uso de agujas no descartables y relaciones sexuales sin preservativo. Aunque los preservativos no eliminan completamente el riesgo de transmisión del HIV (o de otros virus que se transmiten de forma análoga, como el de la hepatitis



▲ Fig. 43-22. Célula T infectada por HIV. Las partículas virales recién sintetizadas (gris) se ven gemando de la superficie de la célula T en esta MFB

B), lo reducen. Cualquiera que tenga relaciones sexuales sin preservativo –vaginal, oral o anal– con una pareja infectada, está expuesto al virus mortal.

Evaluación de conceptos

43-5

- 1. ¿De qué manera una deficiencia en los macrófagos afectaría a las defensas innata y adquirida de una persona?
- 2. Muchos medicamentos antialérgicos bloquean las respuestas de los mastocitos. Explique por qué estos fármacos son efectivos para tratar las alergias, como la fiebre del heno.
- 3. En la miastenia grave, los anticuerpos se unen y bloquean a los receptores de acetilcolina en las uniones neuromusculares, evitando la contracción muscular. ¿Esta enfermedad debería ser clasificada como una enfermedad por inmunodeficiencia, una enfermedad autoinmunitaria, o una enfermedad alérgica? Justifique su respuesta.
- **4.** Las personas que tienen receptores de quimocina no funcionales debido a una mutación genética son inmunes a la infección por HIV. Explique este hallazgo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 4 🤇

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



La inmunidad innata proporciona amplias defensas contra las infecciones

- ▶ Defensas externas (p. 899). La piel intacta y las membranas mucosas forman barreras físicas que constituyen un impedimento para la entrada de microorganismos y virus. El moco producido por las células de estas membranas, el bajo pH de la piel y del estómago, y la degradación por la lisozima también detienen las infecciones.
- Defensas celulares y químicas internas (pp. 899-902). Las células fagocíticas ingieren microorganismos que atraviesan las defensas innatas externas y ayudan a desencadenar una respuesta inflamatoria. Las proteínas del complemento, los interferones y otras proteínas antimicrobianas también actúan contra los microbios invasores. En la inflamación local, la histamina y otras sustancias químicas liberadas de las células dañadas promueven cambios en los vasos sanguíneos y permiten que los líquidos, más fagocitos, y proteínas antimicrobianas entren en los tejidos. Las células natural killer (NK) pueden inducir la muerte de las células infectadas por virus o de las células cancerosas mediante la apoptosis.
- Mecanismos inmunitarios de los invertebrados (pp. 902-903). Los insectos se defienden a sí mismos por mecanismos semejantes, en muchos aspectos, a las defensas innatas de los vertebrados.

Concepto 43-2

En la inmunidad adquirida, los linfocitos proporcionan defensas específicas contra la infección

- ▶ Reconocimiento del antígeno por los linfocitos (pp. 903-905). Los receptores presentes en los linfocitos se unen a pequeñas regiones de un antígeno específico (epitopos). Las células B reconocen antígenos intactos. Las células T reconocen pequeños fragmentos antigénicos (antígenos peptídicos) que forman complejos con proteínas de la superficie celular, llamadas moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC). Las moléculas MHC de clase I, localizadas sobre todas las células nucleadas, exhiben antígenos peptídicos contra las células T citotóxicas. Las moléculas MHC de clase II, localizadas, ante todo, sobre las células dendríticas, los macrófagos y las células B (células presentadora del antígeno), exhiben antígenos peptídicos a las células T helper.
- Pesarrollo de los linfocitos (pp. 905-908). Los linfocitos surgen a partir de células madre en la médula ósea, y completan su maduración en la médula ósea (células B) o en el timo (células T). En etapas iniciales del desarrollo, el reordenamiento genético, permanente y al azar, forma genes funcionales que codifican las cadenas de los receptores antigénicos de las células B o T. Todos los receptores antigénicos producidos por un linfocito único son específicos para el mismo antígeno. Los linfocitos autorreactivos cuyos receptores se unen a los componentes orgánicos normales son destruidos o inactivados. En la respuesta inmunitaria primaria, la unión de un antígeno a un linfocito maduro induce la proliferación y diferenciación del linfocito (selección clonal), generando un clon de células efectoras activadas de vida corta y un clon de células de memoria

de vida larga. Estas células de memoria son responsables de la respuesta inmunitaria secundaria más rápida y eficiente.



La inmunidad humoral y la inmunidad mediada por células defienden al organismo de diferentes tipos de amenazas

- Células T helper: una respuesta a casi todos los antígenos (p. 909). Las células T helper sintetizan CD4, una proteína de superficie que potencia su unión a los complejos antígeno-molécula MHC de clase II, que se encuentran en las células presentadoras del antígeno. Las células T helper activadas secretan diferentes citocinas que estimulan a otros linfocitos.
- ➤ Células T citotóxicas: una respuesta a las células infectadas y a las células cancerosas (pp. 909-910). Las T citotóxicas sintetizan CD8, una proteína de superficie que potencia su unión a los complejos antígeno-molécula MHC de clase I, presentes en las células infectadas, las células cancerosas y los tejidos trasplantados. Las células T citotóxicas activadas secretan proteínas que inician la destrucción de sus células diana.
- Células B: una respuesta a los patógenos extracelulares (pp. 910-914). La selección clonal de las células B genera células plasmáticas secretoras de anticuerpos, las células efectoras de la inmunidad humoral. Las cinco clases principales de anticuerpos difieren en sus distribuciones y funciones dentro del organismo. La unión de anticuerpos a antígenos en la superficie de los patógenos lleva a la eliminación de los microorganismos por fagocitosis y lisis mediada por el complemento.
- ▶ Inmunización activa y pasiva (p. 914). La inmunidad activa se desarrolla de manera natural en respuesta a una infección; también se logra de modo artificial por inmunización (vacunación). En la inmunización, una forma no patógena de un microorganismo o de una parte de él, genera una respuesta inmunitaria a ese microorganismo y memoria inmunológica. La inmunidad pasiva, que proporciona protección inmediata y a corto plazo, se confiere de manera natural cuando la IgG cruza la placenta de la madre al feto o cuando la IgA pasa de la madre al lactante en la leche. También puede ser conferida de modo artificial inyectando anticuerpos a una persona no inmune.



La capacidad del sistema inmunitario para distinguir lo propio de lo extraño limita el trasplante de tejidos

- Grupos sanguíneos y transfusiones (pp. 915-916). Ciertos antígenos de los glóbulos rojos determinan si una persona tiene un tipo sanguíneo A, B, AB o 0. Dado que existen anticuerpos contra antígenos sanguíneos no propios en el organismo, la transfusión con sangre incompatible lleva a la destrucción de las células transfundidas. El factor Rh, otro antígeno de los glóbulos rojos, crea dificultades cuando una madre con Rh negativo gesta fetos con Rh positivo.
- ▶ Trasplantes de órganos y tejidos (p. 916). Las moléculas MHC son responsables de estimular el rechazo de injertos de tejido y trasplantes de órganos. Las posibilidades de un trasplante exitoso aumentan si los tejidos del donante y el receptor se encuentran bien apareados en cuanto al MHC, y si se dan fármacos inmunosupresores al receptor. Los linfocitos de los trasplantados de médula pueden causar una reacción injerto versus huésped en los receptores.

Concepto 43-5

Las respuestas inmunitarias exageradas, autodirigidas o disminuidas pueden ocasionar enfermedades

- ▶ Alergias (p. 916-). En las alergias localizadas, como la fiebre de heno, se producen anticuerpos IgE después de la primera exposición a un alergeno unido a receptores presentes en los mastocitos. La siguiente ocasión en que un mismo alergeno entra en un organismo, se une a la IgE asociada a los mastocitos produciendo la liberación de histamina desde estas células y de otros mediadores que pueden provocar cambios vasculares y síntomas típicos.
- ▶ Enfermedades autoinmunitarias (p. 917). La pérdida de la autotolerancia elementos propios por parte del sistema inmunitario puede provocar enfermedades autoinmunitarias como el lupus eritematoso sistémico (lupus), la esclerosis múltiple, la artritis reumatoide y la diabetes dependiente de insulina.
- ▶ Enfermedades por inmunodeficiencia (pp. 917-919). Las inmunodeficiencias congénitas (primarias) se deben a defectos hereditarios o congénitos que evitan la función adecuada de las defensas innatas humoral y/o mediada por células. El SIDA es una inmunodeficiencia adquirida (secundaria) causada por el virus de la inmunodeficiencia humana (HIV). La infección por HIV provoca la destrucción de las células T helper, dejando al paciente propenso a las enfermedades oportunistas debido a las deficientes respuestas inmunitarias, humoral y mediada por células.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuáles de los siguientes elementos *no* son parte del sistema de defensa innato, inespecífico, del organismo?
 - a.Células natural killer (NK).
 - b. Inflamación.
 - c. Fagocitosis por neutrófilos.
 - d. Fagocitosis por macrófagos.
 - e. Anticuerpos.
- 2. ¿Cuál de las siguientes es una característica de las etapas iniciales de la inflamación local?
 - a. Constricción de arteriolas.
 - b. Fiebre.
 - c. Ataque por células T citotóxicas.
 - d. Liberación de histamina.
 - e. Lisis microbiana mediada por anticuerpos y complemento.
- 3. ¿Cuál de los siguientes *no* es un componente de la defensa de un insecto contra la infección?
 - a. Activación de la fenoloxidasa que lleva a la formación de grandes depósitos alrededor de los parásitos.
 - b. Activación de células natural killer.
 - c. Fagocitosis por hemocitos.
 - d. Producción de péptidos antimicrobianos.
 - e. Un exoesqueleto protector.
- 4. ¿Con qué parte de un anticuerpo se asocia un epitopo?
 - a. Con el sitio de unión del anticuerpo.
 - b. Sólo con las regiones constantes de la cadena pesada.
 - c. Con las regiones variables de una cadena pesada y de una cadena liviana combinadas.

- d. Sólo con las regiones constantes de la cadena liviana.
- e. Con la cola del anticuerpo.
- 5. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones acerca de las células T helper no es cierta?
 - a. Actúan tanto en las respuestas inmunitarias mediadas por células como en respuestas humorales.
 - b. Reconocen fragmentos de polisacáridos presentados por las moléculas MHC de clase II.
 - c. Llevan moléculas de superficie CD4.
 - d. Están sujetas a la infección por HIV.
 - e. Cuando se activan secretan citocinas.
- **6.** ¿Cuál de las siguientes relaciones entre las moléculas y sus fuentes es *incorrecta*?
 - a. Lisozima-lágrimas.
 - b. Interferones-células infectadas por virus.
 - c. Anticuerpos-células B.
 - d. Quimocinas-células T citotóxicas.
 - e. Citocinas-células T helper.
- 7. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones describe mejor la diferencia en la forma en que las células B y las células T citotóxicas responden a los invasores?
 - a. Las células B confieren inmunidad activa; las células T citotóxicas confieren inmunidad pasiva.
 - b. Las células B matan a los virus en forma directa; las células T citotóxicas matan las células infectadas por virus.
 - c. Las células B secretan anticuerpos contra un virus; las células T citotóxicas matan células infectadas por virus.
 - d. Las células B proporcionan inmunidad mediada por células; las células T citotóxicas proporcionan la inmunidad humoral.
 - e. Las células B responden la primera vez que el invasor está presente; las células T citotóxicas responden las veces posteriores.
- 8. ¿Cuál de los siguientes elementos confiere inmunidad a largo plazo?
 - a. El paso de anticuerpos maternos al feto en desarrollo.
 - b. La respuesta inflamatoria a una astilla.
 - c. La administración de suero obtenido de una persona inmune a la rabia.
 - d. La administración de la vacuna de la varicela.
 - e. El paso de anticuerpos maternos a un lactante.
- 9. Después de que un hijo Rh positivo nace de una madre Rh negativa, la madre recibe anticuerpos específicos para el factor Rh. La razón de este tratamiento es:
 - a. Protegerla de los glóbulos rojos del bebé.
 - b. Protegerla de las células B de memoria generadas, específicas para el factor Rh.
 - c. Proteger a sus futuros bebés Rh positivos.
 - d. Inducir la respuesta inmunitaria a los anticuerpos Rh.
 - e. Tanto b como c.

- 10. Las dianas del HIV son todos los siguientes excepto
 - a. Macrófagos.
 - b. Células T citotóxicas.
 - c. Células T helper.
 - d. Células que llevan CD4 y fusina.
 - e. Células cerebrales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Los invertebrados engloban a más del 90% de las especies vivas, gracias a su defensa efectiva contra los microorganismos. Describa un mecanismo mediante el cual los invertebrados combaten a estos invasores y analice de qué manera estos mecanismos responden a una evolución adaptativa que es mantenida en el sistema inmune de los vertebrados.

Problemas científicos

Un efecto del interferón γ consiste en aumentar el número de moléculas MHC de clase I sobre la superficie celular. Suponga que usted quiere probar la efectividad de un tratamiento para las infecciones virales y el cáncer. ¿Qué efectos pueden tener el interferón γ sobre la respuesta inmunitaria de los animales de laboratorio contra (a) las células infectadas por virus y (b) las células cancerosas?

Ciencia, tecnología y sociedad

Tanto una vacuna inyectable inactivada (muerta) como una vacuna oral atenuada (viva) están disponibles para la inmunización contra el virus de la poliomielitis, que puede provocar parálisis, al destruir las células nerviosas del cerebro y de la médula espinal. La vacuna oral ya no se recomienda en los países occidentales, donde la poliomielitis ha sido erradicada, porque el virus vivo presente en la vacuna puede mutar a una forma más virulenta, y ser reintroducido en la población. Sin embargo, la vacuna oral continúa usándose en los países donde persiste la poliomielitis, porque es fácil de administrar (¡sin aguja!) y muy efectiva. Más aún, el virus atenuado puede diseminarse a los individuos no vacunados (e inmunizarlos). ¿Cree usted que el riesgo de mutación a virulencia (alredédor de 1 en 12 millones) resulta aceptable cuando se compara con los beneficios de la vacunación oral? ¿Cuáles considera usted que deberían ser las decisiones de salud pública al respecto?

Osmorregulación y excreción



▲ Fig. 44-1. Albatros de Salvin (*Diomeda cauta salvini*), aves que pueden beber agua de mar sin efectos nocivos.

Conceptos clave

- **44-1** La osmorregulación equilibra la captación y la pérdida de agua y solutos
- **44-2** Los desechos nitrogenados de un animal reflejan su filogenia y su hábitat
- **44-3** Los distintos sistemas excretores son variaciones de una base tubular
- **44-4** Las nefronas y los vasos sanguíneos asociados son las unidades funcionales del riñón de los mamíferos
- **44-5** La capacidad del riñón de los mamíferos para conservar agua es una adaptación fundamental para la vida terrestre
- **44-6** En diferentes ambientes evolucionaron distintas adaptaciones del riñón de los vertebrados

corporal **(fig. 44-1)**. El éxito en esos ambientes depende de la conservación de agua y de la eliminación de sales en exceso.

Al mismo tiempo, el metabolismo presenta a los organismos el problema de la eliminación de los desechos. La degradación de proteínas y ácidos nucleicos es particularmente problemática, puesto que el desecho metabólico primario producido, el amoníaco, es muy tóxico. Los estudios dedicados a comprender el modo en que los animales resuelven estos desafíos fisiológicos proporcionan algunos de los ejemplos más notables de homeostasia. Este capítulo se enfoca en dos procesos homeostásicos clave: la osmorregulación, el modo en que los animales regulan las concentraciones de soluto y equilibran la obtención y la pérdida de agua, y la excreción, el modo en que los animales se deshacen de los productos de desecho nitrogenados del metabolismo.

Panorama general

Un acto de equilibrio

l sistema fisiológico de los animales, desde las células y los tejidos hasta los órganos y sistemas de órganos, funciona dentro un ambiente líquido. Para que esos sistemas funcionen de forma adecuada, este ambiente, en particular las concentraciones relativas de agua y de soluto, deben mantenerse dentro de límites bastante estrechos, con frecuencia, enfrentándose a intensos cambios del ambiente externo del animal. Por ejemplo, los animales de agua dulce que viven en un ambiente externo que amenaza inundarlos y diluir sus líquidos corporales muestran adaptaciones que reducen la captación de agua, conservan solutos y absorben sales de su entorno. En el otro extremo, los animales del desierto y los animales marinos se enfrentan a ambientes muy deshidratenes con el potencial de vaciar rápidamente el agua

Concepto 44-1

La osmorregulación equilibra la captación y la pérdida de agua y solutos

Igual que la termorregulación depende de equilibrar la pérdida y la obtención de calor (véase cap. 40), la capacidad de un animal de regular la composición química de sus líquidos corporales depende del equilibrio entre la captación y la pérdida de agua y los solutos. Esta osmorregulación depende, en gran medida, del movimiento controlado de solutos entre los líquidos internos y el ambiente externo. El proceso también regula el movimiento de agua que sigue a los solutos por ósmosis. Un animal debe eliminar también los productos metabólicos de desecho antes de que se alcancen niveles dañinos.

Ósmosis

Todo animal –independientemente de su filogenia, hábitat o tipo de desecho producido– se enfrenta al mismo problema cen-

tral de osmorregulación. Con el tiempo, las velocidades de captación y pérdida de agua deben equilibrarse. Al carecer de paredes celulares, las células animales se hinchan y estallan si hay una captación neta continua de agua, o se encogerían y mueren si hay

una pérdida neta sustancial de agua.

El agua entra y sale de las células por ósmosis. Recuerde que en el capítulo 7 vimos que la ósmosis, un caso especial de difusión, es el movimiento de agua a través de una membrana con permeabilidad selectivas. Esto ocurre siempre que dos solutos separados por la membrana difieran en presión osmótica u **osmolaridad** (concentración total de soluto, expresada como molaridad, o moles de soluto por litro de solución; véase capítulo 3). La unidad de medida de la osmolaridad empleada en este capítulo son los miliosmoles por litro (mosm/L); 1 mosm/L es equivalente a una concentración total de soluto de 10-3 M. La osmolaridad de la sangre humana es de aproximadamente 300 mosm/L, mientras que el agua de mar tiene una osmolaridad de alrededor de 1 000 mosm/L.

Si dos soluciones separadas por una membrana selectivamente permeable tienen la misma osmolaridad, son *isoosmóticas*. Entre soluciones isoosmóticas no hay un movimiento *neto* de agua por ósmosis; aunque las moléculas de agua atraviesan la membrana, continuamente, lo hacen a velocidades iguales en ambas direcciones. Cuando dos soluciones tienen diferente osmolaridad, la que tiene una mayor concentración de solutos se dice que es *hiperosmótica*, y la más diluida se conoce como *hipoosmótica*. El agua fluye por ósmosis desde una solución hipoosmótica hacia una solución hiperosmótica*.

Desafíos osmóticos

Existen dos soluciones básicas para el problema de equilibrar la obtención y la pérdida de agua. Una -disponible solo para los animales marinos- es ser isoosmóticos con el entorno. Un animal con estas características que no ejerce un ajuste activo de su osmolaridad interna se conoce como osmoconformista. Dado que la molaridad interna de un osmoconformista es la misma que la del ambiente, no tiene tendencia a ganar ni a perder agua. Los osmoconformistas, con frecuencia, viven en agua que tiene una composición muy estable y, por tanto, tienen una osmolaridad interna muy constante. Por el contrario, un osmorregulador es un animal que debe controlar su osmolaridad interna porque sus líquidos corporales no son isoosmóticos con el ambiente externo. Un osmorregulador debe descargar el exceso de agua si vive en un ambiente hipoosmótico, o captar agua para compensar la pérdida osmótica si habita en un ambiente hiperosmótico. La osmorregulación permite que los animales vivan en ambientes que son no habitables para los osmoconformistas, como los habitantes de agua dulce y de la tierra; también permite que muchos animales marinos mantengan osmolaridades internas distintas de las del agua de mar.

Cuando los animales mantienen una diferencia de osmolaridad entre el cuerpo y el ambiente externo, la osmorregulación tiene un coste energético. Dado que la difusión tiende a igualar las concentraciones en un sistema, los osmorreguladores deben gastar energía para mantener los gradientes osmóticos que permiten que el agua entre o salga. Lo hacen empleando transporte

El coste energético de la osmorregulación depende de la diferencia de la osmolaridad de un animal con respecto al entorno, la facilidad con que pueden moverse el agua y los solutos a través de la superficie del animal, y del trabajo, que se requiere para bombear los solutos a través de la membrana. Dado que la diferencia en la concentración de soluto entre los líquidos corporales (240 - 450 mosm/L), el agua dulce (0,5 - 15 mosm/L) y el agua de mar (aproximadamente, 1 000 mosm/L), la osmorregulación explica casi el 5% de la tasa metabólica en reposo de muchos peces óseos marinos y de agua dulce. Para Artemia salina, un pequeño crustáceo que habita en el Gran Lago Salado de Utah y otros lagos extremadamente salobres, el gradiente entre las osmolaridades interna y externa es muy grande y el costo de la osmorregulación es igualmente elevado: hasta el 30% de la energía metabólica en reposo. Por el contrario, los osmoconformistas marinos que son isoosmóticos con el agua de mar gastan poca energía en la osmorregulación.

La mayoría de los animales, osmoconformistas u osmorreguladores, no son capaces de tolerar cambios importantes en la osmolaridad externa y se dice que son **estenohalinos** (del griego *stenos*, estrecho; *halino* se refiere a la sal). Por el contrario, los animales **eurihalinos** (del griego *eurys*, amplio) –entre los que se incluyen algunos osmoconformistas y algunos osmorreguladorespueden sobrevivir a grandes fluctuaciones de la osmolaridad externa. Algunos ejemplos conocidos de osmorreguladores eurihalinos son las distintas especies de salmón. Un ejemplo más extremo es un pez llamado *Tilapia* (originario de África y ampliamente cultivado en las piscifactorías para alimentación humana), que puede ajustarse a cualquier concentración de sal entre la del agua dulce y 2 000 mosm/L, dos veces la del agua de mar (**fig. 44-2**).

A continuación analizaremos con mayor detalle algunas de las adaptaciones para la osmorregulación que han evolucionado en los animales marinos, de agua dulce y terrestres.

Los animales marinos

Los animales evolucionaron en primer término en el mar y la mayoría de los filos animales se encuentran en ese ambiente. La



▲ Fig. 44-2. Tilapia (*Tilapia mossambica*), un osmorregulador eurialino extremo.

activo para manipular las concentraciones de solutos en sus líquidos corporales.

^{*} En este capítulo empleamos los términos isoosmótico, hipoosmótico e hiperosmótico, que se refieren específicamente a la osmolaridad, en lugar de los términos más familiares isotónico, hipotónico e hipertónico. El último conjunto de términos se aplica a la respuesta de las células animales —si se hinchan o se encogen— en soluciones de concentraciones de soluto conocidas.

mayor parte de los invertebrados marinos son osmoconformistas. Su osmolaridad total (la suma de las concentraciones de todas las sustancias disueltas) es la misma que la del agua de mar. Sin embargo, difieren considerablemente del agua de mar en las concentraciones de la mayor parte de los solutos específicos. Así, incluso un animal que se adapta a la osmolaridad de su medio ambiente regula su composición interna de solutos.

Los vertebrados y algunos invertebrados marinos son osmorreguladores. En la mayoría de estos animales, el océano es un ambiente intensamente deshidratante porque es mucho más salino que los líquidos corporales internos, y tienden a perder agua de su organismo por ósmosis. Los peces óseos marinos, como el bacalao, son hipoosmóticos con respecto al agua de mar; pierden agua de forma constante por ósmosis y obtienen sales tanto por difusión como de los alimentos que consumen (fig. 44-3a). Los peces equilibran la pérdida de agua bebiendo grandes cantidades de agua de mar. Sus branquias y su piel eliminan el cloruro de sodio; en las branquias hay células especiales que transportan iones de cloro (Cl·) hacia el exterior y los iones de sodio (Na+) los siguen de forma pasiva. Los riñones de los peces marinos se deshacen del exceso de calcio, magnesio y sulfato en forma iónica, mientras que excretan solo pequeñas cantidades de agua.

Los tiburones marinos y la mayor parte de las quimeras (condrictios) (peces cartilaginosos, véase el capítulo 34) emplean una "estrategia" osmorreguladora distinta. Al igual que los peces óseos, la concentración salina interna es muy inferior a la del agua de mar, de modo que la sal tiende a difundirse al interior de su organismo desde el agua, en especial, a través de las branquias. Los riñones de los tiburones eliminan parte de esta carga salina y el resto se excreta a través de un órgano llamado glándula rectal o se pierde en las heces. A diferencia de los peces óseos, y a pesar de la concentración salina interna relativamente baja, los tiburones marinos no experimentan una pérdida osmótica de agua considerable y continuada. La explicación es que estos animales mantienen altas concentraciones de urea como desecho nitrogenado (producto del metabolismo de las proteínas y de los ácidos nucleicos producido por muchos animales; véase figura 44-8). Otro soluto orgánico, el óxido de trimetilamina (TMAO), protege a las proteínas del daño producido por la urea (si usted

ha preparado en alguna ocasión carne de tiburón, sabrá que debe lavarse con agua dulce para eliminar la urea antes de cocinarla.) La concentración de solutos totales de un tiburón en sus líquidos corporales (sales, urea, TMAO y otros compuestos) es algo mayor de 1 000 mosm/L y, por tanto, ligeramente hiperosmótica con respecto al agua de mar. En consecuencia, el agua "entra" lentamente en el cuerpo del tiburón por ósmosis y en los alimentos (los tiburones no beben), y esta pequeña entrada de agua se elimina en la orina producida por los riñones.

Animales de agua dulce

Los problemas de osmorregulación de los animales de agua dulce son los opuestos a los de los animales marinos. Los animales de agua dulce constantemente acumulan agua por ósmosis y pierden sales por difusión porque la osmolaridad de sus líquidos internos es mucho más elevada que la de su entorno. Sin embargo, los líquidos corporales de la mayoría de los animales de agua dulce tienen concentraciones de soluto más bajas que las de sus parientes marinos, un tipo de adaptación al ambiente de agua dulce, con baja salinidad. Por ejemplo, mientras que los moluscos marinos tienen líquidos corporales con una concentración de soluto de aproximadamente 1 000 mosm/L, algunos mejillones de agua dulce mantienen la concentración de soluto de sus líquidos corporales alrededor de 40 mosm/L. La diferencia osmótica reducida entre los líquidos corporales y el ambiente de agua dulce que los rodea reduce la energía que el animal gasta para la osmorregulaión.

Muchos animales de agua dulce, incluidos los peces como la perca, mantienen su equilibrio hídrico excretando grandes cantidades de orina muy diluida. Las sales que se pierden por difusión en la orina vuelven a obtenerse de los alimentos y por captación a través de las branquias; las células de cloro de las branquias transportan activamente Cl- y el Na+ lo sigue (fig. 44-3b).

El salmón y otros peces eurihalinos que migran entre el agua salada y el agua dulce sufren cambios notables y rápidos en el estado osmorregulador. Mientras se encuentra en el océano, el salmón osmorregula igual que otros peces marinos, absorbiendo agua de mar y excretando el exceso de sal por sus branquias.





▲ Fig. 44-3. Osmorregulación en peces óseos marinos y de agua dulce: comparación.

Cuando migra al agua dulce, el salmón deja de beber y comienza a producir grandes cantidades de orina diluida y sus branquias comienzan a captar sal del ambiente diluido, al igual que los peces que pasan toda su vida en agua dulce.

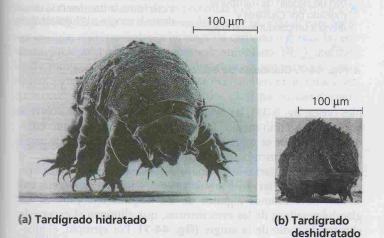
Animales que viven en aguas temporales

La deshidratación es fatal para la mayor parte de los animales, pero algunos invertebrados acuáticos que viven en los estanques y en películas de agua temporales, rodeados por partículas de suelo, pueden perder casi toda su agua corporal y sobrevivir en un estado latente cuando sus hábitats se secan. Esta adaptación notable se conoce como anhidrobiosis ("vida sin agua"). Entre los ejemplos más sorprendentes están los tardígrados u osos de agua, invertebrados diminutos menores de 1 mm de longitud (fig. 44-4). En su estado activo, hidratado (fig. 44-4a), estos animales contienen cerca un 85% de su peso como agua, pero pueden deshidratarse hasta tener menos del 2% de agua y sobrevivir en un estado inactivo (fig. 44-4b), secos como polvo, durante una década o más. Simplemente añadiendo agua, en pocos minutos los tardígrados hidratados estarán moviéndose y alimentándose.

Los animales anhidrobióticos deben tener adaptaciones que mantengan sus membranas celulares intactas. Los investigadores están comenzando a comprender cómo sobreviven los tardígrados a la desecación, pero los estudios con nemátodos anhidrobióticos (filo Nematoda) demuestran que los individuos deshidratados contienen grandes cantidades de azúcares. En particular, un disacárido llamado trealosa parece proteger a las células, al reemplazar el agua que normalmente se asocia con las membranas y las proteínas. Muchos insectos que sobreviven congelándose en invierno también utilizan trealosa como protector de la membrana.

Animales terrestres

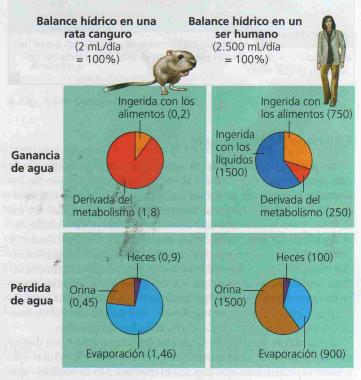
La amenaza de la desecación es un problema de regulación fundamental para las plantas y los animales terrestres. Los seres humanos mueren si pierden cerca del 12% de su agua corporal; los mamíferos que evolucionaron en ambientes secos, como los camellos, pueden soportar, aproximadamente, dos veces ese nivel de deshidratación. Las adaptaciones que reducen la pérdida



▲ Fig. 44-4. Anhidrobiosis. Los tardígrados (osos de agua) habitan en estanques temporales y gotas de agua en el suelo y sobre las plantas mojadas (MEB)

de agua son básicas para la supervivencia en la tierra. Así como la cutícula serosa contribuye al éxito de las plantas terrestres, la mayoría de los animales terrestres tienen cubiertas corporales que ayudan a evitar la deshidratación. Ejemplos de ello son las capas serosas de los exoesqueletos de los insectos, las conchas de los caracoles de tierra y las capas de células de la piel queratinizadas, muertas, que cubren la mayor parte de los vertebrados terrestres. Muchos animales terrestres, en especial, los habitantes del desierto, tienen hábitos nocturnos; esto reduce la pérdida de agua por evaporación al aprovechar las temperaturas más bajas y la humedad relativa más alta del aire durante la noche.

Pese a estas adaptaciones, la mayoría de los animales terrestres pierde una cantidad de agua considerable desde sus superficies húmedas en los órganos de intercambio gaseoso, en la orina y las heces y a través de la piel. Los animales terrestres equilibran sus contenidos de agua al beber y comer alimentos húmedos y empleando el agua metabólica (agua producida durante la respiración celular). Algunos animales, como muchas aves insectívoras del desierto y otros reptiles, están tan bien adaptados para reducir al mínimo la pérdida de agua que pueden sobrevivir en los desiertos sin beber. Las ratas canguro pierden tan poca agua que pueden recuperar el 90% de la pérdida empleando agua metabólica (fig. 44-5); el 10% restante lo obtienen de la pequeña cantidad de agua de su dieta de semillas. Al estudiar las adaptaciones de los animales a los ambientes desérticos, los fisiólogos han descubierto que los principales ahorros de agua pueden ser resultado de características anatómicas simples, como el pelo del camello (fig. 44-6).



▲ Fig. 44-5. Balance hídrico en dos mamíferos terrestres. Las ratas canguro que viven en el sudoeste de Estados Unidos, comen principalmente semillas secas y no beben agua. Una rata canguro pierde agua, sobre todo, por evaporación durante el intercambio de gases, y obtiene agua en primer lugar del metabolismo celular. Por el contrario, un ser humano pierde una gran cantidad de agua en la orina y vuelve a obtenerla principalmente en los alimentos y las bebidas.

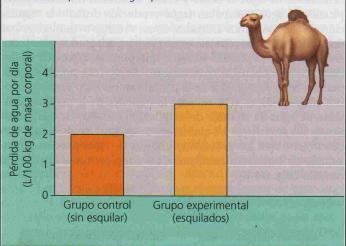
Figura 44-6

¿Qué papel desempeña el pelo en la conservación del agua en los camellos?

EXPERIMENTO

Knut y Bodil Schmidt-Nielsen y sus colegas de la Duke University observaron que el pelaje de los camellos expuestos al sol del Desierto del Sahara podían alcanzar temperaturas superiores a los 70 °C, mientras que la piel de los animales permanecía más de 30 °C más fría. Los Schmidt-Nielsen razonaron que el aislamiento de la piel por la cubierta de pelo puede reducir notablemente la necesidad de enfriamiento por evaporación de la sudoración. Para poner a prueba su hipótesis, compararon las tasas de pérdida de agua en camellos esquilados y sin esquilar.

RESULTADOS La eliminación del pelo de un camello aumentaba la tasa de pérdida de agua por sudoración hasta en un 50%.

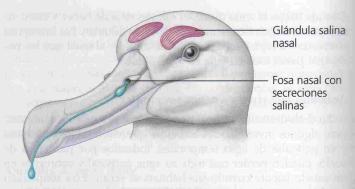


CONCLUSIÓN El pelo de los camellos desempeña un papel fundamental en la conservación del agua en el ambiente cálido del desierto en el que viven.

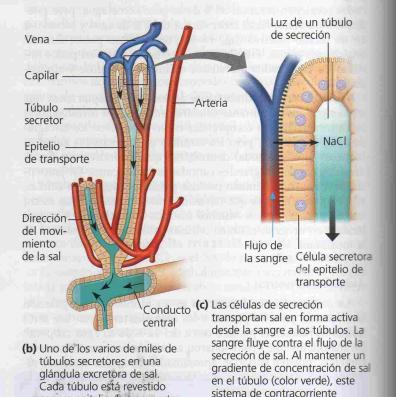
Epitelios de transporte

La principal función de la osmorregulación es mantener la composición del citoplasma celular, pero la mayor parte de los animales logran esto de forma indirecta, al manejar la composición de un líquido corporal interno que baña las células. En los insectos y otros animales con un sistema circulatorio abierto, este líquido es la hemolinfa (véase cap. 42). En los vertebrados y otros animales con un sistema circulatorio cerrado, las células están bañadas por un líquido intersticial controlado de manera indirecta a través de la composición de la sangre. El mantenimiento de la composición del líquido depende de estructuras especializadas, desde células que regulan el movimiento del soluto hasta órganos complejos, como el riñón de los vertebrados.

En la mayor parte de los animales hay uno o más tipos distintos de **epitelio de transporte** –una capa o capas de células epiteliales especializadas que regulan el movimiento de solutos– que son componentes esenciales de la regulación osmótica y de la eliminación de desechos metabólicos. Los epitelios de transporte mueven solutos específicos en cantidades controladas en direcciones específicas. Algunos epitelios de transporte se enfrentan al ambiente externo directamente, mientras que otros revisten canales conectados con el exterior, por medio de una abertura en la superficie corporal. Unidas por uniones estrechas impermea-



(a) Las glándulas salinas de un albatros se vacían por medio de un conducto a las fosas nasales y la solución salina se escurre hasta el extremo del pico, o bien es exhalada en forma de un aerosol fino.



▲ Fig. 44-7. Glándulas de excreción salina en las aves.

con un epitelio de transporte

drena a un conducto central.

rodeado por capilares y

bles (véase fig. 6-31), las células del epitelio forman una barrera en el límite tejido-medio. Esta disposición garantiza que cualquier soluto que se mueva entre el animal y el medio deba pasar a través de una membrana selectivamente permeable.

incrementa la transferencia de sales

desde la sangre a la luz del túbulo.

En la mayor parte de los animales, los epitelios de transporte están dispuestos en redes tubulares complejas con superficies extensas. Encontramos algunos de los mejores ejemplos en las glándulas salinas de las aves marinas, que eliminan el exceso de cloruro de sodio de la sangre (fig. 44-7). Por ejemplo, el albatros, que pasa meses o años en el mar, y necesita obtener tanto el alimento como el agua del océano, puede beber agua de mar porque sus glándulas salinas nasales secretan un líquido mucho más salado que el agua del océano. Así, aunque beber agua de mar

traiga aparejada la incorporación de una gran cantidad de sal, el ave logra una ganancia neta de agua. Por el contrario, los seres humanos que beben agua de mar, deben emplear más agua para excretar la carga salina que lo que se obtuvo al beber.

La estructura molecular de la membrana plasmática determina los tipos y las direcciones de los solutos que se mueven a través de un tipo particular de epitelio de transporte. En contraste con las glándulas excretoras de sal, los epitelios de transporte de las branquias de los peces de agua dulce emplean el transporte activo para mover las sales desde el ambiente acuoso diluido a la sangre. Los epitelios de transporte de los órganos excretores a menudo tienen la doble función de mantener el equilibrio de agua y eliminar los desechos metabólicos.

Evaluación de conceptos

- 1. El movimiento de sal desde el agua circundante hasta la sangre de un pez de agua dulce requiere el gasto de energía en forma de ATP. ¿Por qué?
- 2. ¿Por qué no existen animales de agua dulce que sean osmoconformistas?
- 3. ¿Por qué los tiburones son capaces de gastar proporcionalmente menos energía para su osmorregulación que los peces óseos marinos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 44-2

Los desechos nitrogenados de un animal reflejan su filogenia y su hábitat

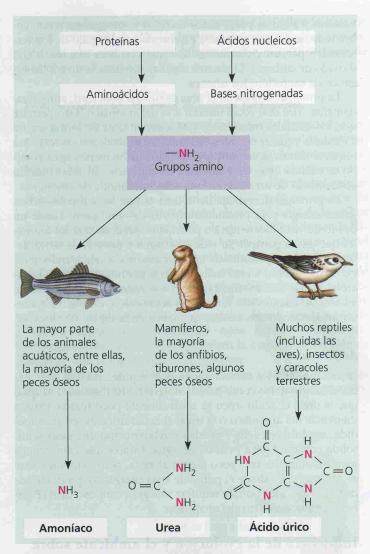
Dado que la mayor parte de los desechos metabólicos deben estar disueltos en agua cuando son eliminados del organismo, el tipo y la cantidad de productos de desecho de un animal pueden tener un gran impacto en su equilibrio hídrico. En cuanto a su efecto sobre la osmorregulación, entre los productos de desecho más importantes se encuentran los productos de degradación nitrogenados (que contienen nitrógeno) de las proteínas y de los ácidos nucleicos (fig. 44-8). Cuando estas macromoléculas se hidrolizan para obtener energía, o se convierten a hidratos de carbono o grasas, las enzimas eliminan el nitrógeno en forma de amoníaco (NH₃), una molécula muy tóxica. Algunos animales excretan amoníaco directamente, pero muchas especies primero convierten el amoníaco en otros compuestos que son menos tóxicos, pero que requieren energía en forma de ATP para ser producidos.

Formas de desechos nitrogenados

Diferentes animales excretan desechos nitrogenados en diferentes formas –amoníaco, urea o ácido úrico– que varían en su toxicidad y costo energético.

Amoníaco

Puesto que el amoníaco es muy soluble pero sólo se tolera en concentraciones muy bajas, los animales que excretan desechos nitrogenados en forma de amoníaco deben acceder a grandes



▲ Fig. 44-8. Desechos nitrogenados.

cantidades de agua. Por tanto, la excreción de amoníaco es más común en las especies acuáticas. Las moléculas de amoníaco pasan con facilidad a través de las membranas y se pierden rápidamente por difusión en el agua que las rodea. En muchos invertebrados, la liberación de amoníaco se produce a través de toda la superficie corporal. En los peces, la mayor parte del amoníaco se pierde en forma de iones amonio (NH₄*) a través del epitelio de las branquias; los riñones excretan solo cantidades bajas de residuos nitrogenados. En los peces de agua dulce, el epitelio de las branquias capta Na* del agua y lo intercambia por NH₄*, lo que ayuda a mantener una concentración mucho más alta de Na* en los líquidos corporales que en el agua que los rodea.

Urea

Aunque funciona bien en muchas especies acuáticas, la excreción de amoníaco es mucho menos adecuada para los animales terrestres. Dado que el amoníaco es tan tóxico puede transportarse y excretarse sólo en grandes volúmenes de soluciones muy diluidas, y la mayor parte de los animales terrestres y muchas especies marinas (que tienden a perder agua en su ambiente por ósmosis) simplemente no tiene acceso a suficiente agua. En lugar de ello, los mamíferos, la mayoría de los anfibios adultos, los ti-

burones y algunos peces óseos marinos y tortugas excretan, sobre todo, urea, una sustancia producida en el hígado de los vertebrados por un ciclo metabólico que combina amoníaco con dióxido de carbono. El sistema circulatorio lleva la urea a los órganos de excreción, los riñones.

La principal ventaja de la urea es su baja toxicidad, aproximadamente, 100 000 veces inferior a la del amoníaco. Esto permite que los animales transporten y almacenen urea de forma segura a elevadas concentraciones. Además, un animal que excreta urea requiere menos agua porque se pierde mucha menos agua cuando se excreta una cierta cantidad de nitrógeno en una solución concentrada de urea que en una solución diluida de amoníaco.

La principal desventaja de la urea es que los animales deben gastar energía para producirla a partir del amoníaco. Desde un punto de vista bioenergético podríamos predecir que los animales que pasan parte de su vida en el agua y parte en la tierra deberían cambiar, pasando de excretar amoníaco (ahorrando energía de este modo) a urea (reduciendo la pérdida de agua en la excreción). De hecho, muchos anfibios excretan principalmente amoníaco, cuando son renacuajos acuáticos, y cambian a excretar urea, cuando son adultos que viven en la tierra.

Acido úrico

Los insectos, los caracoles y muchos reptiles, incluso aves, excretan ácido úrico como principal desecho nitrogenado. Al igual que la urea, el ácido úrico es relativamente poco tóxico. Pero, a diferencia del amoníaco o la urea, el ácido úrico es, en gran medida, insoluble en agua y puede excretarse como una pasta semisólida con muy poca pérdida de agua. Ésta es una gran ventaja para los animales con poco acceso al agua, pero tiene un costo: es aún más caro, desde el punto de vista energético, producir ácido úrico que urea porque requiere una gran cantidad de ATP para sintetizarse a partir del amoníaco.

Influencia de la evolución y el ambiente sobre los desechos nitrogenados

En general, los tipos de desechos nitrogenados excretados dependen de la historia evolutiva del animal y de su hábitat –especialmente, la disponibilidad de agua- (fig. 44-8). Por ejemplo, el ácido úrico y la urea representan diferentes adaptaciones para excretar desechos nitrogenados, con una pérdida de agua mínima. Un factor que parece haber sido importante en la determinación de cuál de estas alternativas evolucionó en un grupo particular de animales es el modo de reproducción. Los desechos solubles pueden difundirse hacia el exterior de un huevo de anfibio que carece de cáscara o bien transportarse al exterior en la sangre de la madre en un embrión de mamífero. Sin embargo, los huevos con cáscara que producen las aves y otros reptiles son permeables a los gases, pero no a los líquidos, lo que significa que los desechos nitrogenados solubles liberados por un embrión quedarían atrapados dentro del huevo y podrían acumularse hasta alcanzar niveles peligrosos (aunque la urea es mucho menos dañina que el amoníaco, se transforma en tóxica en concentraciones muy altas). La evolución del ácido úrico como producto de desecho constituyó una ventaja selectiva porque se precipita fuera de la solución y puede almacenarse dentro del huevo como un sólido inofensivo, que se abandona cuando el animal eclosiona.

El tipo de desecho nitrogenado producido por los vertebrados depende del hábitat y del linaje evolutivo. Por ejemplo, las tortugas terrestres (que con frecuencia viven en áreas secas) excretan principalmente ácido úrico, mientras que las tortugas acuáticas excretan tanto urea como amoníaco. En algunas especies, los individuos pueden cambiar las formas de desechos nitrogenados que producen cuando las condiciones ambientales cambian. Por ejemplo, ciertas tortugas que habitualmente producen urea cambian a ácido úrico cuando la temperatura aumenta y el agua se vuelve más escasa. Este es otro ejemplo de la manera en que la respuesta al ambiente se produce en dos niveles: con el paso de las generaciones, la evolución determina los límites de las respuestas fisiológicas para una especie, pero, durante su vida, los organismos individuales realizan ajustes fisiológicos dentro de estas restricciones evolutivas.

La cantidad de desechos nitrogenados producidos está adaptada al presupuesto energético, ya que depende, en gran medida, de la cantidad y del tipo de alimento que ingiere el animal. Dado que los animales emplean energía a gran velocidad, los endotermos comen más alimentos -y producen más desechos nitrogenados- por volumen unitario que los ectotermos. Los depredadores, que derivan gran parte de su energía de las proteínas de la dieta, excretan más nitrógeno que los animales que dependen. principalmente, de líquidos o hidratos de carbono como fuentes energéticas.

Evaluación de conceptos



- 1. Las larvas de las libélulas, que son acuáticas, excretan amoníaco, mientras que las libélulas adultas, que son terrestres, excretan ácido úrico. Explíquelo.
- 2. ¿Qué papel desempeña el hígado de los vertebrados en el procesamiento orgánico de los desechos nitrogenados?
- ¿Qué ventajas ofrece el ácido úrico como desecho nitrogenado en los ambientes áridos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 4

Los distintos sistemas excretores son variaciones de una base tubular

Aunque los problemas del equilibrio hídrico son muy distintos en la tierra, en el agua salada y en el agua dulce, resolverlos depende de la regulación del movimiento de solutos entre los líquidos internos y el ambiente externo. Gran parte de este movimiento se maneja por sistemas excretores, que son fundamentales para la homeostasis porque eliminan los desechos metabólicos y controlan la composición de los líquidos corporales ajustando las tasas de pérdida de soluto. Antes de describir sistemas excretores en particular, consideremos el proceso básico de la excreción.

Procesos excretores

Aunque los sistemas excretores son diversos, casi todos generan el desecho líquido orina en un proceso que implica varios pasos (fig. 44-9). En primer lugar se colecta el líquido corporal (sangre, líquido celómico o hemolinfa). La recolección inicial de líquido habitualmente implica la filtración a través de membranas selectivamente permeables formadas por una monocapa de epitelio de transporte. Estas membranas retienen las células y las proteínas y otras moléculas grandes disueltas en los líquidos corporales; la presión hidrostática (presión arterial en muchos animales) fuerza el agua y los pequeños solutos, como sales, azúcares, aminoácidos y desechos nitrogenados, hacia el sistema de excreción. Este líquido se conoce como filtrado.

Aun cuando se produzca la filtración, la colección de líquido es en gran medida no selectiva; de este modo, es importante recuperar las moléculas esenciales pequeñas del filtrado y que regresen a los líquidos corporales. En el segundo paso del proceso, la reabsorción selectiva, el sistema excretor emplea al sistema de transporte activo para reabsorber solutos valiosos como la glucosa, ciertas sales y aminoácidos del filtrado. Los solutos no esenciales y los desechos (por ejemplo, las sales en exceso y las toxinas) quedan en el filtrado o se añaden a él por secreción selectiva, que también emplea el transporte activo. El bombeo de varios solutos ajusta además el movimiento osmótico de agua hacia adentro o hacia fuera del filtrado. El filtrado procesado se excreta después al exterior del sistema y del organismo en forma de orina.

Sistemas de excreción

Los sistemas que llevan a cabo las funcionas excretoras básicas varían ampliamente entre los distintos grupos de animales.

1 Filtración. El túbulo excretor reúne un filtrado proveniente de la sangre. El Capilar agua y los solutos son forzados por acción de la presión de la sangre a través Túbulo de las membranas excretor selectivamente permeables de un grupo de capilares hacia el interior del túbulo excretor. Reabsorción. El epitelio de transporte reabsorbe sustancias valiosas del filtrado y las devuelve a los líquidos corporales. Secreción. Otras sustancias, como las toxinas y el exceso de iones, son extraídas desde los líquidos corporales y añadidas al contenido del túbulo excretor. A Excreción. El filtrado abandona el sistema y el organismo.

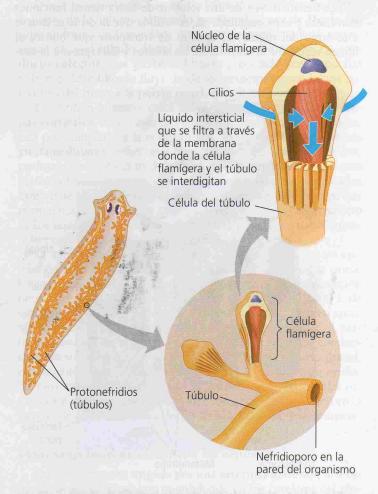
▲ Fig. 44-9. Funciones centrales de los sistemas excretores: panorama general. La mayor parte de los sistemas excretores producen un filtrado de los líquidos corporales por presión y luego modifican el contenido de este filtrado. Este diagrama es un modelo realizado de acuerdo con lo que ocurre en el sistema excretor de los vertebrados.

Sin embargo, generalmente, están construidos sobre la base de una red compleja de túbulos que proporcionan una gran área superficial para el intercambio de agua y solutos, que incluyen los desechos nitrogenados.

Protonefridios: los sistemas de células flamígeras

Los platelmintos tienen sistemas de excreción llamados protonefridios. Un protonefridio es una red de túbulos de extremo ciego que carecen de aberturas internas. Como se muestra en la figura 44-10, los túbulos se ramifican en todo el organismo, y las ramas más pequeñas están cubiertas por una unidad celular llamada célula flamígera. La célula flamígera tiene un mechón de cilios que se proyecta al interior del túbulo (el batir de los cilios se asemeja a una llama encendida, de allí el nombre de célula flamígera). El movimiento de los cilios lleva agua y solutos desde el líquido intersticial, a través de la célula flamígera (por filtración) al sistema tubular, y luego mueve la orina hacia fuera, a través de los túbulos, hasta que se vacían en el ambiente externo a través de aberturas llamadas nefridioporos. La orina excretada está muy diluida en los platelmintos de agua dulce, lo que ayuda a equilibrar la captación osmótica de agua desde el ambiente. Aparentemente, los túbulos reabsorben la mayoría de los solutos antes de que la orina salga del organismo.

Los sistemas de célula flamígera de los platelmintos de agua dulce parecen funcionar, principalmente, en la osmorregulación;



▲ Fig. 44-10. Protonefridios: sistema de células flamígeras de una planaria. Los protonefridios son túbulos internos ramificados que funcionan principalmente en la osmorregulación.

la mayoría de los desechos metabólicos se difunden hacia afuera del animal a través de la superficie corporal o se excretan en la cavidad gastrovascular y se eliminan a través de la boca (fig. 33-10). Sin embargo, en algunos gusanos planos parásitos, que son isoosmóticos con respecto a los líquidos que los rodean en los organismos huéspedes, los protonefridios principalmente eliminan desechos nitrogenados. Esta diferencia en la función muestra la manera en que las estructuras comunes a un grupo de organismos pueden estar adaptadas de diversos modos, por la evolución en diferentes ambientes. También hay protonefridios en los rotíferos, algunos anélidos, las larvas de los moluscos y los lanceolados, que son invertebrados cordados (véanse caps. 33 y 34).

Metanefridios

Otro tipo de sistema excretor tubular, los **metanefridios**, tiene aberturas internas que recogen los líquidos corporales **(fig. 44-11)**. Los metanefridios se encuentran en la mayor parte de los anélidos, incluyendo a las lombrices de tierra. Cada segmento de un gusano de este tipo tiene un par de metanefridios que están inmersos en el líquido celómico y envueltos por una red capilar. La abertura interna de un metanefridio está rodeada por un embudo ciliado, el nefrostoma. El líquido entra en el nefrostoma y pasa a través de un tubo colector en espiral, que incluye una vejiga de almacenamiento que se abre al exterior a través del nefridioporo.

Los metanefridios de una lombriz de tierra tienen funciones excretoras y osmorreguladoras. A medida que la orina se mueve a lo largo del túbulo, el epitelio de transporte que bordea el lumen reabsorbe la mayoría de los solutos y los regresa a la san-

Celoma
Red
capilar
Vejiga
Túbulo
colector
Nefridioporo

▲ Fig. 44-11. Metanefridios de una lombriz de tierra. Cada segmento del gusano contiene un par de metanefridios, que recolectan el líquido celómico del segmento anterior adyacente (aquí solo se muestra un metanefridio de cada par).

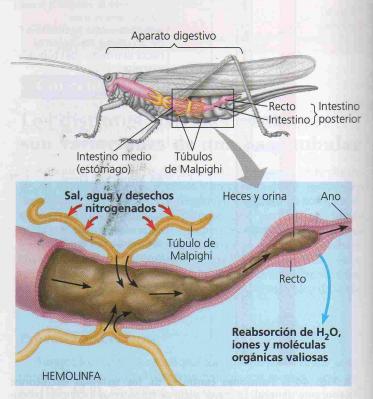
gre presente en los capilares. Los desechos nitrogenados permanecen en el túbulo y son excretados al exterior. Las lombrices de tierra habitan suelos húmedos y, habitualmente, experimentan una captación neta de agua por ósmosis a través de la piel. Sus metanefridios equilibran la entrada de agua y producen orina diluida (hipoosmótica con respecto a los líquidos corporales).

Túbulos de Malpighi

Los insectos y otros artrópodos terrestres tienen órganos llamados túbulos de Malpighi que eliminan los desechos nitrogenados y también funcionan en la osmorregulación (fig. 44-12). Los túbulos de Malpighi se abren al aparato digestivo y tienen extremos ciegos que están sumergidos en la hemolinfa (líquido circulatorio). El epitelio de transporte que reviste los túbulos secreta ciertos solutos -que incluyen los desechos nitrogenados- desde la hemolinfa a la luz del túbulo. El agua sigue a los solutos al interior del túbulo por ósmosis y el líquido pasa entonces al recto, donde la mayoría de los solutos son bombeados en sentido contrario hacia la hemolinfa. Nuevamente, el agua sigue a los solutos y los desechos nitrogenados -principalmente, ácido úrico insoluble- se eliminan casi como materia seca junto con las heces. El sistema excretor de los insectos es muy efectivo en la conservación del agua por lo que es una de las adaptaciones principales que contribuyen al enorme éxito de estos animales sobre la tierra.

Los riñones de los vertebrados

Los riñones de los vertebrados, habitualmente, funcionan tanto en la osmorregulación como en la excreción. Al igual que los órganos de excreción de la mayoría de los filos animales, los riñones están construidos por túbulos. Dado que las lampreas os-



▲ Fig. 44-12. Túbulos de Malpighi de los insectos. Los túbulos de Malpighi son sacos que sobresalen del aparato digestivo y eliminan los desechos nitrogenados y funcionan en la osmorregulación.

moconformistas, que no son vertebrados pero se encuentran entre los cordados primitivos vivos, tienen riñones con túbulos de excreción dispuestos una forma segmentada es probable que las estructuras excretoras de los ancestros de los vertebrados fuesen segmentadas. Sin embargo, los riñones de la mayoría de los vertebrados, sin embargo, son órganos compactos no segmentados que contienen numerosos túbulos dispuestos de forma muy organizada. Una densa red de capilares íntimamente asociada con los túbulos es también parte integral del sistema excretor de los vertebrados, al igual que los conductos y otras estructuras que llevan orina fuera de los túbulos y de los riñones y, finalmente, hacia el exterior del organismo. En las dos secciones siguientes nos centraremos en el sistema excretor de los mamíferos empleando a los seres humanos como ejemplo primario. Luego, finalizaremos el capítulo comparando los órganos de excreción de las distintas clases de vertebrados para ver de qué manera funcionan las distintas modificaciones evolutivas en diferentes medios.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cuáles son los procesos fundamentales implicados en todos los sistemas excretores, independientemente de sus diferencias anatómicas o de sus orígenes evolutivos?
- 2. Describa algunas ventajas de un sistema excretor construido alrededor de una red de finos túbulos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto ———



Las nefronas y los vasos sanguíneos asociados son las unidades funcionales del riñón de los mamíferos

El sistema excretor de los mamíferos se basa en los riñones, que son, además, el principal centro de balance hídrico regulación de agua y sales. Los mamíferos tienen un par de riñones. Cada riñón, con forma de guisante, tiene aproximadamente, 10 cm de longitud en los seres humanos; está irrigado por una arteria renal y drena mediante una vena renal (fig. 44-13a). El flujo sanguíneo a través de los riñones es muy importante. En los seres humanos, los riñones corresponden a menos del 1% del peso corporal, pero reciben, alrededor del 20% del volumen minuto en reposo. La orina sale de cada riñón a través de un conducto llamado uréter y ambos uréteres drenan en una vejiga común. Durante la micción, la orina es expulsada de la vejiga urinaria a través de un conducto llamado uretra, que desemboca en el exterior cerca de la vagina en las mujeres o a través del pene en los hombres. Los músculos de los esfínteres cercanos a la unión de la uretra y la vejiga, que están bajo elcontrol del sistema nervioso, regulan la micción.

Estructura y función de la nefrona y de las estructuras asociadas

El riñón de los mamíferos tiene dos regiones distintas, una corteza renal externa y una médula renal interna (fig. 44-

13b). Empaquetados en ambas regiones se encuentran los túbulos excretores microscópicos y los vasos sanguíneos asociados a ellos. La nefrona -la unidad funcional del riñón de los vertebrados- se compone de un único tubo alargado y un ovillo de capilares llamado glomérulo (figs. 44-13c y d). El extremo ciego del túbulo tiene una zona ensanchada con forma de copa, conocida como cápsula de Bowman, que rodea al glomérulo. Cada riñón humano contiene, aproximadamente, un millón de nefronas, con una longitud total de túbulos de 80 km.

Filtración de la sangre

La filtración ocurre cuando la presión de la sangre fuerza al líquido a pasar de la sangre del glomérulo a la luz de la cápsula de Bowman (fig. 44-13d). Los capilares porosos, junto con células especializadas de la cápsula, llamadas podocitos, son permeables al agua y a los solutos pequeños, pero no a las células sanguíneas o a moléculas grandes como las proteínas plasmáticas. La filtración de pequeñas moléculas no es selectiva, y el filtrado de la cápsula de Bowman contiene sales, glucosa, aminoácidos y vitaminas; desechos nitrogenados como la urea; y otras moléculas pequeñas una mezcla que es la imagen especular que refleja las concentraciones de estas sustancias en el plasma sanguíneo.

Recorrido del filtrado

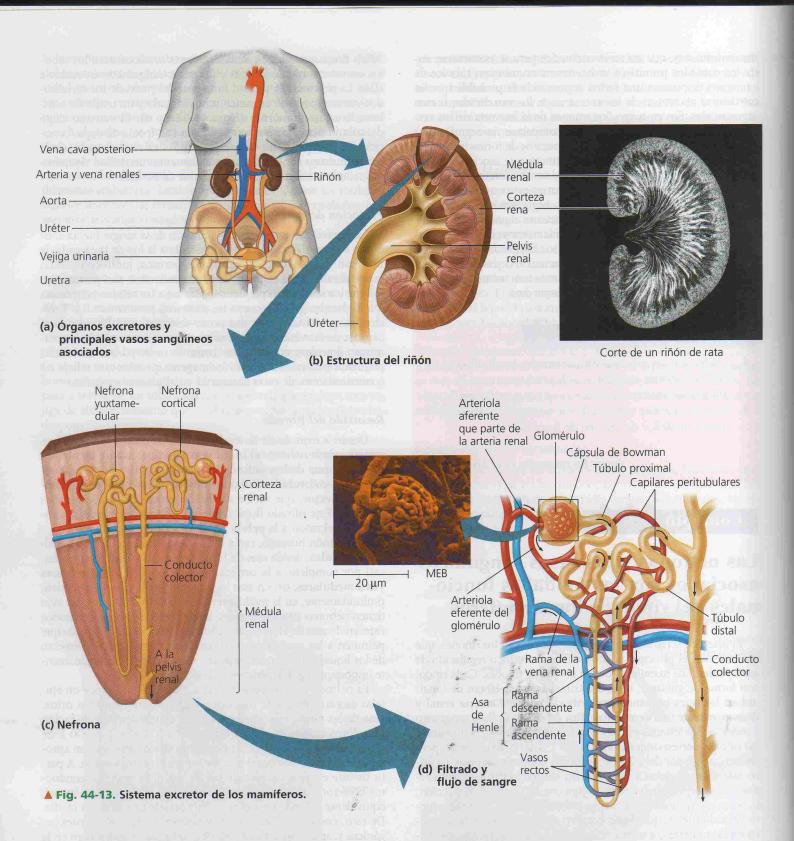
Desde la cápsula de Bowman, el filtrado pasa a través de tres regiones de la nefrona: el túbulo proximal; el asa de Henle, un tubo en forma de horquilla con un asa descendente y un asa ascendente; y el túbulo distal. El túbulo distal drena en un conducto colector, que recibe al filtrado procesado desde muchas nefronas. Este filtrado fluye desde los principales conductos colectores del riñón a la pelvis renal, que drena por el uréter.

En el riñón humano, cerca del 80% de las nefronas, las nefronas corticales, tienen asas de Henle reducidas y están confinadas, casi por completo, a la corteza renal. El otro 20%, las nefronas yuxtamedulares, tienen asas bien desarrolladas que se extienden, profundamente, en la médula renal. Solo los mamíferos y las aves tienen nefronas yuxtamedulares; las nefronas de otros vertebrados carecen de asas de Henle. Las nefronas yuxtamedulares son las que permiten a los mamíferos producir orina hiperosmótica respecto de los líquidos corporales, una adaptación que es extremadamente importante para la conservación del agua.

La nefrona y el conducto colector están revestidos por un epitelio de transporte que procesa el filtrado para formar la orina. Una de las tareas más importantes del epitelio es la reabsorción de solutos y agua. Cada día fluyen entre 1 100 L y 2 000 L de sangre a través de un par de riñones humanos, un volumen aproximadamente 275 veces el total de sangre en el organismo. A partir de este enorme tránsito de sangre, las nefronas y los conductos colectores procesan alrededor de 180 L de filtrado inicial, equivalente a 2 o 3 veces el peso corporal de una persona media. De esto, casi todo el azúcar, las vitaminas y otros nutrientes orgánicos y, aproximadamente, el 99% del agua se reabsorben en la sangre, dejando sólo cerca de 1,5 L de orina para ser eliminada.

Vasos sanguíneos asociados con las nefronas

Cada nefrona está irrigada por una arteriola aferente, una rama de la arteria renal que se subdivide en los capilares del glomérulo (fig. 44-13d). Los capilares convergen a medida que dejan el glomérulo y forman una arteriola eferente. Este vaso se subdivide nuevamente y forma los capilares peritubulares, que



rodean a los túbulos proximal y distal. La mayoría de los capilares se extienden hacia abajo y forman los **vasos rectos**, los capilares que irrigan el asa de Henle. Los vasos rectos también forman un bucle con vasos descendentes y ascendentes, que llevan la sangre en direcciones opuestas.

Si bien los túbulos excretores y los capilares que los rodean están íntimamente asociados, no intercambian materiales de forma directa. Los túbulos y los capilares están inmersos en líquido intersticial, a través del cual se difunden varias sustancias entre el plasma del interior de los capilares y el filtrado que está dentro del túbulo de la nefrona. Este intercambio se ve facilitado por la dirección relativa del flujo de sangre y del filtrado en las nefronas.

Del filtrado sanguíneo a la orina: en detalle

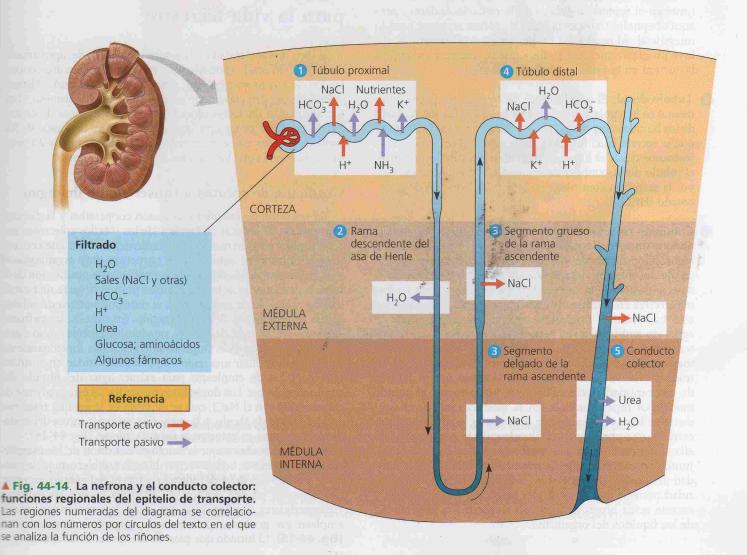
En esta sección nos concentraremos en la forma en que el filtrado se transforma en orina, a medida que fluye a través de la nefrona y del tubo colector. Los números rodeados por un círculo corresponden a los números de la **figura 44-14**.

1 Túbulo proximal. La secreción y la reabsorción en el túbulo proximal alteran de modo notable el volumen y la composición del filtrado. Por ejemplo, las células del epitelio de transporte ayudan a mantener un pH relativamente constante en los líquidos corporales por la secreción controlada de H+. Las células también sintetizan y secretan amoníaco, que neutraliza el ácido y evita que el filtrado se vuelva demasiado ácido. Cuanto más ácido es el filtrado, mayor cantidad de amoníaco producen y secretan las células, y la orina de un mamífero habitualmente contiene parte del amoníaco proveniente de esta fuente (aunque la mayor parte de los desechos nitrogenados se excretan en forma de urea). Los túbulos proximales absorben también alrededor del 90% del buffer o tampón bicarbonato (HCO₃-). Los fármacos y otros tóxicos que se han procesado en el hígado pasan a través de los capilares peritubulares al líquido intersticial y luego se secretan a través del epitelio del túbulo proximal a la luz de los nefrones. Por el contrario, los nutrientes valiosos, entre ellos, la glucosa, los

aminoácidos y el potasio, (K^+) , se transportan de forma activa o pasiva desde el filtrado del líquido intersticial y luego se trasladan a los capilares peritubulares.

Una de las funciones más importantes del túbulo proximal es la reabsorción de casi todo el NaCl (sal) y agua del enorme volumen del filtrado inicial. La sal presente en el filtrado se difunde a las células del epitelio de transporte, y las membranas de las células transportan activamente Na⁺ al líquido intersticial. Este paso de carga positiva se equilibra por el transporte pasivo de Cl- hacia el exterior del túbulo. A medida que la sal se mueve desde el filtrado al líquido intersticial, el agua la acompaña por ósmosis. El lado exterior del epitelio tiene una superficie mucho menor que la del lado de la luz, lo que reduce al mínimo la fuga de sales y de agua en sentido inverso, al interior del túbulo. En su lugar, la sal y el agua se difunden desde el líquido intersticial a los capilares peritubulares.

Rama descendente del asa de Henle. La reabsorción de agua continúa a medida que el filtrado se mueve por la rama descendente del asa de Henle. Aquí el epitelio de transporte es permeable al agua, pero no muy permeable a las sa-



les y a otros solutos pequeños. Para que el agua se mueva al exterior del túbulo por ósmosis, el líquido intersticial que lo baña debe ser hiperosmótico con respecto al filtrado. La osmolaridad del líquido intersticial, de hecho, se hace cada vez mayor desde la corteza externa a la médula interna del riñón. Así, el filtrado que se mueve hacia abajo desde la corteza a la médula, dentro de la rama descendente del asa de Henle, continúa cediendo agua al líquido intersticial de una osmolaridad cada vez mayor, lo cual incrementa la concentración de solutos en el filtrado.

- 3 Rama ascendente del asa de Henle. El filtrado alcanza el extremo del asa, penetra profundamente en la médula renal en el caso de las nefronas yuxtamedulares; luego se mueve retrocediendo a la corteza dentro de la rama ascendente. Contrariamente a lo que ocurre dentro de la rama descendente, el epitelio de transporte de la rama ascendente es permeable a las sales pero no al agua. La rama ascendente tiene dos regiones especializadas: un segmento delgado, cercano al extremo del asa y un segmento grueso adyacente al túbulo distal. A medida que el filtrado asciende por el segmento delgado, el NaCl que se concentró en la rama descendente se difunde hacia el exterior del túbulo permeable, para ingresar en el líquido intersticial. Este movimiento incrementa la osmolaridad del líquido intersticial de la médula. El éxodo de sal desde el filtrado continúa en el segmento grueso de la rama ascendente, pero aquí el epitelio transporta NaCl de forma activa al líquido intersticial. Al perder sal sin perder agua, el filtrado se diluye progresivamente a medida que se mueve y asciende a la corteza en la rama ascendente del asa.
- 4 Túbulo distal. El túbulo distal desempeña un papel fundmental en la regulación del K+y en la concentración de NaCl de los líquidos corporales, por variación de la cantidad de K+que se secreta en el filtrado y de la cantidad de NaCl que se reabsorbe desde el filtrado. Al igual que el túbulo proximal, el túbulo distal también contribuye a la regulación del pH, por la secreción controlada de H+y la reabsorción de bicarbonato (HCO₃-).
- 6 Conducto colector. El conducto colector transporta el filtrado a través de la médula a la pelvis renal. Mediante la reabsorción activa de NaCl, el epitelio de transporte del conducto colector desempeña un papel importante en la determinación de la cantidad de sal que se excreta en forma efectiva en la orina. Aunque su grado de permeabilidad está bajo control hormonal, el epitelio es permeable al agua; sin embargo, no es permeable a las sales, o en la corteza renal, a la urea. Así, a medida que el conducto colector atraviesa el gradiente de osmolaridad del riñón, el filtrado se vuelve cada vez más concentrado por la pérdida de una cantidad creciente de agua, por ósmosis, al líquido intersticial hiperosmótico. En la médula interna, el conducto se hace permeable a la urea. Dada la alta concentración de urea presente en el filtrado en este punto, parte de ella se difunde y sale del conducto al líquido intersticial. Junto con el NaCl, esta urea contribuye a la alta osmolaridad del líquido intersticial de la médula. Esta alta osmolaridad permite que el riñón del mamífero conserve agua y excrete orina hiperosmótica con respecto a la generalidad de los líquidos del organismo.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué manera una disminución de la presión arterial en la arteriola aferente que llega a un glomérulo afecta a la velocidad de filtración de la sangre dentro de la cápsula de Bowman?
- 2. Una diversidad de fármacos determinan que el epitelio del conducto colector sea menos permeable al agua. ¿De qué manera afectaría esto a la función renal?
- 3. Formule una lista de las partes de la nefrona en el orden en el cual se mueve el filtrado a través de ellos: túbulo proximal, cápsula de Bowman, túbulo distal, asa de Henle.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 44-5

La capacidad del riñón de los mamíferos para conservar agua es una adaptación fundamental para la vida terrestre

Si bien la osmolaridad de la sangre humana es de, aproximadamente, 300 mosm/L, el riñón puede excretar orina con una concentración de cuatro veces mayor: cerca de 1 200 mosm/L. Algunos mamíferos pueden concentrar la orina aun más. Por ejemplo, el ratón australiano (*Notomys alexis*), que vive en regiones desérticas, puede producir orina con una concentración de hasta 9 300 mosm/L, 9 veces más concentrada que el agua de mar, y 25 veces más concentrada que los líquidos corporales del animal.

Gradiente de solutos y conservación del agua

En un riñón de mamífero, la acción cooperativa y la disposición precisa de las asas de Henle y de los túbulos colectores son responsables en gran medida del gradiente osmótico que concentra a la orina. Pero aun con esta estructura muy organizada, el mantenimiento de las diferencias osmóticas y la producción de la orina hiperosmótica solo son posibles porque se gasta una cantidad considerable de energía para el transporte activo de solutos contra los gradientes de concentración. En síntesis, las nefronas -en especial, las asas de Henle- pueden imaginarse como diminutas maquinarias que emplean energía, cuyo funcionamiento consiste en producir una región de alta osmolaridad en el riñón, que luego puede emplearse para extraer agua del filtrado del conducto colector. Los dos solutos primarios en este gradiente de osmolaridad son el NaCl, que se deposita en la médula renal por acción del asa de Henle, y la urea, que escapa a través del epitelio del conducto colector en la médula interna (fig. 44-14).

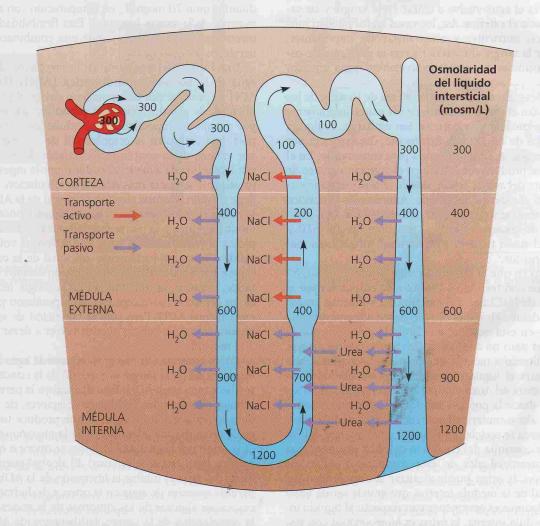
Para comprender mejor la fisiología del riñón de los mamíferos como órgano de conservación de agua establezcamos de nuevo el trazado del flujo del filtrado a través del túbulo excretor, centrándonos en esta ocasión, en la forma en que las nefronas yuxtamedulares mantienen un gradiente de osmolaridad renal y emplean ese gradiente para excretar una orina hiperosmótica (fig. 44-15). El filtrado que pasa de la cápsula de Bowman al tú-

bulo proximal tiene una osmolaridad cercana a los 300 mosm/L, la misma que la sangre. A medida que el filtrado fluye a través del túbulo proximal de la corteza renal se reabsorbe una gran cantidad de agua y sales; así, el volumen del filtrado disminuye notablemente pero, a raíz de la pérdida de sales, la osmolaridad sigue siendo, aproximadamente, la misma.

A medida que el filtrado fluye desde la corteza a la médula en la rama descendente del asa de Henle, el agua sale del túbulo por ósmosis. La osmolaridad del filtrado se incrementa, dado que los solutos, incluido el NaCl, se concentran más. La mayor osmolaridad (cerca de 1 200 mosm/L) existe en el codo del asa de Henle. Este hecho determina un máximo de la difusión de sales hacia el exterior del túbulo, a medida que el filtrado rodea la curva y entra a la rama ascendente, la cual, recordemos, es permeable

a las sales, pero no al agua. Así, las dos ramas del asa de Henle cooperan para mantener el gradiente de osmolaridad en el líquido intersticial del riñón. La rama descendente produce un filtrado cada vez más salino y, luego, el NaCl se difunde desde la rama ascendente para mantener una elevada osmolaridad en el líquido intersticial de la médula renal.

Debemos destacar que el asa de Henle tiene varias cualidades de un sistema contracorriente, semejante –en principio– a los mecanismos contracorriente que logran el máximo de absorción de oxígeno por las branquias de los peces (fig. 42-21) o que reducen la pérdida de calor en los endotermos (fig. 40-15). En estos casos, los mecanismos contracorriente afectan al movimiento pasivo a lo largo de un gradiente de concentración de oxígeno o de calor. Por el contrario, en el sistema contracorriente que afec-



▲ Fig. 44-15. Concentración de la orina en el riñón humano: modelo de dos solutos. Dos solutos contribuyen a la osmolaridad del líquido intersticial: el NaCl y la urea. El asa de Henle mantiene el gradiente intersticial de NaCl, que se incrementa en la rama descendente y disminuye en la rama ascendente. La urea se difunde al líquido intersticial de la médula desde el conducto colector (la mayor parte de la urea del filtrado permanece en el túbulo colector y se excreta). El filtrado realiza tres trayectos entre la corteza y la médula: primero, hacia abajo, luego, hacia arriba y, luego, nuevamente hacia abajo, al conducto colector. A medida que el filtrado fluye en el conducto colector a través del líquido intersticial de osmolaridad creciente, más agua se mueve hacia fuera del túbulo por ósmosis, concentrando, por tanto, los solutos, entre ellos, la urea, que quedan en el filtrado.

ta al asa de Henle se gasta energía para transportar NaCI de forma activa desde el filtrado que se encuentra en la parte superior de la rama ascendente del asa. Estos sistemas contracorriente que gastan energía para crear gradientes de concentración se conocen como sistemas multiplicadores de contracorriente. El sistema multiplicador da contracorriente que implica el asa de Henle mantiene una concentración elevada de sal en el interior del ri-

ñón y permite que éste forme orina concentrada.

¿Qué evita que los capilares de los vasos rectos disipen el gradiente al llevarse al exterior la concentración elevada de NaCl presente en el líquido intersticial de la médula? En la figura 44-13 vemos que los vasos rectos también constituyen un sistema contracorriente, con vasos descendentes y ascendentes que llevan sangre en direcciones opuestas, a través del gradiente de osmolaridad renal. A medida que el vaso descendente transporta sangre hacia la médula interna, se pierde agua de la sangre y el NaCl se difunde hacia ella. Estos flujos se invierten cuando la sangre fluye en sentido contrario -hacia la corteza- en el vaso ascendente: entonces el agua vuelve a entrar en la sangre y las sales se difunden hacia el exterior. Así, los vasos rectos pueden proporcionar al riñón nutrientes y otras sustancias importantes, transportadas por la sangre sin interferir con el gradiente de osmolaridad que posibilita que este órgano excrete orina hiperosmótica.

Las características de contracorriente del asa de Henle y de los vasos rectos facilitan el mantenimiento de un marcado gradiente osmótico entre la médula y la corteza. Sin embargo, cualquier gradiente osmótico de un animal, finalmente, desaparecerá por difusión, a menos que se emplee energía para conservarlo. En el riñón, este gasto se produce sobre todo en el segmento grueso de la rama ascendente del asa de Henle, donde el NaCl se transporta de forma activa al exterior del túbulo. Aun con los beneficios del intercambio contracorriente, este proceso –junto con otros sistemas renales de transporte activo– consume mucho ATP y, por su tamaño, el riñón tiene una de las tasas metabólicas más elevadas de los órganos.

En el momento en que el filtrado alcanza el túbulo distal, éste es hipoosmótico con respecto a los líquidos corporales por el transporte activo de NaCl hacia el exterior del segmento grueso de la rama ascendente. Ahora, el filtrado desciende nuevamente hacia la médula -en esta ocasión, en el túbulo colector- que es permeable al agua pero no a las sales. Por tanto, por ósmosis se extrae agua del filtrado a medida que pasa desde la corteza a la médula y encuentra el líquido intersticial de osmolaridad creciente. Esto concentra sal, urea y otros solutos en el filtrado. Parte de la urea sale desde la porción inferior del conducto colector y contribuye a la alta osmolaridad intersticial de la médula interna (aunque esta urea se recicla por difusión en el interior del asa de Henle, la fuga continua del conducto colector mantiene una concentración intersticial alta de este compuesto). Antes de abandonar el riñón, la orina puede alcanzar la osmolaridad del líquido intersticial de la médula interna, que puede ser de hasta 1 200 mosm/L. Aunque es isoosmótica con respecto al líquido intersticial de la médula interna, la orina es hiperosmótica con respecto a la sangre y al líquido intersticial de cualquier otra región del organismo. Esta alta osmolaridad permite que los solutos permanezcan en la orina que va a excretarse desde el organismo con una pérdida de agua mínima.

La nefrona yuxtamedular, con sus características concentradoras de orina, es una adaptación fundamental para la vida terrestre porque permite que los mamíferos eliminen sales y residuos nitrogenados sin derrochar agua. Como hemos visto, la notable capacidad del riñón del mamífero para producir orina hiperos-

mótica depende por completo de la disposición precisa de los túbulos, y de los conductos colectores de la corteza renal y de la médula. En este sentido, el riñón es uno de los ejemplos más claros de la forma en que la función de un órgano está inseparablemente vinculada a su estructura.

Regulación de la función renal

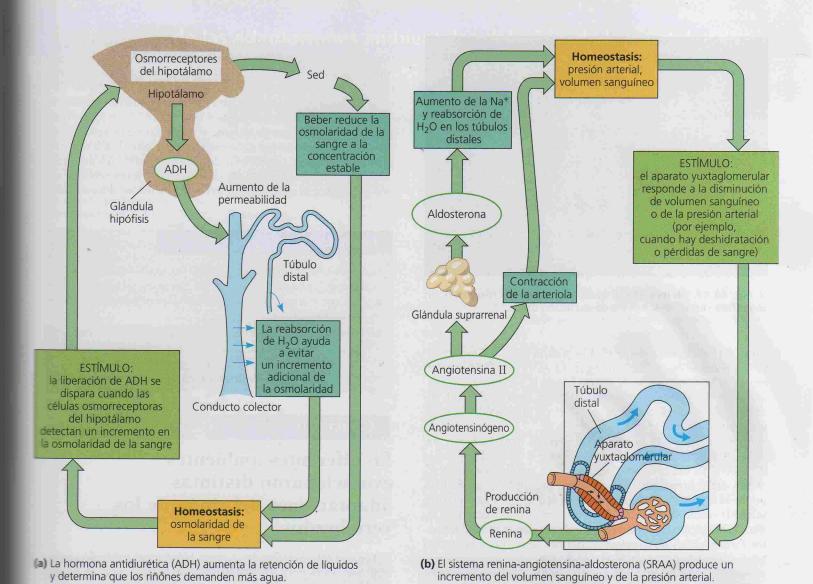
Uno de los aspectos más importantes del riñón de los mamíferos es su capacidad de ajustar tanto el volumen como la osmolaridad de la orina, de acuerdo con el equilibrio de agua y sales del organismo y de la tasa de producción de urea. En situaciones de elevada ingesta de sal y baja disponibilidad de agua, un mamífero puede excretar urea y sales con una pérdida de agua mínima en pequeños volúmenes de orina hiperosmótica. Pero si hay escasez de sal y la ingesta de líquidos es elevada, el riñón puede manejar el exceso de agua con una escasa pérdida de sales, produciendo grandes volúmenes de orina hipoosmótica (tan diluida como 70 mosm/L, en comparación con alrededor de 300 mosm/L de la sangre humana). Esta flexibilidad para la función osmorreguladora se maneja por una combinación de controles

nerviosos y hormonales.

Una hormona importante en la regulación del equilibrio del agua es la hormona antidiurética (ADH) (fig. 44-16a). La ADH se produce por el hipotálamo del cerebro y se almacena y libera de la glándula hipófisis posterior, que está situada justo por debajo del hipotálamo. Las células osmorreceptoras del hipotálamo controlan la osmolaridad de la sangre; cuando sube por encima de la concentración estable de 300 mosm/L (quizá por la pérdida de agua en el sudor o por la ingesta de un alimento salado), se libera más ADH a la circulación sanguínea y ésta llega al riñón. La zona efectora principal de la ADH son los túbulos distales y los conductos colectores del riñón, donde la hormona incrementa la permeabilidad del epitelio al agua. Esto amplifica la reabsorción de agua que reduce el volumen urinario y ayuda a evitar un incremento adicional de la osmolaridad de la sangre por encima de la concentración estable. Por retroalimentación negativa, la osmolaridad de la sangre reduce la actividad de las células osmorreceptoras del hipotálamo y, entonces, se secreta menos ADH. Pero sólo la obtención de agua adicional en los alimentos y la bebida pueden volver a llevar la osmolaridad a 300 mosm/L.

Por el contrario, si una gran ingesta de agua ha disminuido la osmolaridad de la sangre por debajo de la concentración estable, se libera muy poca ADH. Esto disminuye la permeabilidad de los túbulos distales y los conductos colectores, de modo que se reduce la reabsorción de agua, lo que produce una mayor descarga de orina diluida (el aumento de la micción se llama diuresis y es la razón por la cual, la ADH, que se opone a este estado, se denomina hormona antidiurética). El alcohol puede alterar el equilibrio del agua al inhibir la liberación de la ADH y provocar una pérdida excesiva de agua en la orina y deshidratación (que, a veces, causa algunos de los síntomas de la resaca). Normalmente, la osmolaridad de la sangre, la liberación de ADH y la reabsorción de agua en el riñón se vinculan en un bucle de retroalimentación que contribuye a la homeostasis.

Un segundo mecanismo regulador implica un tejido especializado llamado aparato yuxtaglomerular, que se localiza cerca de la arteriola eferente que irriga al glomérulo (fig. 44-16b). Cuando la presión arterial o el volumen sanguíneo de la arteriola aferente caen (por ejemplo, como resultado de la ingesta escasa de sal o de la pérdida de sangre), la enzima renina inicia reacciones químicas que convierten a una proteína



▲ Fig. 44-16. Control hormonal del riñón por circuitos de retroalimentación negativa.

plasmática llamada angiotensinógeno en un péptido llamado angiotensina II. Al funcionar como una hormona, la angiotensina II incrementa la presión arterial al contraer las arteriolas y disminuir el flujo sanguíneo en muchos capilares, incluidos los del riñón. La angiotensina II estimula, además, los túbulos proximales de la nefrona para que reabsorban más NaCl y agua. Esto reduce la cantidad de sal y agua excretada en la orina y, en consecuencia, eleva el volumen sanguíneo y la presión arterial. Otro efecto de la angiotensina II es la estimulación de las glándulas suprarrenales para eliminar una hormona conocida como aldosterona. Esta hormona actúa sobre los túbulos distales de la neurona, al obligarles a reabsorber más sodio (Na+) y agua e incrementar el volumen sanguíneo y la presión arterial. En resumen, el sistema renina-angiotensinaaldosterona (SRAA) es parte de un circuito de retroalimentación complejo que funciona en la homeostasis. Un descenso de

la presión arterial y del volumen sanguíneo provoca la liberación de renina desde el aparato yuxtaglomerular. A su vez, el incremento de la presión arterial y del volumen sanguíneo que resultan de diversas acciones de la angiotensina II y la aldosterona reducen la liberación de renina.

Las funciones de la ADH y del SRAA pueden parecer redundantes, pero no lo son. Ambos incrementan la reabsorción de agua, pero actúan frente a diferentes problemas de osmorregulación. La liberación de ADH es una respuesta al incremento de osmolaridad de la sangre, como ocurre cuando el organismo se deshidrata por la pérdida excesiva de agua o por el consumo insuficiente de ésta. Sin embargo, una situación que provoca una pérdida excesiva, tanto de sal como de líquidos corporales —una herida, por ejemplo, o una diarrea grave— reducirá el volumen hemático sin incrementar la osmolaridad. Esto no producirá un cambio en la liberación de ADH, pero el SRAA responderá a la



▲ Fig. 44-17. Un murciélago vampiro (*Desmodus rotundus*), un mamífero con un mecanismo de excreción único.

caída del volumen sanguíneo y a la presión arterial e incrementará la reabsorción de Na⁺ y de agua. La ADH y el SRAA colaboran en la homeostasis; la ADH sola bajará la concentración sanguínea de Na⁺ al estimular la reabsorción de agua en el riñón, pero el SRAA ayuda a mantener el equilibrio al estimular la reabsorción de Na⁺.

Existe además otra hormona, un péptido llamado factor natriurético auricular (FNA), que se opone al SRAA. Las paredes de la aurícula del corazón liberan FNA en respuesta a un incremento del volumen sanguíneo y de la presión arterial. El FNA inhibe la liberación de renina desde el aparato yuxtaglomerular, inhibe la reabsorción de NaCl por los conductos colectores y reduce la liberación de aldosterona desde las glándulas suprarrenales. Estas acciones disminuyen el volumen sanguíneo y la presión arterial. De esta forma, la ADH, el SRAA y el FNA proporcionan un sistema elaborado de controles y equilibrios que regula la capacidad del riñón para controlar la osmolaridad, la concentración de sales, el volumen de la sangre y la presión arterial. El papel regulador del FNA es un área de investigación activa en la actualidad

La flexibilidad del riñón de los mamíferos les permite ajustarse con rapidez a problemas de osmorregulación y excreción opuestos. El murciélago vampiro sudamericano ilustra esta adaptabilidad (fig. 44-17). Los murciélagos de esta especie se alimentan de la sangre de grandes aves y mamíferos. Los murciélagos emplean sus dientes afilados para practicar una pequeña incisión en la piel de la víctima y luego succionan sangre de la herida. Los anticoagulantes de la saliva del murciélago impiden que la sangre se coagule, pero la presa a menudo no queda gravemente dañada. Dado que los murciélagos vampiro con frecuencia buscan alimento durante muchas horas y vuelan a través de largas distancias para localizar una víctima, consumen toda la sangre que sea posible cuando encuentran una presa, tanta que después de alimentarse, el murciélago puede estar demasiado pesado como para levantar vuelo. Sin embargo, los riñones del murciélago se deshacen de la mayor parte del agua absorbida de la sangre ingerida que constituye su alimento y excretan grandes volúmenes de orina diluida cuando se alimentan: hasta el 24% de la masa corporal por hora. Habiendo perdido suficiente peso como para levantar vuelo, el murciélago puede volar nuevamente a su morada en una cueva o en un árbol hueco, donde pasa el día. En su refugio, el murciélago se enfrenta a un problema regulador muy distinto. Su alimento se compone básicamente de proteínas, lo que genera grandes cantidades de urea; no obstante, los murciélagos que se encuentran colgando del techo de la cueva no tienen acceso al consumo de agua para diluirla. En lugar de hacer esto, sus riñones cambian para producir pequeñas cantidades de orina muy concentrada (hasta 4 600 mosm/L), un ajuste que permite eliminar la carga de urea y conservar tanta agua como sea posible. La capacidad del murciélago vampiro de alternar rápidamente entre la producción de grandes cantidades de orina diluida y pequeñas cantidades de orina muy hiperosmótica es una parte esencial de su adaptación a una fuente de alimentación inusual.

Evaluación de conceptos 🖣



- 1. ¿Cómo afecta el alcohol a la regulación del equilibrio de agua del organismo?
- 2. ¿De qué manera afecta el consumo de comida salada a la función renal?
- 3. Identifique una consecuencia funcional principal de las características del tipo de contracorriente del asa de Henle.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 44-6

En diferentes ambientes evolucionaron distintas adaptaciones del riñón de los vertebrados

Los animales vertebrados ocupan hábitat que va desde selvas tropicales a desiertos y desde algunas de las masas de agua más saladas a las aguas diluidas de los lagos de alta montaña. Las variaciones en la estructura y la función de la nefrona equipan a los riñones de diferentes vertebrados para la osmorregulación en los distintos hábitats. Las adaptaciones del riñón de los vertebrados se muestran con mayor claridad, comparando a especies que habitan un amplio espectro de ambientes o comparando las respuestas de diferentes grupos de vertebrados en condiciones ambientales similares (fig. 44-18).

En todos los animales, las "máquinas" fisiológicas sofisticadas que llamamos órganos, funcionan de forma continua, manteniendo el equilibrio de solutos y de agua, y excretando desechos nitrogenados. Los detalles que hemos revisado en este capítulo sólo esbozan a la gran complejidad de los mecanismos neurales y hormonales implicados en la regulación de estos procesos homeostáticos. El siguiente capítulo explora con mayor profundidad el control hormonal de la homeostasis.

Evaluación de conceptos



1. ¿Qué indica el número y la longitud de las nefronas acerca del hábitat de los peces? ¿Qué indica acerca de las tasas de producción de orina?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Exploración de las adaptaciones ambientales del riñón de los vertebrados.

MAMÍFEROS

Los mamíferos que excretan la orina más hiperosmótica, como el ratón australiano (*Notomys alexis*), las ratas canguro de América del Norte y otros mamíferos del desierto, tienen asas de Henle notablemente largas. Las asas largas mantienen gradientes osmóticos pronunciados en el riñón, lo que determina que la orina se concentre mucho cuando pasa de la cor



Rata canguro (Dipodomys spectabilis)

teza a la médula en los conductos colectores.

Por el contrario, los castores, las ratas almizcleras y otros mamíferos acuáticos que pasan gran parte del tiempo en agua dulce, y pocas veces se enfrentan a problemas de deshidratación, tienen nefronas con asas

Castor (Castor canadensis)

muy cortas que dan como resultado una capacidad muy inferior de concentrar la orina. Los mamíferos terrestres que viven en condiciones húmedas tienen asas de Henle de longitud intermedia y la capacidad de producir orina de concentración intermedia, con respecto a la producida por los animales de agua dulce o los mamíferos del desierto.

AVES Y OTROS REPTILES



Correcaminos (Geococcyx californianus)

Las aves, al igual que los mamíferos, tienen riñones con nefronas yuxtamedulares que se especializan en la conservación del agua. Sin embargo, las nefronas de las aves tienen asas de Henle mucho más cortas, de modo que los riñones de las aves no pueden concentrar orina a las altas osmolaridades alcanzadas por los riñones de los mamíferos. Aunque pueden producir ori-

na hiperosmótica, la principal adaptación para la conservación del agua en las aves es el ácido úrico que puede excretarse como una pasta, como la molécula de desecho de nitrógeno y reduce, por tanto, el volumen urinario.

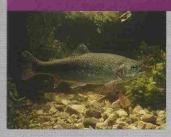
Los riñones de otros reptiles, que tienen sólo nefronas corticales, producen orina que es, al menos, isoosmótica con respecto a los líquidos cor-

porales. Sin embargo, el epitelio de la cloaca (véase cap. 34) ayuda a conservar liquidos, reabsorbiendo parte del líquido presente en la orina y las heces. También, al igual que las aves, la mayoría de los demás reptiles terrestres excretan desechos nitrogenados en forma de ácido úrico.



Iguana del desierto (Dipsosaurus dorsalis)

PECES DE AGUA DULCE Y ANFIBIOS



Trucha arcoiris (Oncorrhynchus mykiss)

Puesto que son hiperosmóticos con respecto a su entorno, los peces de agua dulce deben excretar el exceso de agua de forma continua; al contrario de lo que ocurre con los mamíferos y las aves, los peces de agua dulce producen grandes volúmenes de orina muy diluida. Sus riñones, que tienen gran número de nefronas, producen filtrado a una elevada tasa. Los peces de

agua dulce conservan las sales reabsorbiendo iones del filtrado en los túbulos distales.

Los riñones de los anfibios funcionan en gran medida como los de los

peces de agua dulce. Cuando está en agua dulce, la piel de la rana acumula ciertas sales del agua por transporte activo, y los riñones excretan orina diluida. Cuando están en tierra, donde la deshidratación es el problema más grave de la osmorregulación, las ranas conservan los líquidos corporales reabsorbiendo agua a través del epitelio de la vejiga urinaria.



Rana (Rana temporaria)

PECES MARINOS ÓSEOS

Atún rojo (Thunnus thynnus)

Dado que son hipoosmóticos con respecto al agua salada, los peces marinos óseos pierden agua corporal y ganan exceso de sales del medio; los desafíos ambientales son opuestos a los que enfrentan sus parientes de agua dulce. En comparación con los peces de agua dulce, los peces marinos tienen nefronas más escasas y de menor tamaño, con ausencia de túbulo distal. Además, los riñones de la mayor parte de los peces marinos tienen pequeños glomérulos y algunos carecen de ellos. Así, los riñones de los peces marinos tienen tasas de foltración bajas y excretan muy poca orina. La principal función de los riñones es deshacerse de los iones con doble carga, como el calcio (Ca²+), el magnesio (Mg²+) y el sulfato (SO₄²-), que los peces captan por su incesante consumo de agua de mar. Los peces marinos se liberan de estos iones secretándolos a los túbulos proximales de las nefronas y excretándolos con la orina.

Revisión del capítulo 44

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



La osmorregulación equilibra la captación y la pérdida de agua y solutos

- ▶ La osmorregulación se basa, en gran medida, en el movimiento controlado de solutos entre los líquidos externos y el ambiente interno, y el movimiento de agua que les sigue por ósmosis (p. 922).
- Ósmosis (pp. 922-923). Las células requieren un equilibrio entre la obtención y la pérdida osmótica de agua. La captación y la pérdida de agua se equilibran mediante varios mecanismos de autorregulación en diferentes ambientes.
- Desafíos osmóticos (pp. 923-925). Los osmoconformistas, que son sólo animales marinos, son isosmóticos con su entorno y no regulan su osmolaridad. Los osmorreguladores gastan energía para controlar la captación y pérdida de agua en un ambiente hiperosmótico o hipoosmótico. Entre los animales marinos, la mayor parte de los invertebrados son osmoconformistas. Los tiburones tienen una osmolaridad ligeramente superior a la del agua de mar porque retienen urea. Los peces óseos marinos ceden agua a sus ambientes hiperosmóticos y beben agua de mar. Los vertebrados marinos excretan el exceso de sal a través de glándulas rectales, branquias, glándulas excretoras de sal o riñones. Los animales de agua dulce, que constantemente digieren agua de su ambiente hipoosmótico, excretan orina diluida. La pérdida de sales se sustituye por la ingestión de alimentos o la captación de iones a través de las branquias. Los animales terrestres combaten la desecación a través de adaptaciones conductuales, órganos excretores conservadores de agua y mediante la ingesta de líquidos y alimentos sólidos con alto contenido de agua. Los animales que se encuentran en aguas temporales pueden ser anhidrobióticos.
- ▶ Epitelios de transporte (pp. 926-927). El equilibrio de agua y la eliminación de residuos dependen de los epitelios de transporte, capas de células epiteliales especializadas que regulan los movimientos de solutos necesarios para la eliminación de agua y para atemperar los cambios en los líquidos corporales.



Los desechos nitrogenados de un animal reflejan su filogenia y su hábitat

- Formas de desechos nitrogenados (pp. 927-928). El metabolismo de las proteínas y de los ácidos nucleicos genera amoníaco, un producto de desecho tóxico que se excreta en tres formas. La mayor parte de los animales acuáticos excretan amoníaco a través de la superficie corporal o del epitelio de las branquias al agua que los rodea. El hígado de los mamíferos y de la mayor parte de los anfibios convierte el amoníaco en urea, menos tóxica, que es transportada a los riñones, concentrada y excretada con una pérdida mínima de agua. El ácido úrico es un precipitado insoluble, pastoso, excretado en la orina pastosa de los caracoles terrestres, los insectos y muchos reptiles, incluidas las aves.
- ▶ Influencia de la evolución y el ambiente sobre los desechos nitrogenados (p. 928). Los tipos de desechos nitrogenados excretados dependen de la historia evolutiva del animal y de su hábitat. La cantidad de desechos nitrogenados producida se adapta al presupuesto energético del animal.

Concepto 44-3

Los distintos sistemas excretores son variaciones de una base tubular

- Procesos excretores (pp. 928-929). La mayoría de los sistemas excretores producen orina por refinamiento de un filtrado derivado de los líquidos corporales. Las funciones centrales de la mayoría de los sistemas excretores son la filtración (filtración a presión de los líquidos corporales que producen un filtrado) y la producción de orina a partir del filtrado por reabsorción selectiva (con recuperación de solutos valiosos del filtrado) y la secreción (adición de toxinas y de otros solutos desde los líquidos corporales al filtrado).
- ▶ Sistemas de excreción (pp. 929-931). El líquido extracelular se filtra a los protonefridios en el sistema de células flamígeras de los platelmintos; estos túbulos excretan un líquido diluido y también funcionan en la osmorregulación. Cada segmento de una lombriz de tierra tiene un par de metanefridios de extremos abiertos, túbulos que colectan el líquido celómico y producen orina diluida para la excreción. En los insectos, los túbulos de Malpighi funcionan en la osmorregulación y en la eliminación de desechos nitrogenados desde la hemolinfa. Los insectos producen una materia de desecho relativamente seca, una adaptación importante a la vida terrestre. Los riñones, los órganos excretores de los vertebrados, funcionan tanto en la excreción como en la osmorregulación.



Las nefronas y los vasos sanguíneos asociados son las unidades funcionales del riñón de los mamíferos

- Estructura y función de la nefrona y de las estructuras asociadas (pp. 931-932). Los túbulos excretores (compuestos de nefronas y conductos colectores) y los vasos sanguíneos asociados están empaquetados dentro del riñón. La filtración ocurre cuando la presión de la sangre fuerza el paso del líquido desde la sangre al interior del glomérulo y, desde allí, a la luz de la cápsula de Bowman. La filtración de pequeñas moléculas no es selectiva y el filtrado de la cápsula de Bowman contiene una mezcla de moléculas pequeñas que es una imagen especular de las concentraciones de estas sustancias en el plasma sanguíneo. El líquido de varias nefronas fluye a un conducto colector. El uréter reúne la orina de la pelvis renal y la lleva a la vejiga.
- Del filtrado sanguíneo a la orina: en detalle (pp. 932-934). Las nefronas controlan la composición de la sangre mediante la filtración, la secreción y la reabsorción. La secreción y la reabsorción en el túbulo proximal alteran notablemente el volumen y la composición del filtrado. La rama descendente del asa de Henle es permeable al agua pero no a la sal; el agua se mueve por ósmosis al líquido intersticial hiperosmótico. La sal se difunde y deja el líquido concentrado mientras se mueve a través de la rama ascendente del asa de Henle, que es permeable a las sales. El túbulo distal desempeña un papel fundamental en la regulación de la concentración de K+y NaCl en los líquidos corporales. El conducto colector conduce el filtrado a través de la médula a la pelvis renal y reabsorbe NaCl.



La capacidad del riñón de los mamíferos para conservar agua es una adaptación fundamental para la vida terrestre

► **Gradiente de solutos** y **conservación del agua (pp. 934-936)**. En un riñón de mamífero, la acción cooperativa y la distribución

precisa de las asas de Henle y de los túbulos colectores explican en gran medida del gradiente osmótico que concentra la orina. El sistema multiplicador contracorriente que afecta al asa de Henle mantiene una concentración salina elevada en el interior del riñón, que permite que el riñón forme orina concentrada. El conducto colector, permeable al agua pero no a las sales, lleva el filtrado a través del gradiente de osmolaridad del riñón, y sale más agua del filtrado por ósmosis. La urea, que se difunde al exterior del conducto colector cuando atraviesa la médula interna, forma –junto con el NaCl– el gradiente osmótico que permite que el riñón produzca orina hiperosmótica con respecto a la sangre.

▶ Regulación de la función renal (pp. 936-938). La osmolaridad de la orina se regula por el sistema nervioso y por el control hormonal de la reabsorción de agua y sales en los riñones. Esta regulación se debe a las acciones de la hormona antidiurética (ADH), el sistema renina-angiotensina-aldosterona (SRAA) y el factor natriurético auricular (FNA).

Concepto 44-6

En diferentes ambientes evolucionaron distintas adaptaciones del riñón de los vertebrados

La forma y la función de las nefronas en las distintas clases de vertebrados se relacionan principalmente con las necesidades de osmorregulación en el hábitat del animal. Los mamíferos del desierto, que excretan la orina más hiperosmótica, tienen asas de Henle notablemente largas, mientras que los animales que viven en hábitats húmedos o acuáticos tienen asas cortas y excretan orina menos concentrada. Si bien las aves pueden producir una orina hiperosmótica, la principal adaptación para la conservación de agua en las aves es la eliminación del nitrógeno en la forma de ácido úrico, que puede excretarse como una pasta. La mayoría de los reptiles terrestres excretan ácido úrico. Los peces de agua dulce y los anfibios producen grandes volúmenes de orina muy diluida. Los riñones de los peces óseos marinos tienen tasas bajas de filtración y excretan escasa cantidad de orina (pp. 938-939).

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. A diferencia de los metanefridios de los gusanos de tierra, la nefrona de los mamíferos:
 - a. Está intimamente asociada con la red de capilares.
 - b. Forma orina al cambiar la composición del líquido del interior del túbulo.
 - c. Funciona tanto en la osmorregulación como en la excreción de desechos nitrogenados.
 - d. Procesa sangre en lugar de líquido celómico.
 - e. Tiene un epitelio de transporte.
- 2. ¿Cuál de las siguientes no es una respuesta normal a un incremento de la osmolaridad sanguínea en los seres humanos?
 - a. Aumento de la permeabilidad del conducto colector al agua.
 - b. Aumento de la sed.
 - c. Liberación de ADH en la glándula hipófisis.
 - d. Producción de orina más diluida.
 - e. Producción de orina reducida.

- **3.** La elevada osmolaridad de la médula renal se mantiene por todo lo que se menciona a continuación *excepto*:
 - a. La difusión de sal de la rama ascendente del asa de Henle.
 - b. El transporte activo de sal de la región superior de la rama a scendente.
 - c. La distribución espacial de las nefronas yuxtamedulares.
 - d. La difusión de urea desde el conducto colector.
 - e. La difusión de sales desde la rama descendente del asa de Henle.
- **4.** Señale cuál de las siguientes relaciones entre el desecho nitrogenado y el beneficio de su excreción es *incorrecta*:
 - a. Urea/baja toxicidad con relación al amoníaco.
 - b. Ácido úrico/puede almacenarse como un precipitado.
 - c. Amoníaco/muy soluble en agua.
 - d. Ácido úrico/pérdida mínima de agua cuando se excreta.
 - e. Urea/muy insoluble en agua.
- 5. Los líquidos corporales de los crustáceos de agua dulce, generalmente, tienen una osmolaridad más baja que los líquidos corporales de sus parientes más cercanos, los crustáceos marinos. ¿Cuál de los siguientes es un beneficio de la osmolaridad reducida de los líquidos corporales en los crustáceos de agua dulce?
 - a. Un incremento en la tasa de flujo de agua a los líquidos corporales.
 - b. Una disminución en la tasa de pérdida de agua al ambiente que los rodea.
 - c. Una reducción en los gastos energéticos para la osmorregulación.
 - d. Un incremento en la tasa de pérdida de sales al ambiente que los rodea.
 - e. Una disminución en la tasa de ganancia de sales desde el ambiente
- 6. ¿Qué proceso de la nefrona es el menos selectivo?
 - a. Secreción.
 - b. Reabsorción.
 - c. Transporte activo.
 - d. Filtración.
 - e. Bombeo de sales desde el asa de Henle.
- 7. ¿Cuáles de los siguientes animales tiene el volumen más bajo de producción de orina?
 - a. Un tiburón marino.
 - b. Un salmón de agua dulce.
 - c. Un pez óseo marino.
 - d. Un pez óseo de agua dulce.
 - e. Un tiburón que habita en el Lago Nicaragua de agua dulce.
- 8. El pez pulmonado africano (*Neoceratodus forsti*), que con frecuencia se encuentra en pequeños reservorios de agua dulce estancada, produce urea como desecho nitrogenado. ¿Cuál es la ventaja de esta adaptación?
 - a. Se necesita menos energía para sintetizar urea que para sintetizar amoníaco.
 - b. Los pequeños reservorios de agua estancada no proporcionan suficiente agua para diluir el amoníaco tóxico.
 - c. La urea altamente tóxica determina que el estanque sea inhabitable para competidores potenciales.
 - d. La urea forma un precipitado que no se acumula en el agua que la rodea.

- e. La formación de urea en la sangre hace que el pez pulmonado sea hipoosmótico con respecto a su medio.
- 9. ¿En cuáles de las siguientes especies la selección natural favorecería una mayor proporción de nefronas yuxtamedulares?
 - a. Una nutria de río.
 - b. Una especie de ratón que viva en la selva tropical.
 - c. Una especie de ratón que viva en un bosque templado.
 - d. Una especie de ratón que viva en el desierto.
 - e. Un castor.
- 10. Una enfermedad clínica conocida como diabetes insípida da como resultado la producción de grandes volúmenes de orina diluida. ¿Cuál de las afirmaciones siguientes es compatible con esta enfermedad?
 - a. Una concentración alta de sodio en la orina.
 - b. Una producción muy baja de ADH.
 - c. Una producción excesiva de ADH.
 - d. Una producción elevada de aldosterona.
 - e. Una producción alta de angiotensina II.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Gran parte del éxito evolutivo de los artrópodos y de los vertebrados sobre la tierra es atribuible a sus capacidades osmorreguladoras. Compare el túbulo de Malpighi con la nefrona, con relación a la anatomía, la circulación y los mecanismos fisiológicos para conservar el agua corporal.

Problemas científicos

Las ratas canguro de Merriam (*Dipodomys merriami*) son nativas del oeste de América del Norte, donde viven en un amplio espectro de hábitats, que van desde los bosques fríos y húmedos hasta los lugares más cálidos y secos del continente. Suponiendo que la selección natural que actúa en las poblaciones locales haya dado como resultado diferencias en la conservación del agua entre las poblaciones de ratas canguro de Merriam, proponga una hipótesis para explicar las tasas relativas de pérdida de agua por evaporación en las poblaciones que viven en lugares secos, en contraste con las que viven en ambientes húmedos. Mediante el empleo de un higrómetro para detectar la pérdida de agua por evaporación por parte de las ratas canguro, ¿de qué manera probaría su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los riñones fueron los primeros órganos trasplantados con éxito. Un donante puede llevar una vida normal con un solo riñón, lo que posibilita que los individuos donen un riñón a un pariente cercano, o incluso a un individuo no familiar con un tipo de tejido semejante. En algunos países, las personas de bajos recursos económicos *venden* los riñones para ser trasplantados a receptores a través de traficantes de órganos. ¿Qué cuestiones éticas se asocian con este comercio de órganos?

Hormonas y sistema endocrino



▲ Fig. 45-1. Una mariposa *Papilio zelicaon* emergiendo de su crisálida.

Conceptos clave

- **45-1** El sistema endocrino y el sistema nervioso actúan de forma individual y en conjunto para regular la fisiología de un animal
- **45-2** Las hormonas y otras señales químicas se unen a receptores celulares diana e inician vías que culminan en respuestas celulares específicas
- **45-3** El hipotálamo y la hipófisis integran muchas funciones del sistema endocrino de los vertebrados.
- **45-4** Las hormonas no hipofisarias ayudan a regular el metabolismo, la homeostasis, el desarrollo y la conducta
- **45-5** Los sistemas reguladores de los invertebrados también implican interacciones entre los sistemas nervioso y endocrino

Panorama general

Los reguladores de larga distancia del organismo

as personas responsabilizan a las hormonas del aúllido de los gatos en celo y del humor de los adolescentes. En los Estados Unidos, más de un millón de personas diabéticas consumen la hormona insulina otras hormonas se emplean en cosmética para mantener la piel suave o en la cría de ganado para engordar a las reses. Estas sustancias potentes también participan en transformaciones aun más sorprendentes. Una mariposa como la de la **figura 45-1** sufre un cambio completo en la forma corporal cuando se transforma en adulta, mediante una metamorfosis regulada por hormonas. La comunicación interna que afecta a las hormonas permite que diferentes partes del cuerpo del insecto adulto se desarrollen de forma coordinada.

Una hormona animal (del griego hormaein, excitar) es una señal química que se secreta al sistema circulatorio (generalmente, la sangre) y comunica mensajes reguladores dentro del organismo. Una hormona puede llegar a todas partes del organismo, pero sólo ciertos tipos de células, las células efectoras, están equipadas para responder. Así, una hormona dada que viaja por el torrente sanguíneo, genera respuestas específicas —como un cambio en el metabolismo— desde sus células diana, mientras que otros tipos celulares no se ven afectados por esa hormona en particular.

En este capítulo describiremos el modo en que los conceptos básicos de los sistemas de control biológicos se aplican a las vías hormonales y cómo actúan las hormonas sobre las células diana. Aquí, nos centraremos en las hormonas que pueden ayudar a mantener la homeostasis; en los capítulos 46 y 47 analizaremos el papel de las hormonas en la regulación del crecimiento, el desarrollo y la reproducción. En este capítulo se examinarán los principales tipos de hormonas de los vertebrados, además del lugar en el que se forman en el organismo y sus principales efectos. Por otra parte, consideraremos los mecanismos de regulación similares en los invertebrados.

Concepto

El sistema endocrino y el sistema nervioso actúan de forma individual y en conjunto para regular la fisiología de un animal

Los animales tienen dos sistemas de comunicación y de regulación interna, el sistema nervioso y el sistema endocrino. El sistema nervioso, que analizaremos en el capítulo 48, transmite señales eléctricas a gran velocidad mediante células especializadas llamadas neuronas. Estos mensajes rápidos controlan el movimiento de las partes del organismo en respuesta a cambios ambientales súbitos, como los que ocurren cuando usted retira la mano de una sartén caliente o cuando sus pupilas se dilatan al entrar en un cuarto oscuro.

En conjunto, todas las células secretoras de hormonas que están en el interior de un animal constituyen su **sistema endocrino**. Las hormonas coordinan respuestas más lentas, pero de acción más prolongada, a estímulos como el estrés, la deshidratación y los niveles bajos de glucemia. Las hormonas regulan también los procesos de desarrollo a largo plazo, al informar a las diferentes partes del organismo cuán rápido deben crecer, o cuándo deben desarrollar las características que distinguen lo masculino de lo femenino, o lo juvenil de lo adulto. Los órganos secretores de hormonas, llamados **glándulas endocrinas**, se conocen como glándulas sin conducto porque secretan sus mensajeros químicos directamente al líquido extracelular. Desde ellas todos los compuestos químicos se difunden a la circulación.

Superposición entre la regulación endocrina y nerviosa

Aunque es conveniente distinguir entre los sistemas endocrino y nervioso, en realidad, las divisiones entre estos dos sistemas reguladores son confusas. En particular, ciertas células nerviosas especializadas, conocidas como **células neurosecretoras**, liberan hormonas a la sangre. En animales tan distintos como los insectos y los vertebrados, una parte del cerebro llamada hipotálamo contiene células neurosecretoras. Las hormonas producidas por las células neurosecretoras, en ocasiones, se denominan *neurohormonas* para distinguirlas de las hormonas "clásicas" liberadas por las glándulas endocrinas.

Unas pocas sustancias químicas sirven como hormonas en el sistema endocrino y como señales químicas en el sistema nervioso. La adrenalina, por ejemplo, funciona en el organismo de los vertebrados como la llamada hormona para "luchar o huir" (producida por la médula suprarrenal, una glándula endocrina) y como neurotransmisor, una señal química local que transmite mensajes entre neuronas en el sistema nervioso (véase el cap. 48). Además, el sistema nervioso desempeña un importante papel en ciertas respuestas mantenidas –por ejemplo, controlar los ciclos día/noche y los ciclos reproductivos de muchos animales— con frecuencia, aumentando o disminuyendo la secreción desde las glándulas endocrinas.

Así, aunque los sistemas endocrino y nervioso desde el punto de vista anatómico son distintos, interactúan de manera funcional para regular una diversidad de procesos fisiológicos.

Vías de control y circuitos de retroalimentación

Revisemos los conceptos fundamentales de los sistemas de control biológico presentados en el capítulo 40 y apliquémoslos a la regulación por hormonas. Un receptor o sensor detecta un estímulo -por ejemplo, un cambio en el nivel de calcio en sangrey envía esta información a un centro de control. Después de comparar la información que llega con la concentración estable o valor "deseado", el centro de control envía una señal de salida que se dirige a un efector para que dé respuesta. En las vías endocrina y neuroendocrina esta señal de salida se llama señal eferente y es una hormona o neurohormona, que actúa sobre tejidos efectores particulares y provoca cambios fisiológicos o de desarrollo específicos. Los tres tipos de vías hormonales simples que aparecen en la figura 45-2 incluyen estos componentes funcionales básicos de un sistema de control. En ésta figura no se muestran las vías neuroendocrinas complejas, en las cuales una hormona secretada por un tejido endocrino actúa sobre otro tejido endocrino, controlando la liberación de una hormona diferente, que

luego actúa sobre los tejidos efectores. La regulación por cada una de las, aproximadamente, 20 hormonas distintas que estudiará en éste y otros capítulos implica a uno de estos tipos generales de vías simples o complejas.

Otra característica común de las vías de control es el circuito de retroalimentación, que conecta la respuesta con el estímulo inicial. En la retroalimentación negativa, la respuesta efectora reduce el estímulo inicial y, finalmente, la respuesta cesa. Este mecanismo de retroalimentación evita la reacción exagerada por parte del sistema y las fluctuaciones bruscas en la variable que se está regulando. La retroalimentación negativa funciona en muchas vías endocrinas y nerviosas, en especial, en las implicadas en el mantenimiento de la homeostasis (véase cap. 40). En este capítulo también analizaremos la forma en que la retroalimentación negativa contribuye al control hormonal de los niveles de calcemia y glucemia.

Al contrario de lo que ocurre en la retroalimentación negativa, que disminuye el estímulo, la retroalimentación positiva refuerza el estímulo y produce una respuesta aun mayor. La vía neurohormonal que regula la secreción de leche de la madre es un ejemplo de retroalimentación positiva (fig. 45-2b). La succión estimula a las células nerviosas sensitivas de los pezones, que envían señales nerviosas que, finalmente, alcanzan el hipotálamo, el centro de control. Una señal eferente del hipotálamo desencadena la liberación de la neurohormona oxitocina desde la glándula hipófisis posterior. La oxitocina provoca, entonces, la secreción de leche en las glándulas mamarias. La secreción de leche, a su vez, produce más succión y estimulación de la vía hasta que el niño queda satisfecho.

Evaluación de conceptos



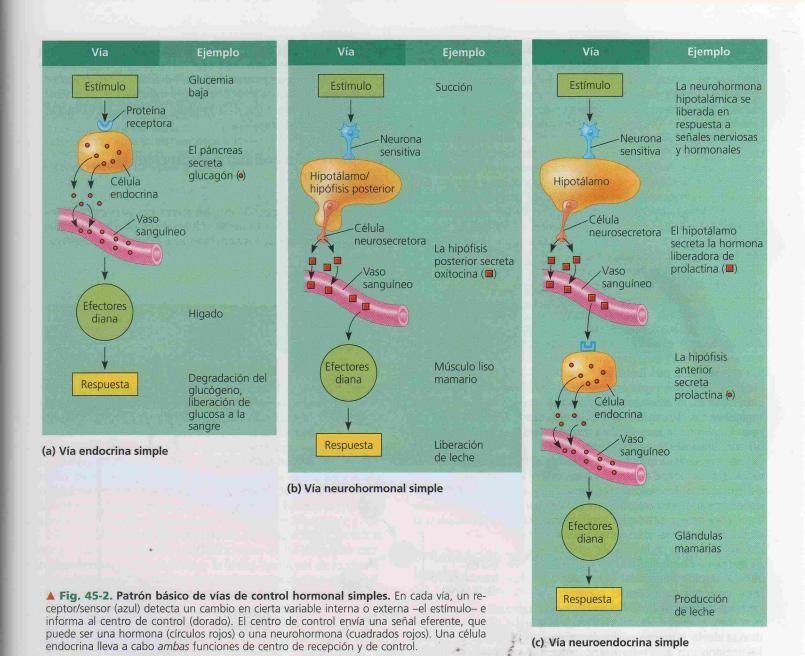
- 1. ¿En qué manera se diferencian las neurohormonas de las hormonas "clásicas"? ¿En qué se parecen?
- 2. Los diferentes sistemas de control biológico exhiben características comunes: un receptor/sensor, un centro de control, una señal eferente y un efector. Dibuje dos esquemas que muestren cómo se disponen estos componentes en una vía endocrina simple y en una vía neurohormonal simple.
- 3. Explique por qué a diferencia de la retroalimentación negativa, la retroalimentación positiva no es una característica común de las vías hormonales que ayudan a mantener la homeostasis.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 45-2

Las hormonas y otras señales químicas se unen a receptores celulares diana e inician vías que culminan en respuestas celulares específicas

Las hormonas, los reguladores químicos a larga distancia, transportan información por el torrente sanguíneo a las células diana de todo el organismo. Otras señales químicas, llamadas



reguladores locales, transmiten información a las células diana cercanas a las células secretoras. Aun más, otro tipo de señales químicas, las feromonas, llevan mensajes entre diferentes individuos de una especie, como los que actúan en la atracción entre las parejas. En este capítulo, como se mencionó con anterioridad, nos concentraremos en las hormonas (y neurohormonas) que no están implicadas de forma directa en la reproducción.

Hay tres clases principales de moléculas que funcionan como hormonas en los vertebrados: las proteínas y los péptidos (polipéptidos pequeños que contienen hasta 30 aminoácidos), las aminas derivadas de los aminoácidos y los esteroides. La mayor parte de las hormonas proteicas/peptídicas y aminas son hidrosolubles, mientras que las hormonas esteroides no lo son.

Sin embargo, independientemente de su naturaleza química, la señalización por parte de cualquiera de esas moléculas implica tres acontecimientos fundamentales: la recepción, la transducción de la señal y la respuesta (véase cap. 11). La recepción de la señal se produce cuando la molécula señal se une a una proteína receptora específica dentro de la célula diana o de su superficie.

Cada molécula señal tiene una forma específica que puede ser reconocida por los receptores de esa señal. Los receptores pueden estar localizados en la membrana plasmática de una célula diana o dentro de ella. La unión de una molécula señal a una proteína receptora desencadena una serie de sucesos dentro de la célula diana –la transducción de la señal— que da como resultado una respuesta, un cambio en la conducta celular. Las células que carecen de receptores para una determinada señal química no responden

Veamos con mayor detalle la transducción de la señal y los tipos de respuestas celulares inducidos por diferentes tipos de señales químicas.

Receptores de hormonas hidrosolubles presentes en la superficie celular

Los receptores de la mayor parte de las hormonas hidrosolubles están embebidos en la membrana plasmática y se proyectan

al exterior de la superficie celular (fig. 45-3a). La unión de una hormona a su receptor inicia una vía de transducción de señal, una serie de cambios en las proteínas celulares que convierten una señal química extracelular en una respuesta intracelular específica. Dependiendo de la hormona y de la célula diana, la respuesta puede ser la activación de una enzima, un cambio en la captación o secreción de moléculas específicas o la redistribución del citoesqueleto. La transducción de la señal desde algunos receptores de la superficie celular activa a proteínas del citoplasma que luego se trasladan hasta el interior del núcleo y regulan de forma directa o indirecta la transcripción de genes específicos.

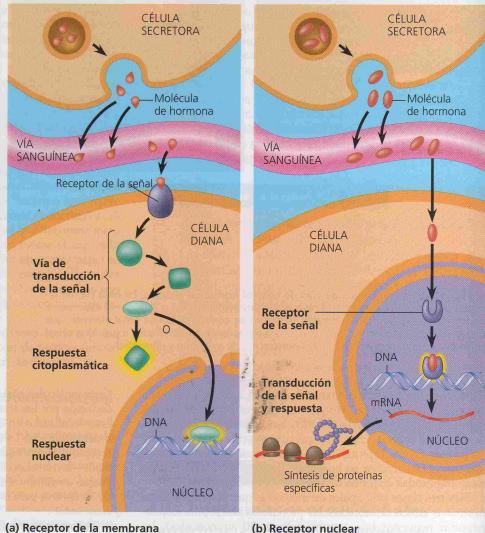
Las evidencias iniciales acerca del papel de los receptores de la superficie celular como desencadenantes de las vías de transducción de las señales provino de estudios sobre la manera en

que la hormona adrenalina estimula la degradación del glucógeno a glucosa (véase el cap. 11). Otra demostración del papel de los receptores de la superficie celular es la que implica cambios en el color de la piel de la rana, una adaptación que ayuda al camuflaje de este anfibio, frente a los cambios de luz. Las células de la piel llamadas melanocitos contienen el pigmento pardo oscuro melanina presente en orgánulos citoplasmáticos denominados melanosomas. La piel de la rana es clara cuando los melanosomas se agrupan alrededor del núcleo celular y más oscura cuando estos corpúsculos se diseminan a través del citoplasma. Una hormona peptídica denominada hormona estimulante de los melanocitos controla la distribución de los melanosomas y, en consecuencia, el color de la piel de la rana. La adición de hormona estimulante de los melanocitos al líquido intersticial que rodea a las células que contienen el pigmento, provoca la dispersión de los melanosomas. Sin embargo, la microinyección directa de la hormona estimulante de los melanocitos a células individuales no produce la dispersión de los melanosomas, lo que evidencia que es necesaria la interacción entre la hormona y el receptor de superficie es necesaria para la acción hormonal.

Una hormona determinada puede ocasionar distintas respuestas en las células diana con diferentes receptores para la hormona, diferentes vías de transducción de la señal y -de forma adicional o alternativa- diferentes proteínas para ejecutar la respuesta. Considere los múltiples efectos de la adrenalina en la mediación de la respuesta orgánica al estrés a corto plazo (fig. 45-4). Por ejemplo, los hepatocitos y el músculo liso de los vasos sanguíneos que irrigan al músculo esquelético contienen receptores de adrenalina de tipo β, mientras que el músculo liso de los vasos sanguíneos de la pared del intestino tiene receptores de adrenalina de tipo α. Estos tejidos responden de forma distinta a la adrenalina, lo que provoca una disminución del flujo sanguíneo al aparato digestivo y un aumento de la llegada de glucosa a los principales músculos esqueléticos. Estos efectos ayudan a que el organismo responda rápidamente en situaciones de emergencia.

Receptores intracelulares de hormonas liposolubles

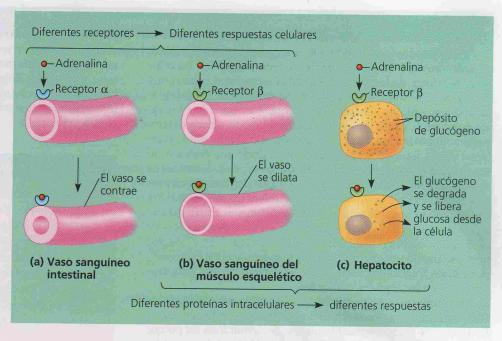
La primera indicación de que los receptores para ciertas hormonas se localizan dentro de las células diana provino del estudio de las hormonas de los vertebrados, estrógeno y progestero-



(b) Receptor nuclear

▲ Fig. 45-3. Mecanismos de señalización hormonal: revisión. (a) Una hormona hidrosoluble se une a una proteína receptora presente en la superficie de una célula diana. Esta interacción desencadena una vía de transducción de la señal que conduce a un cambio en una función citoplasmática o a la transcripción génica en el núcleo. (b) Una hormona liposoluble penetra en la membrana de la célula plasmática diana y se une a un receptor intracelular, en el citoplasma o en el núcleo (como se muestra aquí). El complejo señal-receptor actúa como un factor de transcripción, activando, generalmente, la expresión génica.

Fig. 45-4. Una señal química, diferentes efectos. La adrenalina, la hormona básica de "lucha o huida", produce diferentes respuestas en diferentes células diana. Las respuestas de las células diana pueden diferir si tienen diferentes receptores para la hormona [compare (a) con (b)]. Las células diana con el mismo receptor muestran diferentes respuestas si tienen diferentes vías de transducción de la señal o proteínas efectoras [compare (b) con (c)].



na. En la mayoría de los mamíferos, entre ellos, los seres humanos, estas hormonas esteroides son necesarias para el desarrollo y funcionamiento normal del sistema reproductor femenino. A inicios de la década de 1960, los investigadores demostraron que el estrógeno y la progesterona se acumulan dentro del núcleo de las células en el aparato reproductor de ratas hembra. Por el contrario, no se acumula estrógeno en las células de los tejidos que no responden a esta hormona. Estas observaciones condujeron a la hipótesis de que las células sensibles a una hormona esteroide contienen receptores internos que se unen específicamente a ella.

Los investigadores posteriormente identificaron las proteínas intracelulares que actúan como receptores de las hormonas esteroides, las hormonas tiroideas y la forma hormonal de la vitamina D. Todas estas hormonas son moléculas pequeñas, principalmente, no polares (liposolubles), que se difunden con facilidad en la capa fosfolipídica de las membranas celulares.

Los receptores intracelulares desempeñan de forma habitual la tarea de transducir una señal dentro de una célula diana. La señal química activa al receptor, que desencadena, directamente, la respuesta celular. En casi todos los casos, el receptor intracelular activado por una hormona liposoluble es un factor de transcripción, y la respuesta es un cambio en la expresión génica.

La mayor parte de los receptores intracelulares ya están ubicados en el núcleo (fig. 45-3b) cuando se unen con las moléculas hormonales, que se han difundido a las células desde circulación sanguínea. A su vez, los complejos hormona-receptor resultantes se unen a sitios específicos en el DNA de las células y estimulan la transcripción de genes específicos. Algunos receptores de hormonas esteroides, sin embargo, quedan atrapados en el citoplasma cuando no hay hormona. La unión de una hormona esteroide a su receptor citoplasmático forma un complejo hormona-receptor que puede moverse hacia el núcleo y estimular la transcripción de genes específicos (fig. 11-6). En ambos casos, el mR-NA producido en respuesta al estímulo hormonal se traduce en nuevas proteínas en el citoplasma. Por ejemplo, el estrógeno induce a las células del sistema reproductor de un ave para sintetizar grandes cantidades de ovoalbúmina, la principal proteína de la clara del huevo.

Como ocurre con las hormonas que se unen a los receptores de la superficie celular, las hormonas unidas a los receptores intracelulares pueden ejercer diferentes efectos en diferentes células dianas. El estrógeno, que estimula el sistema reproductor del ave para sintetizar ovoalbúmina, determina que el hígado de ese ave sintetice otras proteínas. La misma hormona también puede tener diferentes efectos en diferentes especies. Por ejemplo, la tiroxina producida por la glándula tiroides regula el metabolismo de los seres humanos y de otros vertebrados. Pero en las ranas, la tiroxina tiene efectos complementarios: desencadena la metamorfosis de un renacuajo pasando a la forma adulta al estimular la reabsorción de la cola del renacuajo y provocar otros cambios.

Señalización paracrina mediante reguladores locales

Antes de continuar nuestro análisis del sistema endocrino y de la regulación hormonal consideremos brevemente a los reguladores locales. Contrariamente a lo que ocurre con la señalización endocrina a larga distancia por acción de las hormonas, los reguladores locales transportan mensajes entre células vecinas, proceso conocido como señalización paracrina (fig. 11-4). Una vez secretados por las células que los sintetizan, los reguladores locales actúan en las células diana cercanas, en segundos o incluso milisegundos, y provocan respuestas celulares con mayor rapidez que las hormonas. Algunos reguladores locales se unen a receptores de la superficie celular; otros tienen receptores intracelulares. La unión de los reguladores locales a sus receptores específicos desencadena acontecimientos similares a los producidos por las hormonas en el interior de las células dianas (fig. 45-3).

Varios tipos de compuestos químicos funcionan como reguladores locales. Muchos neurotransmisores, los reguladores locales centrales del sistema nervioso, son derivados de aminoácidos. Entre los reguladores locales peptídicos/proteicos se encuentran las citocinas, que desempeñan un papel fundamental central en las respuestas inmunitarias (véase el cap. 43), y la mayor parte de los factores de crecimiento, que estimulan la proliferación y la diferenciación celular. Debe haber factores de crecimiento en el medio extracelular para que muchos tipos de células puedan crecer, dividirse y desarrollarse con normalidad. En otros capítulos

se describen las funciones de varios factores de crecimiento reguladores de la división celular y del desarrollo tisular.

Otro regulador local importante es el gas óxido nítrico (NO). Cuando disminuyen los niveles de oxígeno sanguíneo, las células endoteliales de la pared de los vasos sanguíneos sintetizan y liberan NO. El óxido nítrico activa a una enzima que relaja las células de músculo liso circundante, lo que a su vez dilata los vasos y mejora la irrigación de los tejidos. El óxido nítrico desempeña también una función en la actividad sexual masculina, al incrementar el flujo de sangre al pene y producir una erección. Al ser muy reactivo y potencialmente tóxico, el NO desencadena cambios en una célula diana pocos segundos después del contacto y luego se degrada. El fármaco Viagra (citrato de sildenafilo), que se utiliza como tratamiento para la disfunción eréctil masculina, mantiene la erección al interferir en esta degradación de NO. El óxido nítrico tiene además otras funciones: en el sistema nervioso puede actuar como neurotransmisor, y el NO secretado por ciertos leucocitos puede matar bacterias y células nerviosas presentes en los líquidos corporales.

Un grupo de reguladores locales llamados prostaglandinas (PG) son ácidos grasos modificados derivados con frecuencia de los lípidos de la membrana plasmática. Se denominan así porque fueron descubiertas en las secreciones de la glándula prostática que contribuyen al semen. Se liberan por la mayoría de los tipos de células al líquido intersticial y regulan a las células cercanas de varias formas, de acuerdo con el tejido. En el semen que llega al aparato reproductor femenino, las prostaglandinas estimulan las células musculares de la pared uterina de la hembra para que se contraiga, lo que ayuda a los espermatozoides a alcanzar el óvulo. Durante el parto, las prostaglandinas secretadas por las células de la placenta determinan que los músculos cercanos al útero se vuelvan más excitables, lo que ayuda induçir el parto (fig.

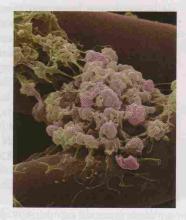
46-18).

En el sistema inmunitario, varias prostaglandinas ayudan a inducir fiebre e inflamación, y también intensifican la sensación de dolor. Estas respuestas contribuyen a la defensa del organismo, al hacer sonar una alarma de que algo peligroso está ocurriendo. Los efectos antiinflamatorios de la aspirina y del ibuprofeno se

deben a la inhibición de la síntesis de las prostaglandinas.

Las prostaglandinas ayudan, además, a regular la agregación de las plaquetas, un paso inicial en la formación de los coágulos sanguíneos (fig. 45-5). Ésta es la razón por la cual algunos médicos recomiendan a las personas con riesgo de ataque cardíaco consumir aspirina de forma regular.

En el sistema respiratorio, dos prostaglandinas con estructuras moleculares muy semejantes tienen efectos opuestos sobre las células del músculo liso de las paredes de los vasos sanguíneos que irrigan los pulmones. La prostaglandina E ejerce su efecto sobre las células del músculo liso para que se relajen, dilatando los vasos sanguíneos y promo-



▲ Fig. 45-5. Plaquetas activadas en agregación, un proceso regulado parcialmente por las prostaglandinas. Después de la lesión a la pared de un vaso sanguíneo, las plaquetas (rosadas y púrpura) desarrollan una superficie externa pegajosa y se adhieren entre sí, como se muestra en esta MEB coloreada.

viendo la oxigenación de la sangre. La prostaglandina F envía señales a las células del músculo liso para que se contraigan, estrechando los vasos y reduciendo la irrigación a través de los pulmones. Los desplazamientos en las concentraciones relativas de estas dos señales antagónicas (opuestas) ayudan a mantener la homeostasis en circunstancias cambiantes. En otros apartados de este capítulo encontraremos otras señales antagónicas que se equilibran entre sí.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cómo se diferencian los mecanismos de las hormonas hidrosolubles y de las hormonas esteroides para inducir respuestas en las células diana?
- 2. Explique de qué manera una sola hormona como la adrenalina puede provocar diferentes respuestas en tejidos distintos.
- 3. ¿Por qué los reguladores locales, como las prostaglandinas, en general, provocan respuestas en sus células con mayor rapidez que las hormonas?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 45-3

El hipotálamo y la hipófisis integran muchas funciones del sistema endocrino de los vertebrados

Hasta aquí nos hemos concentrado en los componentes básicos de las vías reguladoras hormonales, y en cómo una señal hormonal se convierte en una respuesta celular. Ahora nos concentraremos en los efectos fisiológicos de las hormonas principales de los vertebrados y en el papel del sistema endocrino en el ajuste de las actividades orgánicas al cambio de las condiciones ambientales y del desarrollo. Comenzaremos con el hipotálamo y la hipófisis que controlan la mayor parte del sistema endocrino.

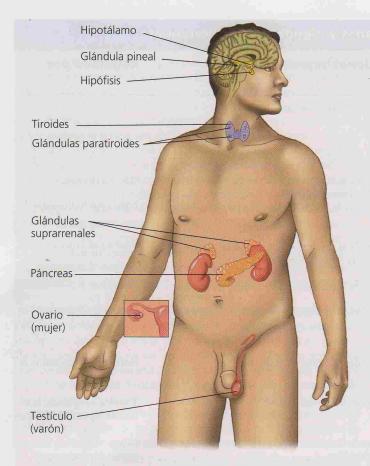
A medida que avance en la lectura puede consultar el **cuadro 45-1**, que resume las acciones de las principales hormonas humanas, y la **figura 45-6** que ilustra las principales glándulas endocrinas del cuerpo humano. Pequeños diagramas de referencia que acompañan cada sección del texto le ayudarán a recordar la localización de cada glándula.

Por otra parte, hay células secretoras de hormonas en muchos órganos que pertenecen a otros sistemas, como el corazón, el timo, el hígado, el estómago, el intestino delgado, los riñones y la placenta. Algunas de las hormonas liberadas por estos órganos no endocrinos se analizan en otros capítulos.

Relación entre el hipotálamo y la hipófisis

El **hipotálamo** desempeña un papel importante en la integración de los sistemas endocrino y nervioso de los vertebrados. Esta región del cerebro inferior que recibe información de nervios de todo el cuerpo y de otras partes del encéfalo, inicia las señales endocrinas apropiadas a las condiciones del medio. Por ejem-

Glándula	Hormona	Clase química	Acciones representativas	Regulada por
Hipotálamo	Hormonas liberadas regulan la hipófisis :		oosterior y hormonas que nás abajo)	
Hipófisis Hipófisis Posterior	Oxitocina	Péptido	Estimula la contracción del útero y las células de las glándulas mamarias	Sistema nervioso
libera neurohormonas	Hormona antidiu- rética (ADH)	Péptido	Promueve la retención de agua por los riñones	Equilibrio hidrosalino
sintetizadas en el nipotálamo)	Hormona del crecimiento (GH)	Proteína	Estimula el crecimiento (en especial, de los huesos) y las funciones metabólicas	Hormonas hipotalámica
Hipófisis anterior	Prolactina (PRL)	Proteína	Estimula la producción de leche y su secreción	Hormonas hipotalámica
	Hormona folicu- loestimulante (FSH)	Glucoproteína	Estimula la producción de óvulos y espermatozoides	Hormonas hipotalámic
	Hormona luteini- zante (LH)	Glucoproteína	Estimula los ovarios y testículos	Hormonas hipotalámic
	Tirotropina (TSH)	Glucoproteína	Estimula la tiroides	Tiroxina sanguínea; ho monas hipotalámicas
	Hormona adreno- corticotrófica (ACTH)	Péptido	Estimula la corteza suprarrenal para secretar glu- cocorticoides	Glucocorticoides; hormonas hipotalámicas
Glándula tiroides	Triyodotironina (T ₃) y tiroxina (T ₄)	Amina	Estimula y mantiene los procesos metabólicos	TSH
	Calcitonina	Péptido	Disminuye la calcemia	Calcemia
Glándulas paratiroides	Hormona paratiroi- dea (PTH)	Péptido	Eleva la calcemia	Calcemia
Páncreas	Insulina Glucagón	Proteína Proteína	Disminuye la glucemia Eleva la glucemia	Glucemia Glucemia
Glándulas suprarrenales	Adrenalina y nora- drenalina	Amina	Eleva la glucemia; incrementa las actividades me- tabólicas; contráe ciertos vasos sanguíneos	Sistema nervioso
Médula suprarrenal	Glucocorticoides	Esteroide	Eleva la glucemia	ACTH
Corteza Suprarrenal	Mineralocorticoides	Esteroide	Promueve la reabsorción de Na+y la excreción de K+renal	Potasemia
Gónadas Festículos	Andrógenos	Esteroide	Ayuda a la formación de espermatozoides; promueve el desarrollo y el mantenimiento de las características sexuales secundarias masculinas	FSH y LH
Ovarios	Estrógenos	Esteroide	Estimula el crecimiento del endometrio; promueve el desarrollo y el mantenimiento de las característi-	FSH y LH
	Progesterona	Esteroide	cas sexuales secundarias femeninas Promueve el crecimiento del endometrio	FSH y LH
Glándula pineal	Melatonina	Amina	Participa en los ritmos biológicos	Ciclos de luz/oscuridad



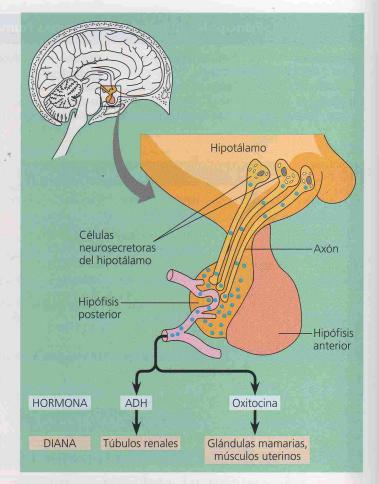
▲ Fig. 45-6. Glándulas endocrinas humanas revisadas en este capítulo. Además de las glándulas que se muestran aquí, muchos órganos con funciones principalmente no endocrinas también secretan hormonas.

plo, en muchos vertebrados, por ejemplo, el cerebro suministra información sensorial sobre los cambios estacionales y la disponibilidad de parejas sexuales al hipotálamo, por medio de señales nerviosas; el hipotálamo genera entonces la liberación de hormonas sexuales, necesarias para el apareamiento.

El hipotálamo contiene dos conjuntos de células neurosecretoras cuyas secreciones hormonales están almacenadas dentro de la hipófisis, o regulan su actividad. La hipófisis es un órgano del tamaño de un guisante, localizado en la base del hipotálamo. Ningún órgano ilustra mejor las íntimas relaciones estructurales, funcionales y de desarrollo entre el sistema endocrino y el sistema nervioso que la glándula hipófisis. Tiene una parte anterior y otra posterior, que en realidad son dos glándulas fusionadas que

se desarrollan de regiones distintas del embrión y desempeñan funciones muy diferentes.

La hipófisis posterior, o neurohipófisis, es una extensión del hipotálamo que crece hacia abajo, hacia la boca, durante el desarrollo embrionario. Almacena y secreta dos hormonas sintetizadas por ciertas células neurosecretoras localizadas en el hipotálamo; las prolon-

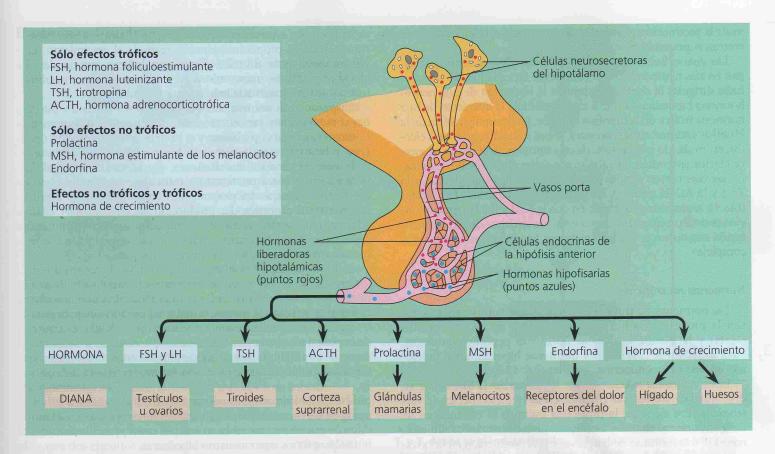


▲ Fig. 45-7. Producción y liberación de hormonas de la hipófisis posterior. La hipófisis posterior es una extensión del hipotálamo. Ciertas células neurosecretoras hipotalámicas sintetizan la hormona antidiurética (ADH) y la oxitocina, que se transportan hasta la hipófisis posterior donde se almacenan. Las señales nerviosas del cerebro desencadenan la liberación de estas neurohormonas.

gaciones largas (axones) de estas células transportan las hormonas a la hipófisis posterior **(fig. 45-7)**.

La hipófisis anterior, o adenohipófisis, se desarrolla a partir de un pliegue de tejido en el paladar de la boca embrionaria; este tejido crece hacia arriba, en dirección al cerebro, y finalmente pierde su conexión con la boca. La hipófisis anterior está formada por células endocrinas que sintetizan y secretan a la sangre al menos seis hormonas distintas. Varias de estas hormonas tienen otras glándulas endocrinas como diana. Las hormonas que regulan la función de los órganos endocrinos, llamadas hormonas tróficas, son particularmente importantes para coordinar la senalización endocrina a través del organismo.

La hipófisis anterior se regula por hormonas tróficas producidas por un conjunto de células neurosecretoras del hipotálamo. Algunas hormonas tróficas hipotalámicas (llamadas hormonas liberadoras) estimulan a la hipófisis anterior para que libere sus hormonas, mientras que otras llamadas hormonas inhibidoras inhiben la secreción de hormonas. Las hormonas liberadoras y las hormonas inhibidoras se secretan a los capilares que se encuentran en la base del hipotálamo (fig. 45-8). Los capilares drenan en vasos sanguíneos cortos, llamados vasos porta, que se subdividen en un segundo lecho capilar dentro de la hipófisis anterior. De este modo, las hormonas tróficas del hipotálamo tienen acceso directo a la



▲ Fig. 45-8. Producción y liberación de hormonas de la hipófisis anterior. La liberación de hormonas sintetizadas en la hipófisis anterior se controla por las hormonas tróficas del hipotálamo. Las hormonas hipo-

talámicas estimulantes de la liberación y de la inhibición se secretan por células neurosecretoras a una red de capilares que recorre el hipotálamo. Estos capilares drenan a vasos porta que conectan con una segunda red de

capilares de la hipófisis anterior. Cada hormona sintetizada en la hipófisis anterior se secreta en respuesta a una hormona liberadora específica.

glándula que controlan. Cada hormona de la hipófisis anterior se controla por al menos una hormona liberadora; algunas tienen una hormona liberadora y una hormona inhibidora.

Hormonas de la hipófisis posterior

Como se vio en la figura 45-7, la hipófisis posterior libera dos hormonas, la hormona antidiurética (ADH) y la oxitocina. Ambas son péptidos sintetizados por las células neurosecretoras del hipotálamo y, en consecuencia, en términos rigurosos, son neurohormonas. Funcionan en vías neurohormonales simples (fig. 45-2b).

La hormona antidiurética (ADH) actúa sobre los riñones, incrementando la retención de agua y disminuyendo el volumen de orina. Forma parte del mecanismo elaborado que ayuda a regular la osmolaridad de la sangre. Este mecanismo ilustra la importancia de la retroalimentación negativa para mantener la homeostasis y el papel central del hipotálamo como miembro del sistema endocrino y del sistema nervioso. En la figura 44-16 se revisa la función de la ADH en este complejo circuito de regulación.

La oxitocina induce a las células dianas de los músculos uterinos para que se contraigan durante el parto. Como se describió previamente, también determina que las glándulas mamarias secreten leche durante la lactancia. La señalización por oxitocina en ambos casos exhibe retroalimentación positiva.

Hormonas de la hipófisis anterior

La hipófisis anterior produce muchas hormonas diferentes (fig. 45-8). Cuatro actúan estrictamente como hormonas tróficas, estimulando la síntesis y liberación de hormonas de la glándula tiroides, las suprarrenales y las gónadas. Algunas otras ejercen sólo efectos directós, no tróficos en órganos no endocrinos. Y una de ellas, la hormona de crecimiento, ejerce tanto acciones tróficas como no tróficas.

Hormonas tróficas

Tres de las hormonas exclusivamente tróficas que secreta la hipófisis anterior están íntimamente relacionadas en su estructura química. La hormona foliculoestimulante (FSH), la hormona luteinizante (LH) y la tirotropina (TSH) son glucoproteínas similares, moléculas proteicas con hidratos de carbono unidos a ellas. La FSH y la LH son llamadas además, gonadotrofinas porque estimulan las actividades de las gónadas masculinas y femeninas, los testículos y los ovarios. La TSH promueve el desarrollo normal de la glándula tiroides y la producción de hormonas tiroideas.

La adrenocorticotrofina (ACTH), la cuarta hormona trófica de la hipófisis anterior, no se relaciona desde el punto de vista estructural con las otras. Es una hormona peptídica derivada por el corte de una proteína precursora de gran tamaño. La ACTH estimula la producción y secreción de hormonas esteroides desde la corteza suprarrenal.

Las cuatro hormonas tróficas de la hipófisis anterior participan en vías neuroendocrinas complejas. En cada una de ellas, señales dirigidas al encéfalo estimulan la liberación de una neurohormona hipotalámica que a su vez estimula la liberación de una hormona trófica de la hipófisis anterior. La hormona trófica de la hipófisis anterior actúa, entonces, sobre su tejido endocrino efector, estimulando la secreción de una hormona adicional que ejerce efectos sistémicos, metabólicos o sobre el desarrollo. Analizaremos con mayor detalle las vías hormonales que afectan a la TSH y la ACTH en otros apartados de este capítulo. En el capítulo 46 analizaremos el modo en que la FSH y la LH regulan funciones de reproducción. Como verá, los circuitos de retroalimentación negativa son fundamentales en la regulación de estas vías complejas.

Hormonas no tróficas

Las hormonas no tróficas producidas por la hipófisis anterior son la prolactina, la hormona estimulante de los melanocitos (MSH) y la β -endorfina. Estas hormonas peptídicas/proteicas, cuya secreción se controla por hormonas hipotalámicas, funcionan en vías neuroendocrinas simples (fig. 45-2c).

La característica más notable de la prolactina (PRL) es la gran diversidad de efectos que produce en diferentes especies de vertebrados. Por ejemplo, la prolactina estimula el crecimiento de las glándulas mamarias y la síntesis de leche en los mamíferos, regula el metabolismo de las grasas y la reproducción en las aves, retrasa la metamorfosis de los anfibios, en las que puede también funcionar como hormona de crecimiento larvario, y regula el equilibrio de sales y agua en los peces de agua dulce. Esta lista sugiere que la prolactina es una hormona ancestral, cuyas funciones se han diversificado durante la evolución de los distintos grupos de vertebrados.

Como se describió previamente, la hormona estimulante de los melanocitos (MSH) regula la actividad de las células pigmentadas de la piel de algunos peces, anfibios, y reptiles. En los mamíferos, la MSH actúa sobre las neuronas del encéfalo, inhibiendo el hambre.

La β -endorfina pertenece a una clase de señales químicas llamadas **endorfinas**. Ciertas neuronas del encéfalo también producen endorfinas (véase cap. 48). Todas las endorfinas se unen a receptores presentes en el cerebro y disminuyen la percepción dolorosa. Algunos investigadores especulan que el así llamado "segundo aliento de los corredores" resulta en parte de la liberación de endorfinas, cuando el estrés y el dolor del cuerpo alcanzan niveles críticos. Tanto la MSH como la β -endorfina se forman por división de la misma proteína precursora que da origen a la ACTH.

Hormona del crecimiento

La hormona del crecimiento (GH) es tan similar en cuanto a su estructura a la prolactina que los científicos han planteado la hipótesis de que los genes que dirigen su producción evolucionaron del mismo gen ancestral. La GH actúa en una gran variedad de tejidos diana y tiene efectos tróficos y no tróficos. Su acción trófica principal consiste en enviar señales al hígado para que libere factores de crecimiento similares a la insulina (IGF), que se mueven por el torrente sanguíneo y estimulan directamente el crecimiento óseo y cartilaginoso. En ausencia de GH, el esqueleto de un animal inmaduro deja de crecer. Al inyec-

tar la hormona a un animal que carece, por manipulación experimental, de su propia hormona, se reanuda el crecimiento. La GH también ejerce diversos efectos metabólicos que tienden a elevar la glucemia, oponiéndose así a los efectos de la insulina (que se analizará más adelante en este capítulo).

La producción anormal de GH en los seres humanos puede dar como resultado varios trastornos, de acuerdo con el momento en que aparece el problema y si se debe a hipersecreción (exceso) o hiposecreción (escasez). La hipersecreción de GH durante la infancia produce, en ocasiones, gigantismo, en el cual, la persona crece hasta una estatura inusualmente elevada –hasta 2,4 metros– aunque las proporciones corporales siguen siendo relativamente normales. La producción excesiva de GH en la adultez, enfermedad conocida como acromegalia, estimula el crecimiento óseo en algunos tejidos que aún responden a la hormona, como los del rostro, las manos y los pies.

La hiposecreción de GH en la niñez retrasa el crecimiento de los huesos largos y, a veces, genera enanismo hipofisario. Los individuos con esta enfermedad, por lo general, alcanzan una altura máxima de sólo 1,2 metros, aunque las proporciones corporales siguen siendo relativamente normales. Si se diagnostica antes de la pubertad, el enanismo hipofisario puede tratarse satisfactoriamente con GH humana. Durante muchos años, la provisión de GH aislada de hipófisis de cadáveres fue muy inferior a la demanda. A mediados de 1980, los ingenieros genéticos comenzaron a producir GH humana, al insertar el DNA que codifica a la hormona en las bacterias (véase cap. 20). El tratamiento con GH modificada genéticamente en la actualidad es un procedimiento habitual para niños con enanismo hipofisario.

Algunos atletas consumen GH creyendo que pueden mejorar su rendimiento. Sin embargo, la investigación ha demostrado que, en adultos sanos, que no tienen déficit de hormona, la GH ejerce escaso impacto sobre la masa y la resistencia muscular.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué manera difieren en origen y función las dos glándulas fusionadas que producen a la hipófisis?
- 2. Analice el papel de las hormonas tróficas en la regulación del sistema endocrino.
- 3. ¿Qué vía de control hormonal (véase el concepto 45-1) es característica de a) la prolactina, b) la hormona adenocorticotrófica (ACTH) y c) la oxitocina?

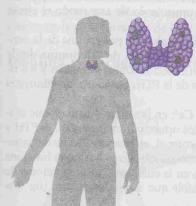
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 45-4

Las hormonas no hipofisarias ayudan a regular el metabolismo, la homeostasis, el desarrollo y la conducta

A continuación, estudiaremos las principales funciones de varias hormonas no hipofisarias y las glándulas endocrinas que las producen. Las hormonas tróficas de la hipófisis anterior controlan la secreción de algunas de estas hormonas, pero no de todas.

Hormonas tiroideas



En los seres humanos y en otros mamíferos, la **glándula tiroides** se compone de dos lóbulos localizados en la cara ventral de la tráquea (fig. 42-23). En muchos otros vertebrados, las dos mitades de la glándula están separadas a ambos lados de la faringe.

La glándula tiroides produce dos hormonas muy similares derivadas del aminoácido tirosina: **triyodotironina** (T₃), que contiene

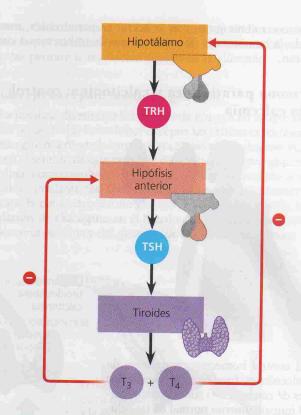
tres átomos de yodo, y tetrayodotironina, o **tiroxina** (T_4), que contiene cuatro átomos de yodo. En los mamíferos, la tiroides secreta principalmente T_4 , pero las células diana convierten la mayor parte de ella a T_3 eliminando un átomo de yodo. Si bien ambas hormonas se unen a la misma proteína receptora localizada en el núcleo celular, el receptor tiene mayor afinidad por T_3 que por T_4 . Así, la que genera las respuestas en las células diana es principalmente la T_3 .

El hipotálamo y la hipófisis anterior controlan la secreción de hormonas tiroidea y, en consecuencia, sus efectos en el cuerpo de los animales. Este proceso implica una vía neuroendocrina compleja con dos circuitos de retroalimentación negativa (fig. 45-9).

La glándula tiroides desempeña un papel crucial en el desarrollo y maduración de los vertebrados. Un ejemplo sorprendente es el control tiroideo de la metamorfosis de un renacuajo a rana, lo que implica la reorganización masiva de muchos tejidos diferentes. Los estudios efectuados con otros animales, distintos del ser humano, han demostrado que las hormonas tiroideas son necesarias para el funcionamiento normal de las células formadoras de hueso y la ramificación de las células nerviosas durante el desarrollo embrionario del cerebro. La tiroides es igualmente importante en el desarrollo del ser humano. El cretinismo, una enfermedad hereditaria por deficiencia tiroidea, produce un crecimiento esquelético con un notable retraso y escaso desarrollo mental. Estos defectos, con frecuencia, pueden evitarse, al menos en parte, si se comienza el tratamiento con hormonas tiroideas en etapas tempranas de la vida.

La glándula tiroides también tiene funciones homeostásicas importantes. En los mamíferos adultos, por ejemplo, las hormonas tiroideas ayudan a mantener la presión normal, la frecuencia cardíaca, el tono muscular, la digestión y las funciones reproductivas. En todo el organismo, la T3 y la T4 son importantes en la bioenergética; por lo general, incrementan la tasa de consumo de oxígeno en el metabolismo celular. Un exceso o un defecto en la cantidad de estas hormonas en la circulación sanguínea puede provocar enfermedades metabólicas graves. En los seres humanos, la secreción excesiva de hormonas tiroideas, conocida como hipertiroidismo, puede provocar alta temperatura corporal, sudoración profusa, pérdida de peso, irritabilidad y elevación de la presión arterial. La forma más común de hipertiroidismo es la enfermedad de Graves; la exoftalmia causada por la acumulación de líquido detrás de los ojos es un síntoma típico (fig. 45-10). El hipotiroidismo, la enfermedad opuesta, puede provocar cretinismo en los niños y producir otros síntomas, como aumento de peso, letargo e intolerancia al frío en los adultos.

Una deficiencia de yodo en la dieta puede producir bocio, un agrandamiento de la glándula tiroides (fig. 2-3). Sin suficiente



▲ Fig. 45-9. Regulación por retroalimentación de la secreción de T_3 y T_4 desde la glándula tiroides. El hipotálamo secreta la hormona liberadora de TSH (TRH), que estimula a la hipófisis anterior para secretar tirotropina (TSH). La TSH estimula, entonces, a la tiroides para sintetizar y liberar las hormonas tiroideas T_3 y T_4 . Estas hormonas ejercen una retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la hipófisis anterior, al inhibir la liberación de TRH y TSH.



▲ Fig. 45-10. Enfermedad de Graves, la forma más común del hipertiroidismo humano. El tejido que se encuentra detrás de los ojos puede edematizarse y fibrosarse y provocar el síntoma característico de exoftalmia.

yodo, la glándula tiroides no puede sintetizar cantidades adecuadas de T_3 y T_4 , y los bajos niveles de T_3 y T_4 en sangre no pueden ejercer la retroalimentación negativa habitual en el hipotálamo y la hipófisis anterior (fig. 45-9). En consecuencia, la hipófisis continúa secretando TSH, aumentando los niveles de TSH y agrandando la tiroides.

Además de las células que producen T_3 y T_4 , la tiroides de mamífero contiene células endocrinas que producen calcitonina. Es-

ta hormona actúa junto con la hormona paratiroidea, manteniendo la homeostasis de calcio, como describiremos a continuación.

Hormona paratiroidea y calcitonina: control de la calcemia



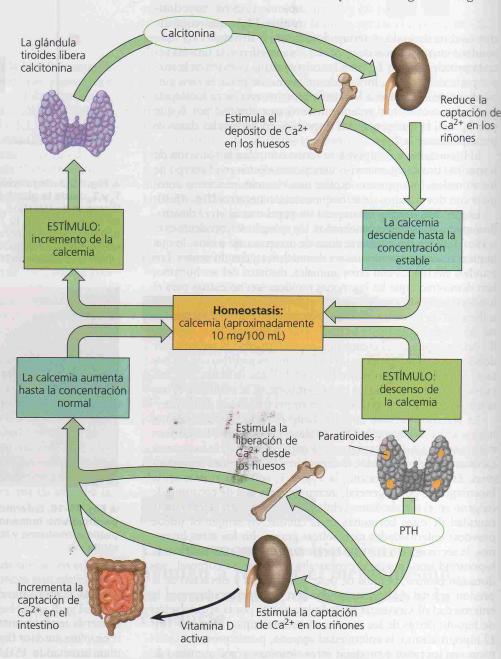
El control homeostático riguroso de la calcemia es fundamental porque los iones de calcio (Ca²+) son esenciales para el funcionamiento normal de las células. Si el nivel de Ca²+ en sangre desciende notablemente, los músculos esqueléticos comienzan a contraerse de forma convulsiva, en un cuadro conocido como tetania. Si no se trata, la tetania es fatal. En los mamíferos, dos hormonas con acciones opuestas —la hormona paratiroidea y la calcitonina— desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento del nivel de Ca²+ cerca de la concentración estable, de alrededor de 10 mg/100 mL (fig. 45-11).

Cuando el nivel de Ca²⁺ en sangre cae por debajo de este punto fijo, se libera la **hormona paratiroidea (PTH)**. La PTH se produce en cuatro pequeñas estructuras, las **glándulas paratiroides**, que están incluidas en la superficie de la tiroides.

La PTH eleva el nivel de calcemia por efectos directos e indirectos. En el hueso, la PTH induce a las células especializadas llamadas osteoclastos a descomponer la matriz mineralizada del hueso y liberar calcio a la sangre. En los riñones estimula diectamente la reabsorción de Ca2+ a través de los túbulos renales. La PTH tiene, también, un efecto indirecto sobre los riñones, al promover la conversión de la vitamina D en su forma hormonal activa. Una forma inactiva de la vitamina D, una molécula derivada de los esteroides, se obtiene de los alimentos, o se sintetiza en la piel. La activación de la vitamina D comienza en el hígado y se completa en los riñones, en un proceso estimulado por la PTH. La forma activa de la vitamina D actúa directamente sobre los intestino, estimulando la captación del Ca^{2+} de los alimentos y aumentando de este modo el efecto de la PTH.

Un incremento del nivel de la calcemia por encima de la concentración estable promueve la liberación de calcitonina desde la tiroides. La calcitonina ejerce efectos sobre los huesos y los riñones, que son opuestos a los de la PTH; por tanto, disminuye el nivel de la calcemia.

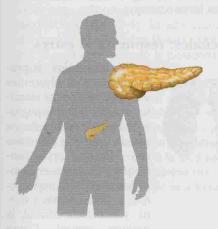
La regulación del nivel de Ca²⁺ en la sangre ilustra de qué manera dos hormonas con efectos opuestos –en este caso, la PTH y la calcitonina– se equilibran entre sí, ejerciendo una estrecha regulación y manteniendo la homeostasis. Cada hormona funciona en una vía endocrina simple, en la cual, las células secretoras de la hormona controlan la variable que se está regulando (fig. 45-



▲ Fig. 45-11. Control hormonal de la homeostasis del calcio en los mamíferos. Un sistema de retroalimentación negativa que implica a dos hormonas antagónicas, calcitonina y hormona paratiroidea (PTH), mantiene la concentración de Ca²+ en sangre cerca de la concentración estable.

2a). En un esquema de retroalimentación clásico, la respuesta a cualquiera de las hormonas desencadena la liberación de la hormona antagónica y reduce al mínimo, de este modo, las fluctuaciones en la concentración de Ca²⁺ en sangre.

Insulina y glucagón: control de la glucemia



Aunque el **páncreas** se considera una glándula endocrina fundamental, las células secretoras de hormonas constituyen, aproximadamente, el 1-2% de su peso. El resto del páncreas produce iones de bicarbonato y enzimas digestivas, liberadas a pequeños conductos y llevadas al intestino delgado por medio del conducto pancreático (fig. 41-20). Los tejidos y glándulas que descargan sus secreciones en los conductos se denominan *exocrinos*. Así, el páncreas es una glándula mixta, endocrina y exocrina, con importantes funciones en los sistemas endocrino y digestivo.

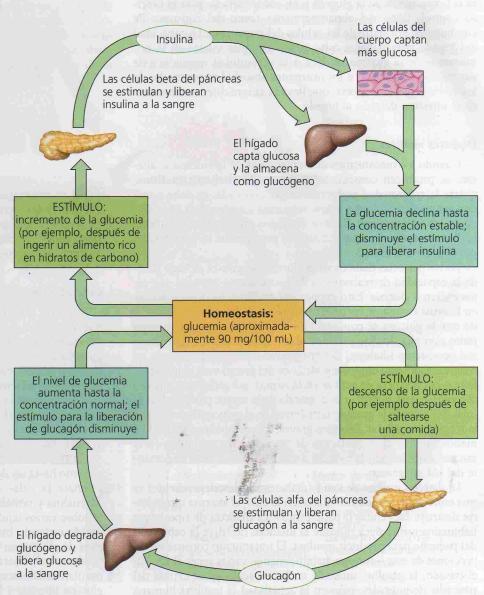
Los islotes de Langerhans, agrupamientos de células endocrinas, están dispersos en el tejido exocrino del páncreas. Cada islote tiene una población de *células alfa*, que producen la hormona **glucagón**, y una población de *células beta*, que producen la hormona **insulina**. Ambas hormonas proteicas, al igual que todas las señales endocrinas, se secretan al sistema circulatorio.

La insulina y el glucagón son hormonas antagónicas que regulan la concentración de glucosa en sangre (fig. 45-12). Ésta es una función bioenergética y homeostática fundamental porque la glucosa es el principal combustible para la respiración celular y una fuente de esqueletos de carbono que es básica para la síntesis de otros compuestos orgánicos. El equilibrio metabólico depende del mantenimiento de las concentraciones de glucemia cerca de la concentración estable, que es de casi 90 mg/100 mL en los seres humanos. Cuando la glucemia excede ese nivel, el páncreas libera insulina y su efecto hace bajar la concentración de glucosa en sangre. Cuando la glucemia cae por debajo de la concentración estable, se libera glucagón y sus efectos incrementan la concentración de

glucosa. Cada hormona funciona en una vía endocrina simple, regulada por retroalimentación negativa. La combinación de ambas vías permite la regulación precisa de la glucemia.

Tejidos efectores para insulina y glucagón

La insulina disminuye los niveles de glucosa en sangre al estimular a casi todas las células, excepto las células cerebrales que captan glucosa desde la sangre (las células cerebrales son inusuales, en el sentido de que tienen la capacidad de captar glucosa sin insulina; como resultado de ello, el cerebro tiene acceso al combustible circulante casi todo el tiempo). La insulina también disminuye la concentración de glucosa en sangre retrasando la degradación de glucógeno en el hígado e inhibiendo la conversión de los aminoácidos y del glicerol (de las grasas) en glucosa.



▲ Fig. 45-12. Mantenimiento de la homeostasis de la glucosa por la insulina y el glucagón. Los efectos antagónicos de la insulina y del glucagón ayudan a mantener la glucemia cerca de su concentración estable. Un incremento de la glucosa por encima del punto de concentración estable promueve la liberación de insulina desde el páncreas y conduce a la eliminación del exceso de glucosa en sangre y a su almacenamiento en forma de glucógeno. Una caída de la glucosa por debajo del punto de concentración normal estimula al páncreas a secretar glucagón, que actúa sobre el hígado para elevar la glucemia.

El hígado, los músculos esqueléticos y los tejidos adiposos almacenan grandes cantidades de combustible, especialmente importantes en la bioenergética. El hígado y los músculos almacenan azúcar en forma de glucógeno, mientras que las células de tejido adiposo convierten azúcares en grasas. El hígado es un centro de procesamiento clave para el combustible porque sólo las células hepáticas son sensibles al glucagón. Normalmente, el glucagón comienza a producir efectos antes de que los niveles de glucemia hayan descendido por debajo de la concentración estable. De hecho, cuando el exceso de glucosa desaparece de la sangre, el glucagón envía señales a los hepatocitos para aumentar la hidrólisis de glucógeno, convertir los aminoácidos y el glicerol en glucosa y comenzar lentamente a liberar glucosa a la circulación nuevamente.

El efecto antagonista del glucagón y de la insulina es vital para la homeostasis de la glucosa y, en consecuencia, para el preciso control, tanto del almacenamiento como del consumo de combustible por parte de las células del organismo. La capacidad del hígado para llevar a cabo estas funciones vitales en la homeostasis de la glucosa se debe a la versatilidad metabólica de sus células y su acceso a los nutrientes absorbidos por medio de los vasos del sistema porta, que lleva la sangre directamente desde el intestino delgado al hígado.

Diabetes mellitus

Cuando los mecanismos de homeostasis de la glucosa se alteran, se producen consecuencias graves. La diabetes mellitus, quizás la enfermedad endocrina mejor conocida, se debe a una deficiencia de insulina o a una respuesta disminuida a la insulina en los tejidos diana. Existen dos tipos principales de diabetes mellitus con causas muy diferentes, pero ambas se caracterizan por la glucemia elevada.

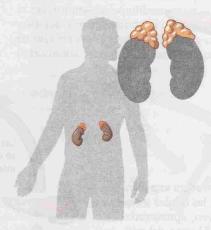
En las personas diabéticas, la glucosa sanguínea elevada excede la capacidad de reabsorción de los riñones y provoca que éstos excreten glucosa. Esto explica por qué la detección de azúcar en la orina es una de las determinaciones de la diabetes. A medida que la glucosa se concentra en la orina, se excreta más agua junto con ella, lo que produce volúmenes excesivos de orina y sed persistente (diabetes, del griego diabainein, pasar a través, se refiere a esta orina copiosa; y mellitus, del griego meli, miel, se refiere a la presencia de azúcar en la orina). Sin suficiente glucosa disponible para satisfacer la demanda de la mayor parte de las células del cuerpo, la grasa se transforma en el principal sustrato de la respiración celular. En casos graves, los metabolitos ácidos formados durante la degradación de las grasas, se acumulan en la sangre, amenazando la vida, al provocar un descenso importante del pH sanguíneo.

La diabetes mellitus de tipo I (diabetes insulinodependiente) es una enfermedad autoinmunitaria, en la cual, el sistema inmunitario destruye las células β pancreáticas. La diabetes de tipo I, que habitualmente aparece durante la infancia, destruye la capacidad del paciente para producir insulina. El tratamiento consiste en inyecciones de esta hormona, habitualmente, varias veces al día. En el pasado, la insulina utilizada en las inyecciones se extraía del páncreas de animales, pero en la actualidad la insulina humana puede obtenerse de bacterias modificadas mediante ingeniería genética, una fuente relativamente poco costosa (fig. 20-2)

La diabetes mellitus de tipo II (diabetes no insulinodependiente) se caracteriza por una deficiencia de insulína o, más a menudo, por una respuesta reducida de las células diana debida a algún cambio en los receptores de la insulina. Aunque la herencia puede desempeñar algún papel en la diabetes de tipo II, la inves-

tigación indica que el exceso de peso corporal y la falta de ejercicio incrementan el riesgo en forma apreciable. Si bien esta forma de diabetes, por lo general, aparece después de los 40 años, los jóvenes con sobrepeso y las personas sedentarias también pueden desarrollar la enfermedad. Más del 90% de las personas con diabetes tienen el tipo II de la enfermedad. Muchos pueden manejar su nivel de glucemia con ejercicios regulares y dieta saludable; algunos requieren farmacoterapia.

Hormonas suprarrenales: respuesta al estrés



Las glándulas suprarrenales están adyacentes a los riñones. En los mamíferos, cada glándula suprarrenal está constituida en realidad por dos glándulas con diferentes tipos, funciones y orígenes embrionarios: la corteza suprarrenal, la porción más externa, y la médula adrenal, la porción central. Como ocurre con la hipófisis, cada glándula suprarrenal es una fusión de una glándula endocrina y otra neuroendocrina. La corteza supra-

rrenal se compone de células endocrinas verdaderas, mientras que las células secretoras de la médula suprarrenal se originan en la cresta neural durante el desarrollo embrionario (fig. 34-7). Los vertebrados no mamíferos tienen disposiciones notablemente distintas de los mismos tejidos.

Catecolaminas de la médula suprarrenal

Suponga que detecta peligro o se aproxima a una situación que le provoca estrés, como hablar en público. Su corazón late más rápido y su piel adquiere el aspecto de piel de gallina. ¿Qué provoca estas reacciones? Son parte de la respuesta llamada "de luchar o huida", estimulada por dos hormonas de la médula suprarrenal, la adrenalina y la noradrenalina. Estas hormonas son miembros de una clase de compuestos, las catecolaminas, sintetizadas a partir del amoinoácido tirosina. Tanto la adrenalina como la noradrenalina funcionan además como neurotransmisores del sistema nervioso.

Cada situación de estrés, positivo o negativo —desde el placer extremo hasta un descenso de la temperatura o una situación que amenace la vida— estimula a la médula suprarrenal a secretar adrenalina y noradrenalina. Estas hormonas actúan directamente sobre varios tejidos efectores y proporcionan al organismo un rápido estímulo bioenergético. Incrementan la tasa de degradación de glucógeno en el hígado y en los músculos esqueléticos, promueven la liberación de glucosa por las células hepáticas y estimulan la liberación de ácidos grasos de las células grasas. La glucosa liberada y los ácidos grasos circulan en la sangre y pueden ser empleados por las células del organismo como combustible.

Además de incrementar la disponibilidad de fuentes de energía, la adrenalina y la noradrenalina ejercen efectos profundos en los sistemas cardiovascular y respiratorio. Por ejemplo, incrementan tanto la tasa como el volumen sistólico del latido cardíaco, dilatan los bronquiolos pulmonares, acciones que incremen-

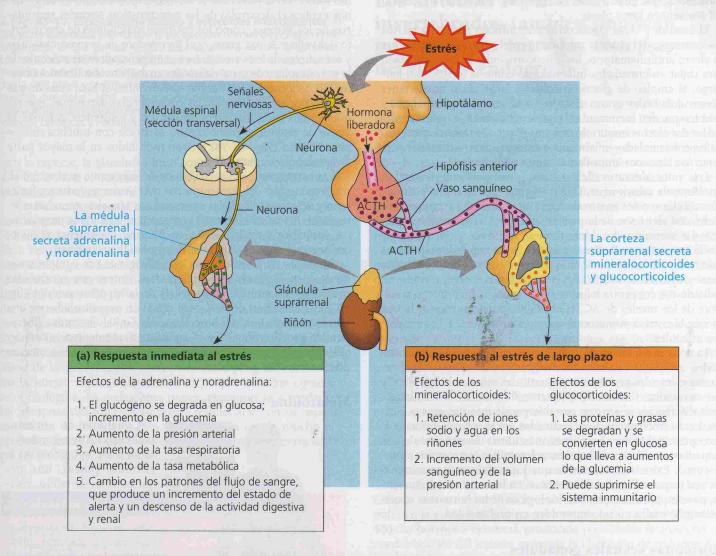
tan el aporte de oxígeno a las células corporales (ésta es la razón por la cual los médicos recetan adrenalina como estimulante cardíaco para abrir las vías respiratorias durante los ataques de asma). Las catecolaminas también determinan que los músculos lisos de ciertos vasos sanguíneos se contraigan, y los músculos de otros vasos se relajen, con el efecto general de provocar un desplazamiento de la sangre, desde la piel, los órganos digestivos y los riñones, a la irrigación del corazón, el cerebro y los músculos esqueléticos (fig. 45-4). La adrenalina, por lo general, tiene un efecto más intenso sobre la tasa cardíaca y metabólica, mientras que el papel primario de la noradrenalina consiste en mantener la presión arterial.

Como se muestra en la **figura 45-13a**, la secreción por parte de la médula suprarrenal se ve estimulada por señales nerviosas que llegan desde el cerebro por medio de la división simpática del sistema nervioso autónomo (que se analiza en el capítulo 48). En respuesta a un estímulo estresante, los impulsos nerviosos del hipotálamo viajan a la médula suprarrenal donde desencadenan la liberación de adrenalina. La noradrenalina se libera de forma independiente de la adrenalina. Las hormonas de la

médula suprarrenal proporcionan otro ejemplo de lo que es una vía neurohormonal simple (fig. 45-2b). En este caso, las células neurosecretoras son células nerviosas periféricas modificadas, en vez de células neurosecretoras hipotalámicas que liberan hormonas en la hipófisis posterior.

Hormonas esteroides de la corteza suprarrenal

Las hormonas de la corteza suprarrenal también funcionan en la respuesta orgánica al estrés. Al contrario de lo que ocurre con la médula suprarrenal, que reacciona a la llegada de señales nerviosas, la corteza suprarrenal responde a señales endocrinas. Los estímulos estresantes determinan que el hipotálamo secrete una hormona liberadora que estimula a la hipófisis anterior para liberar la hormona trófica ACTH. Cuando la ACTH alcanza la corteza suprarrenal, por medio de la circulación sanguínea, estimula a las células endocrinas para sintetizar y secretar una familia de esteroides llamada corticosteroides. En otro caso de retroalimentación negativa, los niveles elevados de corticosteroides en la sangre suprimen la secreción de ACTH.



▲ Fig. 45-13. Estrés y glándula suprarrenal. Los estímulos estresantes determinan que el hipotálamo active a la médula suprarrenal por medio de impulsos nerviosos (a) y a la corteza suprarrenal por medio de señales hormonales (b). La médula suprarrenal media las respuestas al estrés de corto plazo, al secretar las hormonas adrenalina y noradrenalina. La corteza suprarrenal controla las respuestas más prolongadas al secretar corticosteroides.

Los dos tipos principales de corticosteroides en los seres humanos son los **glucocorticoides**, como el cortisol, y los **mineralocorticoides**, como la aldosterona. Existen evidencias de que los glucocorticoides y los mineralocorticoides ayudan a mantener la homeostasis cuando el organismo experimenta estrés durante un período prolongado **(fig. 45-13b)**.

El efecto primario de los glucocorticoides es sobre la bioenergética, específicamente, sobre el metabolismo de la glucosa. Para aumentar los efectos movilizadores de combustible del glucagón desde el páncreas, los glucocorticoides promueven la síntesis de glucosa a partir de fuentes diferentes de los hidratos de carbono, como las proteínas, y determinan que haya más glucosa disponible como combustible. Los glucocorticoides actúan sobre el músculo esquelético y provocan la degradación de las proteínas musculares. Los esqueletos de carbono resultantes se transportan al hígado y a los riñones, donde se convierten en glucosa y se liberan a la sangre. La síntesis de glucosa a partir de las proteínas musculares es un mecanismo que proporciona combustible circulante cuando las actividades corporales requieren más de lo que el hígado puede movilizar desde sus reservas de glucógeno. También puede ser parte de un papel más amplio de los glucocorticoides, que el de ayudar al organismo a soportar un desafío del ambiente a largo plazo.

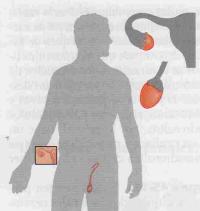
El cortisol y otros glucocorticoides inhiben además a ciertos componentes del sistema inmunitario del organismo. Debido a su efecto antiinflamatorio, los glucocorticoides se han empleado para tratar enfermedades inflamatorias como la artritis. Sin embargo, el empleo de glucocorticoides a largo plazo puede tener efectos colaterales graves debido a sus acciones metabólicas y también pueden incrementar la susceptibilidad a la infección debido a sus efectos inmunosupresores. Por estas razones, para tratar las enfermedades inflamatorias crónicas generalmente se prefieren los fármacos antiinflamatorios no esteroides.

Los mineralocorticoides actúan, principalmente, sobre el equilibrio de sales y agua. La aldosterona, por ejemplo, estimula a las células renales para reabsorber iones de sodio y agua del filtrado, con elevación de la presión arterial y del volumen sanguíneo. La secreción de aldosterona se estimula, principalmente por la angiotensina II, como parte de la vía reguladora que controla la capacidad de los riñones para mantener la homeostasis de iones y agua en la sangre (fig. 44-13). Sin embargo, cuando un individuo se encuentra bajo un estrés grave, el incremento resultante de los niveles de ACTH en sangre puede aumentar la tasa en que la corteza suprarrenal secreta aldosterona, así como glucocorticoides.

La corteza suprarrenal produce un tercer grupo de corticosteroides que funcionan como hormonas sexuales. Todas las hormonas esteroides se sintetizan a partir del colesterol (fig. 5-15) y sus estructuras tienen sólo pequeñas diferencias. Sin embargo, estas diferencias se asocian con diferencias mayores en sus efectos. Las hormonas sexuales producidas por la corteza suprarrenal son, principalmente, hormonas masculinas (andrógenos), con pequeñas cantidades de hormonas femeninas (estrógenos y progestinas). Existen evidencias de que los andrógenos suprarrenales son responsables del deseo sexual en las mujeres adultas, pero, por otra parte, los papeles fisiológicos de las hormonas sexuales suprarrenales no se comprenden en profundidad.

Hormonas sexuales gonadales

Aunque las glándulas suprarrenales secretan pequeñas cantidades de hormonas sexuales, las gónadas son la fuente primaria de estas hormonas. Estas gónadas producen y secretan tres cate-



gorías principales de hormonas esteroides: los andrógenos, los estrógenos, y las progestinas. Los tres tipos se encuentran tanto en machos como hembras, pero en diferentes proporciones. Producidas en los testículos de los varones y en los ovarios de las mujeres estos esteroides afectan el crecimiento y el desarrollo y también regulan los ciclos reproductivos y la conducta sexual.

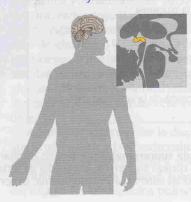
Los testículos mayor-

mente sintetizan, andrógenos, el principal de los cuales es la testosterona. En general, los andrógenos estimulan el desarrollo y el mantenimiento del sistema reproductor masculino. Los andrógenos producidos en una fase precoz del desarrollo de un embrión determinan que el feto se desarrolle como varón y no como mujer. En la pubertad, la elevada concentración de andrógenos explica el desarrollo de las características sexuales secundarias de los varones, como los patrones masculinos de crecimiento del vello y la voz grave, y el incremento de la masa muscular y ósea, típica de los varones. La acción generadora de músculo de la testosterona y de otros esteroides anabólicos han llevado a ciertos atletas a consumirlos como suplementos, si bien estas drogas ofrecen pocas ventajas para las competencias deportivas, que requieren una coordinación muscular fina y resistencia. Además, el abuso de esteroides anabolizantes se asocia con muchos riesgos para la salud (fig. 45-14) y están prohibidos en la mayor parte de los deportes competitivos.

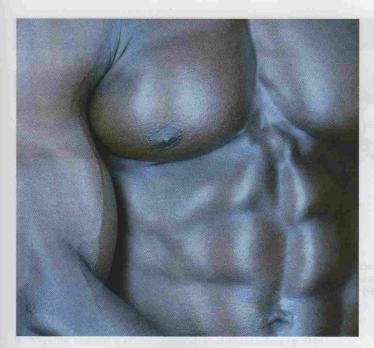
Los **estrógenos**, de los cuales el más importante es el estradiol, son responsables del mantenimiento del sistema reproductor femenino y del desarrollo de las características sexuales secundarias femeninas. En los mamíferos, las progestinas, incluida la progesterona, participan, principalmente, en preparar y mantener el útero, que sustenta el crecimiento y el desarrollo de un embrión.

Tanto los estrógenos como los andrógenos son componentes de vías neuroendocrinas complejas. Sus síntesis son controladas por las gonadotrofinas (FSH y LH) de la hipófisis anterior (fig. 45-8). La secreción de FSH y LH, a su vez, es controlada por una hormona liberadora del hipotálamo, la GnRH (hormona liberadora de gonadotrofina). En el capítulo 46 examinaremos con detalle las relaciones de retroalimentación que regulan la secreción de los esteroides gonadales.

Melatonina y biorritmos



Concluiremos nuestro análisis del sistema endocrino de los vertebrados con la glándula pineal, una pequeña masa de tejido, vecina al centro del cerebro de los mamíferos (se encuentra más cerca de la superficie cerebral en algunos otros vertebrados). La glándula pineal sintetiza y secreta la hormona melatonina, un aminoácido modificado. Se-



▲ Fig. 45-14. Ginecomastia debida a esteroides anabolizantes. El abuso de esteroides interrumpe la producción normal de hormonas del organismo, lo que genera riesgos para la salud a corto y largo plazo. Los hombres experimentan, además, infertilidad y atrofia testicular. Las mujeres pueden padecer efectos masculinizantes, como reducción mamaria, voz grave y crecimiento excesivo del vello corporal. Ambos sexos pueden presentar acné y calvicie de patrón masculino (o alopecia androgénica). Los potenciales riesgos de la salud a largo plazo incluyen lesiones cardíacas y hepáticas.

gún la especie, la glándula pineal contiene células muy sensibles a la luz o tiene conexiones nerviosas desde los ojos que controlan su actividad secretora.

La melatonina regula las funciones relacionadas con la luz y con las estaciones, marcadas por cambios en la duración del día. Si bien la melatonina afecta a la pigmentación de la piel de muchos vertebrados, sus funciones primarias se relacionan con los ritmos biológicos asociados con la reproducción. La melatonina se secreta durante la noche y la cantidad secretada depende de la longitud de ésta. En invierno, por ejemplo, los días son más cortos y las noches largas, de modo que se secreta más melatonina. Así, la producción de melatonina es un vínculo entre el reloj biológico y las actividades diarias o estacionales, como la reproducción. Evidencias recientes sugieren que las principales células diana de la melatonina se encuentran en la parte del cerebro llamada núcleo supraquiasmático (NSQ), que funciona como un reloj biológico. La melatonina parece disminuir la actividad de las neuronas del NSQ y esto puede relacionarse con su papel la mediación de los ritmos. Sin embargo, aún queda mucho por aprender acerca del papel exacto de la melatonina y acerca de los relojes biológicos, en general.

- Evaluación de conceptos
- 1. ¿De qué manera la tiroxina (T4) controla su propia producción y secreción?
- 2. ¿Cómo mantienen la calcitonina y la hormona paratiroidea (PTH) el nivel de Ca2+ sanguíneo en una concentración casi estable?

- 3. En una prueba de tolerancia a la glucosa, el nivel de azúcar en sangre de una persona se mide periódicamente después de la ingestión de una solución glucosada. En un individuo sano, la glucemia se eleva moderadamente en la primera hora, pero luego cae a niveles casi normales en el lapso de 2 a 3 horas. Prediga los resultados de esta prueba en una persona con diabetes mellitus. Explique su respuesta.
- 4. ¿De qué manera una disminución en el número de receptores de corticosteroides hipotalámicos afectaría los niveles de corticosteroides en sangre?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

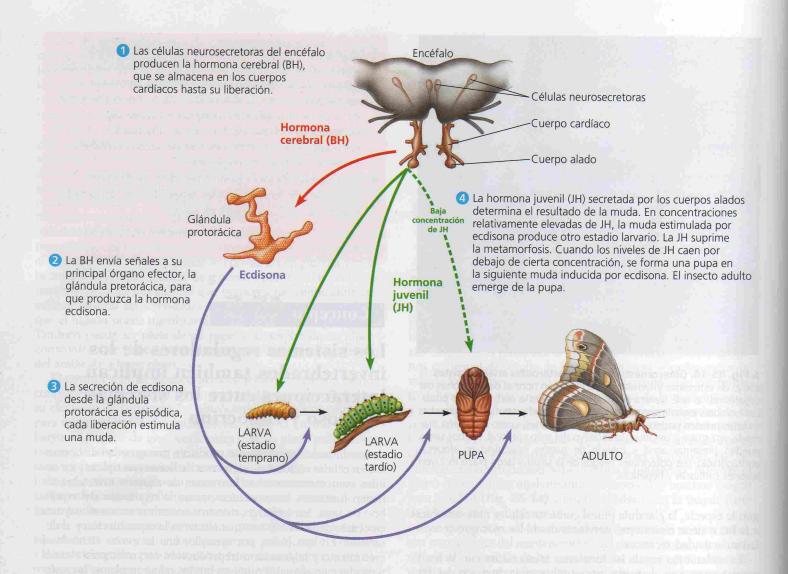
Concepto 45-5

Los sistemas reguladores de los invertebrados también implican interacciones entre los sistemas nervioso y endocrino

Los animales invertebrados producen una variedad de hormonas en células endocrinas secretoras de hormonas típicas y en células neurosecretoras. Las hormonas de algunos invertebrados tienen funciones homeostáticas, como la regulación del equilibrio de agua. Sin embargo, nuestros conocimientos son mayores en el área de las hormonas que afectan a la reproducción y al desarrollo. En una hidra, por ejemplo, una hormona estimula el crecimiento y la gemación (reproducción asexual), pero evita la reproducción sexual. En invertebrados más complejos, los sistemas endocrino y nervioso, generalmente, están integrados para controlar la reproducción y el desarrollo. Por ejemplo, en el molusco Aplysia hay células nerviosas especializadas que secretan una neurohormona estimulante del depósito de miles de huevos, y también inhibe la alimentación y la locomoción, actividades que interfieren con la reproducción.

Todos los grupos de artrópodos poseen sistemas endocrinos extensos. Los crustáceos tienen hormonas que actúan sobre el crecimiento y la reproducción, el equilibrio de agua, el movimiento de pigmentos en el tegumento interno y los ojos y la regulación del metabolismo. Al tener exoesqueletos que no pueden estirarse, los crustáceos y los insectos crecen en estallidos y eliminan el viejo exoesqueleto y secretan uno nuevo en cada muda. Además, la mayoría de los insectos adquieren sus características adultas en una muda terminal única. En los insectos y crustáceos (y probablemente, en todos los artrópodos con exoesqueletos) las mudas se desencadenan por una hormona.

La regulación hormonal del desarrollo de los insectos se ha estudiado extensamente. Tres hormonas desempeñan papeles centrales en la muda y en la metamorfosis a la forma adulta (fig. 45-15). La hormona cerebral, producida por células neurosecretoras del cerebro del insecto, estimula la liberación de ecdisona de las glándulas protorácicas, un par de glándulas endocrinas que se encuentran justo por detrás de la cabeza. La ecdisona promueve la muda y el desarrollo de características adultas, como ocurre en el cambio de una oruga a mariposa. La hormona cerebral y la ec-



▲ Fig. 45-15. Regulación hormonal del desarrollo de los insectos. La mayor parte de los insectos pasan por una serie de estados larvarios, en los que cada muda (desprendimiento del exoesqueleto viejo) produce una larva de mayor tamaño. La muda del estado larvario final da lugar a una pupa, en la cual la metamorfosis produce la forma adulta del insecto. Las hormonas controlan el avance de estas etapas, como se muestra aquí.

disona están equilibradas por una tercera hormona en el sistema, la hormona juvenil. La **hormona juvenil** es secretada por un par de glándulas endocrinas pequeñas que se encuentran justo por detrás del cerebro, los cuerpos alados, que son en cierta forma análogas a la hipófisis anterior de los vertebrados. Como sugiere su nombre, la hormona juvenil promueve la retención de las características larvarias (juveniles).

En presencia de concentraciones relativamente elevadas de hormona juvenil, la ecdisona puede estimular la muda, pero el producto será simplemente una larva de mayor tamaño. Sólo cuando el nivel de hormona juvenil disminuye, la ecdisona puede inducir la muda y producir una etapa de desarrollo llamada pupa. Dentro de la pupa, la metamorfosis reemplaza la anatomía larvaria con la forma del insecto adulto. Algunas versiones sintéticas de la hormona juvenil se están empleando actualmente como insecticidas para evitar que los insectos maduren a adultos con capacidad reproductiva.

En el siguiente capítulo nos centraremos en la reproducción

tanto de vertebrados como de invertebrados. Allí veremos que el sistema endocrino es fundamental no sólo para la supervivencia del individuo, sino para la propagación de la especie.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué manera el sistema nervioso contribuye a la muda en los insectos?
- 2. La hormona juvenil, en ocasiones, se emplea en forma comercial como insecticida. ¿Qué efectos tiene en las poblaciones de insectos? Explíquelo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 45

Concepto 4

El sistema endocrino y el sistema nervioso actúan de forma individual y en conjunto para regular la fisiología de un animal

- Superposición entre la regulación endocrina y nerviosa (p. 944). Los sistemas endocrino y nervioso con frecuencia funcionan en conjunto para mantener la homeostasis, el desarrollo y la reproducción. Las glándulas endocrinas y varios órganos con funciones no endocrinas secretan hormonas y las células secretoras especializadas derivadas del tejido nervioso secretan neurohormonas. Ambas clases de señales hormonales circulan en la sangre hacia sus tejidos efectores y funcionan como reguladores a larga distancia.
- Vías de control y circuitos de retroalimentación (p. 944). Existen tres tipos principales de vías de control hormonal: endocrina, neurohormonal y neuroendocrina. Los componentes básicos del sistema de regulación biológico están presentes en cada tipo de vía. La retroalimentación negativa regula muchas vías hormonales implicadas en la homeostasis.

Concepto 45-2

Las hormonas y otras señales químicas se unen a receptores celulares diana e inician vías que culminan en respuestas celulares específicas

- Receptores de hormonas hidrosolubles presentes en la superficie celular (p. 945-946). Las hormonas peptídicas/proteicas y la mayor parte de las que derivan de aminoácidos, se unen a receptores que se encuentran en la membrana plasmática. La unión de la hormona desencadena una vía de transducción de señales intracelulares que producen respuestas específicas en el citoplasma o cambios en la expresión génica. La misma hormona puede tener diferentes efectos sobre células diana con diferentes receptores para la hormona, diferentes vías de transducción de la señal o diferentes proteínas efectoras.
- Receptores intracelulares de hormonas liposolubles (pp. 946-947). Las hormonas esteroides, las hormonas tiroideas y la forma hormonal de la vitamina D penetran en las células diana y se unen a receptores proteicos específicos del citoplasma o del núcleo. Los complejos hormona-receptor actúan entonces como factores de transcripción en el núcleo, regulando la transcripción de genes específicos.
- Señalización paracrina mediante reguladores locales (pp. 947-948). Varios tipos de señales químicas generan respuestas en células diana cercanas. Los reguladores locales incluyen neurotransmisores, citocinas y factores de crecimiento (proteínas/péptidos), óxido nítrico (gas) y prostaglandinas (modificadas por los ácidos grasos).

Concepto 4

El hipotálamo y la hipófisis integran muchas funciones del sistema endocrino de los vertebrados

Relación entre el hipotálamo y la hipófisis (pp. 948-951). El

- hipotálamo, una región del encéfalo, contiene varios conjuntos de células neurosecretoras. Algunas producen hormonas que actúan de forma directa y son almacenadas y liberadas desde la hipófisis posterior. Otras células hipotalámicas producen hormonas tróficas secretadas a la circulación sanguínea y transportadas a la hipófisis anterior, una verdadera glándula endocrina. Estas hormonas tróficas controlan la liberación de hormonas desde la hipófisis anterior.
- Hormonas de la hipófisis posterior (p. 951). Las dos hormonas liberadas desde la hipófisis posterior actúan directamente en tejidos no endocrinos. La oxitocina produce contracciones uterinas y la secreción de leche, y la hormona antidiurética (ADH) incrementa la reabsorción de agua en los riñones.
- ► Hormonas de la hipófisis anterior (pp. 951-952). La hipófisis anterior produce tanto hormonas tróficas como no tróficas. Las cuatro hormonas estrictamente tróficas son la tirotropina (TSH), la hormona foliculoestimulante (FSH), la hormona luteinizante (LH) y la hormona adenocorticotrófica (ACTH). Cada una de ellas actúa sobre su tejido endocrino diana, estimulando la liberación de hormona u hormonas con efectos directos sobre el metabolismo o el desarrollo. La prolactina, la hormona estimulante de los melanocitos (MSH), y la β -endorfina son hormonas hipofisarias anteriores no tróficas. La prolactina estimula la lactancia en los mamíferos, pero tiene efectos distintos en otros vertebrados. La MSH influye en la pigmentación de la piel en algunos vertebrados y en el metabolismo graso en los mamíferos. Las endorfinas inhiben la percepción del dolor. La hormona de crecimiento (GH) promueve el crecimiento directamente y ejerce diversos efectos metabólicos; estimula también la producción de factores de crecimiento por otros tejidos (un efecto trópico).

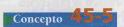
Concepto 40

Las hormonas no hipofisarias ayudan a regular el metabolismo, la homeostasis, el desarrollo y la conducta

- Hormonas tiroideas (pp. 953-954). La glándula tiroides produce hormonas yodadas (T3 y T4) que estimulan el metabolismo e influyen en el desarrollo y la maduración. La secreción de T3 y T4 se controla por el hipotálamo y la hipófisis en una vía neuroendocrina compleja que implica dos circuitos de retroalimentación negativa. El tiroides también secreta calcitonina que funciona en la homeostasis del calcio.
- Hormona paratiroidea y calcitonina: control de la calcemia (pp. 954-955). Dos hormonas antagonistas, la calcitonina y la hormona paratiroidea (PTH), desempeñan el papel principal en la homeostasis del calcio (Ca2+) en los mamíferos. La calcitonina, secretada por la tiroides, estimula el depósito de Ca²⁺ en los huesos y la excreción por los riñones, y provoca la disminución de los niveles de Ca2+ en sangre. La PTH secretada por las glándulas paratiroides tiene efectos opuestos sobre los huesos y riñones; así, incrementa los niveles de Ca2+. La hormona paratiroidea también tiene efecto indirecto al estimular a los riñones para activar a la vitamina D y, a su vez, promueve la captación intestinal de Ca2+ de los alimentos.
- Insulina y glucagón: control de la glucemia (pp. 955-956). Dos tipos de células endocrinas pancreáticas secretan insulina y glucagón, hormonas antagónicas que ayudan a mantener la homeostasis de la glucosa. La insulina (producida por células beta) reduce los niveles de glucemia y promueve la captación celular de glucosa, la formación de glucógeno en el hígado, la síntesis proteica

y el almacenamiento de grasa. El glucagón (secretado por células alfa) incrementa la glucemia y estimula la conversión de glucógeno en glucosa en el hígado y la degradación de grasas y proteínas a glucosa. La diabetes mellitus, que está marcada por el incremento en los niveles de glucosa sanguínea, puede ser consecuencia de la producción inadecuada de la insulina (tipo I) o la pérdida de la respuesta de las células efectoras a la insulina (tipo II).

- Hormonas suprarrenales: respuesta al estrés (pp. 956-958). Las células neurosecretoras de la médula suprarrenal liberan adrenalina y noradrenalina en respuesta a impulsos activados por estrés del sistema nervioso. Estas hormonas median varias respuestas "de lucha o huida". La corteza suprarrenal libera tres clases de hormonas esteroides funcionales. Los glucocorticoides, como el cortisol, influyen en el metabolismo de la glucosa y el sistema inmunitario; los mineralocorticoides, principalmente la aldosterona, afectan al equilibrio de sales y agua. La corteza suprarrenal produce también pequeñas cantidades de hormonas sexuales.
- ▶ Hormonas sexuales gonadales (p. 958). Las gónadas —testículos y ovarios— producen la mayoría de las hormonas sexuales del organismo: andrógenos, estrógenos y progestinas. Los tres tipos son producidos en varones y mujeres pero en diferentes proporciones.
- ▶ Melatonina y biorritmos (pp. 958-959). La glándula pineal, localizada en el cerebro, secreta melatonina. La liberación de melatonina se controla por ciclos de luz/oscuridad. Sus funciones primarias parecen estar relacionadas con los ritmos biológicos asociados con la reproducción.



Los sistemas reguladores de los vertebrados también implican interacciones entre los sistemas nervioso y endocrino

Diversas hormonas regulan diferentes aspectos de la homeostasis de los invertebrados. En los insectos, la muda y el desarrollo se controlan por tres hormonas principales: la hormona cerebral, una neurohormona trópica —la ecdisona— cuya liberación se desencadena por la hormona cerebral, y la hormona juvenil (pp. 959-960).

EVALUACION DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes no es una afirmación exacta?
 - a. Las hormonas son mensajeros químicos que viajan hasta las células diana a través del sistema circulatorio.
 - b. Las hormonas con frecuencia regulan la homeostasis a través de funciones antagonistas.
 - c. Las hormonas de la misma clase química, habitualmente, tienen la misma función.
 - d. Las hormonas son secretadas por células especializadas localizadas, habitualmente, en las glándulas endocrinas.
 - e. Las hormonas a menudo se regulan por circuitos de retroalimentación.
- **2.** Una característica distintiva del mecanismo de acción de las hormonas tiroideas y de las hormonas esteroides es que:
 - a. Estas hormonas son reguladas por circuitos que se retroalimentan.

- b. Las células diana reaccionan más rápidamente a estas hormonas que a los reguladores locales.
- c. Estas hormonas se unen con proteínas receptoras específicas de la membrana plasmática de las células diana.
- d. Estas hormonas se unen a receptores del interior celular.
- e. Estas hormonas afectan al metabolismo.
- 3. Los factores de crecimiento son reguladores locales que:
 - a. Se producen en la hipófisis anterior.
 - b. Son ácidos grasos modificados que estimulan el crecimiento de hueso y cartílago.
 - c. Se encuentran en la superficie de las células cancerosas y estimulan la división celular anormal.
 - d. Son proteínas que se unen a los receptores de la superficie celular y estimulan el crecimiento y desarrollo de las células diana.
 - e. Transportan mensajes entre células nerviosas.
- 4. ¿Cuál de las siguientes hormonas está incorrectamente apareada con su acción?
 - a. Oxitocina: estimula las contracciones uterinas durante el parto.
 - b. Tiroxina: estimula los procesos metabólicos.
 - c. Insulina: estimula la degradación de glucógeno en el hígado.
 - d. ACTH: estimula la liberación de glucocorticoides en la corteza suprarrenal.
 - e. Melatonina: afecta los ritmos biológicos y la reproducción estacional.
- Un ejemplo de hormonas antagonistas que controlan la homeostasis son:
 - a. Tiroxina y hormona paratiroidea en el equilibrio de calcio.
 - b. Insulina y glucagón en el metabolismo de la glucosa.
 - c. Progestinas y estrógenos en la diferenciación sexual.
 - d. Adrenalina y noradrenalina en la respuesta de lucha o huida.
 - e. Oxitocina y prolactina en la producción de leche.
- **6.** ¿Cuál de los siguientes *no* es un ejemplo de la relación estructurafunción entre los sistemas nervioso y endocrino?
 - a. Secreción de hormonas por células neurosecretoras.
 - b. Las múltiples funciones de la noradrenalina.
 - c. La estimulación de la médula suprarrenal en la respuesta al estrés a corto plazo.
 - d. El desarrollo embrionario de la hipófisis posterior a partir del hipofalamo.
 - e. La alteración de la expresión génica por hormonas esteroides.
- 7. Un vaso porta lleva sangre desde el hipotálamo directamente a la/el:
 - a. Tiroides.
 - b. Glándula pineal.
 - c. Hipófisis anterior.
 - d. Hipófisis posterior.
 - e. Hígado.
- 8. ¿Cuáles de las siguientes es la explicación más probable para el hipotiroidismo en un paciente cuyo nivel de yodo es normal?
 - a. Una producción desproporcionada de T3 o T4.
 - b. Una hiposecreción de TSH.
 - c. Una hipersecreción de TSH.
 - d. Hipersecreción de MSH.
 - e. Disminución en la secreción tiroidea de calcitonina.

- 9. Los principales órganos diana de las hormonas tróficas son:
 - a. Músculos.
 - b. Vasos sanguíneos.
 - c. Glándulas endocrinas.
 - d. Riñones.
 - e. Nervios.
- 10. La relación entre las hormonas de los insectos ecdisona y la hormona cerebral
 - a. Es un ejemplo de la interacción entre el sistema endocrino y el nervioso.
 - b. Ilustra la homeostasis lograda por la retroalimentación positi-
 - c. Muestra que las hormonas derivadas de péptidos tienen efectos más generalizados que las hormonas esteroides.
 - d. Ilustra la homeostasis mantenida por hormonas antagonistas.
 - e. Revela la inhibición competitiva por el receptor hormonal.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Los receptores intracelulares usados por todas las hormonas esteroides y tiroideas son suficientemente similares en estructura para ser considerados como miembros de una "superfamilia" de proteínas. Proponga una hipótesis para demostrar de qué manera pudieron haber evolucionado los genes que codifican estos receptores (*pista*: véase la figura 19-19.)

Problemas científicos

En su respuesta a la pregunta de la interrelación evolutiva de esta página encontró una hipótesis. ¿Cómo podría demostrar su hipótesis empleando los datos de la secuenciación del DNA?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los tratamientos con hormona de crecimiento (GH) han permitido que cientos de niños con enanismo hipofisario alcancen una talla normal. Algunos padres de niños que son extremadamente bajos, pero que no sufren este trastorno endocrino, también solicitan tratamiento con GH, de modo que sus niños puedan crecer rápidamente y desarrollar mayor altura. Puede haber efectos potencialmente dañinos, como la reducción de la grasa corporal y el incremento de la masa muscular. Nadie sabe aún si las inyecciones de GH podrían tener efectos dañinos graves, a largo plazo, en individuos que no tienen la condición de hipopituitarismo. ¿Qué normativa propondría para el uso de GH en los niños? Explique su razonamiento.

ALO Reproducción animal



▲ Fig. 46-1. Lombrices de tierra en apareamiento.

Conceptos clave

- **46-1** En el reino animal hay reproducción asexual y sexual
- **46-2** La fecundación depende de mecanismos que contribuyen a que los espermatozoides se encuentren con los óvulos de la misma especie
- **46-3** Los órganos reproductores producen y transportan los gametos: enfoque sobre los seres humanos
- **46-4** En los seres humanos y otros mamíferos existe una interrelación compleja de hormonas que regula la gametogénesis
- **46-5** En los seres humanos y en otros mamíferos placentarios, el embrión crece dentro del útero materno hasta el momento de nacer

Panorama general

Duplicación para la reproducción sexual

as dos lombrices de tierra de la **figura 46-1** están apareándose. Salvo que alguien las moleste, permanecerán sobre la tierra y unidas de esta manera durante varias horas. Cada lombriz produce espermatozoides y óvulos, cada una dona y recibe espermatozoides durante el acoplamiento y cada una produce óvulos fecundados. En pocas semanas, la reproducción sexual se completa cuando emergen las lombrices nuevas.

Los diversos aspectos de la forma y la función de los animales que hemos estudiado en los capítulos anteriores pueden observarse en un contexto más amplio como adaptaciones que contribuyen al éxito de la reproducción. Los individuos son transitorios. Una población solo trasciende el tiempo de vida finito mediante la reproducción, que es la creación de individuos nuevos a partir de otros preexistentes. La reproducción en los animales

es el tema de este capítulo. En primer lugar se compararán los diversos mecanismos reproductivos que evolucionaron en el reino animal y luego se estudiarán los detalles de la reproducción en los mamíferos, en particular, en los seres humanos. Los detalles celulares y moleculares del desarrollo embrionario se comentarán en el siguiente capítulo y en éste se describirá la fisiología de la reproducción, sobre todo, desde la perspectiva de los padres.

Concepto 46-1

En el reino animal hay reproducción asexual y sexual

Hay dos formas principales de reproducción en los animales. La reproducción asexual (del griego "sin sexo") es la creación de individuos nuevos cuyos genes provienen de un solo padre, sin la fusión de un óvulo con un espermatozoide. En la mayoría de los casos, la reproducción asexual se basa por completo en la división celular mitótica. La reproducción sexual es la creación de la progenie a través de la fusión de gametos haploides para formar un cigoto (óvulo fecundado), que es diploide. Los gametos de los animales se originan por meiosis (fig. 13-8). El gameto femenino, es decir el óvulo (huevo no fecundado) es una célula relativamente grande e inmóvil. El gameto masculino, o espermatozoide, suele ser una célula mucho más pequeña y móvil. La reproducción sexual aumenta la variabilidad genética en la descendencia, al producir combinaciones únicas de genes heredados de dos padres. Puesto que permite obtener hijos con fenotipos variados, la reproducción sexual puede aumentar el éxito reproductivo de los padres cuando hay factores ambientales (entre ellos patógenos) que se modifican con relativa rapidez (véase el cap. 23, p. 469).

Mecanismos de reproducción asexual

Muchos invertebrados pueden reproducirse de forma asexual por **fisión**, que es la separación de un individuo en dos o más seres que tienen un tamaño, aproximadamente, similar **(fig. 46-2)**. En invertebrados también se produce la **gemación**, en la que



▲ Fig. 46-2. Reproducción asexual de una anémona de mar (Anthopleura elegantissima.) El individuo del centro de esta fotografía experimenta la fisión, un tipo de reproducción asexual que produce dos individuos más pequeños por medio de la división del padre en dos partes aproximadamente equivalentes. Los hijos serán copias genéticas del progenitor.

se forman individuos nuevos a partir de evaginaciones de otros individuos preexistentes. Por ejemplo, en ciertos cnidarios y tunicados se forman individuos nuevos a partir del cuerpo de un padre (fig. 13-2). La descendencia puede separarse del padre o permanecer unida, e incluso formar colonias extensas. Los corales rocosos, que a veces miden más de 1 m de ancho, son colonias de cnidarios formadas por varios miles de individuos conectados. En otra forma de reproducción asexual, algunos invertebrados, como las esponjas, liberan grupos de células especializadas que pueden transformarse en individuos nuevos.

Hay otro tipo de reproducción asexual que comienza con el proceso de fragmentación, que es la división del cuerpo en varias partes que pueden transformarse en adultos completos. Para que un animal se reproduzca de esta manera, la fragmentación debe ir acompañada de regeneración, que es la reproliferación de las partes del cuerpo perdidas. La reproducción por fragmentación y regeneración se desarrolla en muchas esponjas, cnidarios, anélidos poliquetos y tunicados. Muchos animales también pueden reemplazar apéndices perdidos mediante regeneración -por ejemplo, la mayoría de las estrellas de mar pueden desarrollar brazos nuevos cuando se lesionan- pero esto no representa reproducción porque no se forman individuos nuevos. En las estrellas de mar del género Linckia se puede desarrollar un individuo nuevo completo a partir de un brazo aislado. Por tanto, si un solo animal con cinco brazos se divide se podrían formar cinco hijos de forma asexual.

La reproducción asexual tiene varias ventajas potenciales. Por ejemplo, permite que los animales que viven aislados produzcan su progenie sin conseguir pareja. Además, este tipo de reproducción produce numerosos descendientes en poco tiempo, lo que es ideal para colonizar un hábitat con rapidez. En teoría, la reproducción asexual es más beneficiosa en ambientes estables y favorables porque perpetúa genotipos con éxito con gran precisión.

Ciclos y patrones reproductivos

La mayoría de los animales muestran ciclos de actividad reproductora que a menudo se relacionan con los cambios estacionales. La naturaleza periódica de la reproducción permite que los animales conserven sus recursos y se reproduzcan cuando disponen de energía adicional, aparte de la requerida para el mantenimiento, y cuando las condiciones ambientales favorecen la supervivencia de la progenie. Por ejemplo, las ovejas hembra tienen ciclos reproductores que duran 15 días y ovulan en la mitad de cada ciclo. Por lo general, estos ciclos se presentan durante el otoño y el comienzo del invierno, lo que determina que la mayoría de los corderos nazcan a finales del invierno o en primavera. Incluso los animales que viven en ambientes relativamente constantes, como los trópicos o el océano, solo suelen reproducirse en ciertas épocas del año. Los ciclos reproductores se encuentran bajo el control de una combinación de factores hormonales y ambientales y estos últimos abarcan la temperatura estacional, las lluvias, la duración del día y los ciclos lunares.

Los animales pueden reproducirse de forma asexual o sexual exclusivamente o bien alternar las dos formas. En el caso de los pulgones, los rotíferos y el crustáceo de agua dulce *Daphnia*, la hembra puede producir dos tipos de huevos en función de las condiciones ambientales. Una parte de ellos se fecunda, mientras que la otra se desarrolla por **partenogénesis**, un proceso por medio del cual se desarrolla un huevo no fecundado. Los adultos haploides producidos por partenogénesis originan óvulos sin experimentar meiosis. En el caso de *Daphnia*, el cambio de la reproducción sexual a la asexual suele relacionarse con la temporada. La reproducción asexual se lleva a cabo cuando las condiciones ambientales son favorables y la reproducción sexual se pone en marcha en períodos caracterizados por dificultades en el medio.

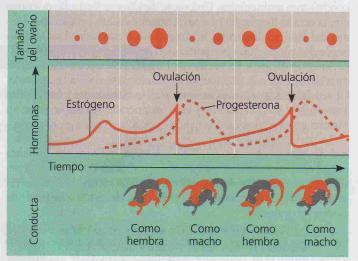
La partenogénesis desempeña un papel en la organización social de ciertas especies de abejas, avispas y hormigas. Muchas abejas obreras macho o zánganos se producen por partenogénesis, mientras que las abejas obreras hembra, tanto las obreras estériles como las reproductoras (reinas), se desarrollan a partir de óvulos fecundados.

Entre los vertebrados, varios géneros de peces, anfibios y lagartos se reproducen de manera exclusiva por medio de una forma compleja de partenogénesis que consiste en la duplicación de los cromosomas después de la meiosis para crear "cigotos" diploides. Por ejemplo, hay alrededor de 15 especies de lagartos (del género Cnemidophorus) que se reproducen exclusivamente por partenogénesis. Estas especies carecen de machos, pero los lagartos imitan las conductas de cortejo y apareamiento típicas de las especies sexuales del mismo género. Durante la temporada de reproducción, una hembra de cada pareja simula ser un macho (fig. 46-3a). Los papeles cambian dos o tres veces durante la temporada, puesto que el animal se comporta como hembra cuando el nivel de la hormona sexual femenina (estrógeno) se eleva antes de la ovulación (liberación de los óvulos) y la conducta masculina se presenta después de la ovulación, cuando el nivel de estrógeno disminuye (fig. 46-3b). La ovulación tiene más probabilidad de producirse si un individuo se aparea con el otro durante un período crítico del ciclo hormonal; los lagartos solitarios ponen menos huevos que los que experimentan actividades sexuales. Aparentemente, estos lagartos partenogenéticos, que evolucionaron a partir de especies que tenían dos sexos, todavía requieren ciertos estímulos sexuales para lograr el éxito máximo en la reproducción.

La reproducción sexual representa un problema especial en los animales sésiles o los que viven en madrigueras y en los parásitos, como las tenias, que rara vez encuentran un miembro del sexo opuesto. Una solución para este problema es el **hermafroditismo**, en el cual, cada individuo tiene sistemas reproductores masculino y femenino (el término deriva de Hermes y Afrodita,



(a) Las dos iguanas de esta fotografía son hembras de C. uniparens. La que se encuentra en la parte superior desempeña el papel de macho. Cada dos o tres semanas durante la temporada de reproducción los individuos cambian su papel en la actividad sexual.



(b) La conducta sexual de *C. uniparens* se correlaciona con el ciclo de ovulación mediado por hormonas sexuales. A medida que los niveles sanguíneos de estrógeno aumentan, los ovarios crecen y la iguana se comporta como una hembra. Después de la ovulación el nivel de estrógeno disminuye en forma abrupta y el nivel de progesterona aumenta; estos niveles hormonales se asocian con la conducta masculina.

▲ Fig. 46-3. Conducta sexual en lagartos que desarrollan partenogénesis. El lagarto con cola de látigo del desierto y la pradera (*Cnemidophorus uniparens*) es una especie en que todos sus individuos son del sexo femenino. Estos reptiles se reproducen por partenogénesis, que es el desarrollo de un óvulo no fecundado. Sin embargo, la ovulación ve estimulada a través de una conducta de apareamiento.

un dios y una diosa griegos). Aunque algunos hermafroditas se fecundan a sí mismos, la mayoría debe aparearse con un miembro de la misma especie. En este caso, cada animal funciona como macho y como hembra y dona y recolecta espermatozoides, como se observó en la figura con las lombrices de tierra. Todos los individuos son parejas potenciales y cada acoplamiento hermafrodita puede producir el doble de descendencia que cuando el apareamiento se produce entre un macho y una hembra, en el que solo se fecundan los óvulos de uno de los miembros de la pareja.

Otro patrón reproductivo interesante es el hermafroditismo

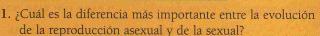


▲ Fig. 46-4. Inversión sexual en un hermafrodita secuencial. Un lábrido de cabeza azul del Pacífico macho y dos hembras más pequeñas se alimentan de un erizo de mar. Todos los individuos de esta especie nacen con el sexo femenino, pero el pez más antiguo y más grande finaliza su vida como macho.

secuencial, en el cual, un individuo cambia de sexo durante su vida. En algunas especies, el hermafrodita secuencial primero es hembra, mientras que, en otras, primero es macho. En varias especies de peces de los arrecifes, denominados labridos o wrasses, la inversión de los sexos se asocia con la edad y el tamaño. Por ejemplo, el lábrido de cabeza azul del Pacífico (Thallosoma bifasciata) es una especie que primero presenta sexo femenino y solo los individuos más grandes (por lo general, los de mayor edad) cambian su sexo por el masculino (fig. 46-4). Estos peces viven en harenes compuestos por un solo macho y varias hembras. Si el macho muere o se extrae del harén de forma experimental, la hembra más grande se convierte en el nuevo macho. Una semana después, el individuo transformado comienza a producir espermatozoides en lugar de óvulos. En esta especie, el macho defiende el harén de los intrusos y, como consecuencia, el mayor tamaño da una ventaja reproductiva a los machos sobre las hembras. En cambio, hay individuos que primero son machos y pueden transformarse en hembras cuando aumentan de tamaño. En estos casos, el mayor tamaño puede incrementar el éxito reproductivo de las hembras en relación con el de los machos. Por ejemplo, la producción de gran cantidad de gametos es un logro importante en los animales sedentarios, como las ostras, que expulsan sus gametos al agua que las rodea. Las hembras más grandes tienden a producir más huevos que las más pequeñas y las especies de ostras que son hermafroditas secuenciales suelen desarrollarse primero como machos.

Los diversos ciclos y patrones asociados con la reproducción que se observan en el reino animal representan adaptaciones que evolucionaron por selección natural. Se comentarán muchos otros ejemplos a medida que se evalúen los diversos mecanismos de reproducción sexual.

Evaluación de conceptos



2. ¿En qué sentido es confuso el término hermafroditismo secuencial?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 46-2

La fecundación depende de mecanismos que contribuyen a que los espermatozoides se encuentren con los óvulos de la misma especie

Los mecanismos de **fecundación**, que es la unión entre el espermatozoide y el óvulo, desempeñan un papel importante en la reproducción sexual. Algunas especies desarrollan **fecundación externa**: la hembra expulsa los huevos hacia un ambiente húmedo donde el macho los fertiliza **(fig. 46-5)**. Otras especies desarrollan **fecundación interna**: los espermatozoides se depositan en el aparato reproductor femenino o cerca de él y la fertilización se produce dentro del mismo (los detalles celulares y moleculares de la fecundación se comentarán en el capítulo 47).

La fecundación externa casi siempre requiere un ambiente húmedo, tanto para evitar que los gametos se desequen como para permitir que los espermatozoides naden hacia los óvulos. Muchos invertebrados acuáticos expulsan sus huevos y sus espermatozoides hacia sus alrededores y la fecundación se desarrolla sin que los padres mantengan un contacto físico real. Sin embargo, la expulsión debe estar coordinada para asegurar que los espermatozoides maduros encuentren óvulos maduros.

En las especies que desarrollan fecundación externa, los factores ambientales, como la temperatura o la duración del día, pueden determinar que una población entera expulse sus gametos de forma simultánea, o las señales químicas transmitidas por un individuo que eliminó sus gametos pueden estimular a otros individuos para liberar los suyos. Alternativamente, los individuos pueden revelar conductas de apareamiento específicas que determinan que un macho fecunde los óvulos expulsados por una hembra. Este tipo de conducta de "cortejo" se asocia con dos beneficios importantes: permite la selección de la pareja y, por medio de la estimulación de la liberación simultánea de los espermatozoides y los óvulos, aumenta la probabilidad de que la fertilización tenga éxito.

La fecundación interna es una adaptación a la vida terrestre que permite que los espermatozoides alcancen un óvulo cuando el ambiente no es húmedo. Este tipo de fecundación requiere una conducta cooperativa que conduzca a la copulación. En algunos casos, la selección natural elimina conductas sexuales no características de forma directa; por ejemplo, en ocasiones, las arañas hembra devoran a los machos incapaces de enviar señales o responder ante señales específicas durante el apareamiento. La fecundación interna requiere sistemas reproductores complejos, que consisten en órganos de copulación que liberan los espermatozoides y recipientes para su almacenamiento y su transporte hacia los óvulos maduros.

Más allá de la forma de fertilización y/o de que ésta se produzca, los animales que copulan pueden emplear **feromonas**, que son señales químicas producidas y secretadas por el organismo que influyen en la fisiología, la conducta de otros individuos de la misma especie. Las feromonas son moléculas volátiles o hidrosolubles pequeñas que se dispersan en el medio y que, al igual que las hormonas, son activas, aunque sus concentraciones sean escasas. Muchas feromonas atraen a la pareja para el apareamiento. Las sustancias que atraen a la pareja de algunos insectos hembra pueden ser detectadas por los machos a una distancia de hasta 1,6 kilómetros



▲ Fig. 46-5. Fecundación externa. Muchos anfibios liberan sus gametos en el ambiente, donde se produce la fecundación. En la mayoría de las especies, las adaptaciones conductuales garantizan la presencia de un macho cuando la hembra expulsa los huevos. En esta fotografía, una rana macho (arriba) abraza a una hembra que expulsa una masa de huevos. El macho libera los espermatozoides (no visibles) al mismo tiempo y la fecundación externa se produce en el agua.

(se volverá a comentar este tema de la conducta de apareamiento y las feromonas en el capítulo 51).

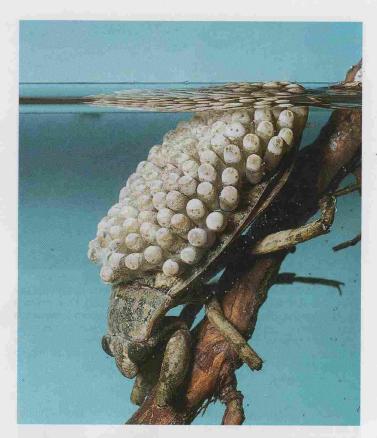
Confirmación de la supervivencia de la descendencia

Todas las especies producen más descendientes que los que son capaces de sobrevivir para reproducirse. Las especies que desarrollan fecundación externa suelen producir enormes cantidades de cigotos, pero la proporción que sobrevive y se desarrolla suele ser bastante pequeña. Aunque la fecundación interna suele generar menos cigotos, es posible que esto se compense con la mayor protección de los embriones y el cuidado paterno de las crías. Los tipos principales de protección consisten en cubiertas duras para los huevos, el desarrollo del embrión dentro del tracto reproductor de la madre y el cuidado paterno de los huevos y de las crías.

Los embriones de muchas especies de animales terrestres se desarrollan en huevos que pueden soportar ambientes inhóspitos. Las aves, los repules y los monotremas tienen huevos aminióticos con cáscaras compuestas de calcio y proteínas que resisten la pérdida de agua y el daño físico (en cambio, los huevos de los peces y los anfibios solo tienen una cubierta gelatinosa.)

En lugar de secretar una cubierta protectora alrededor del huevo, muchos animales conservan el embrión para que se desarrolle dentro del tracto reproductor femenino. Los mamíferos marsupiales, como los canguros y las zarigüeyas, conservan sus embriones dentro del útero durante un período breve; luego, los embriones salen y completan el desarrollo fetal unidos a una glándula mamaria en una bolsa que posee la madre. Sin embargo, los embriones de los mamíferos euterios (placentarios), como los seres humanos, realizan todo su desarrollo dentro del útero, nutridos por la irrigación sanguínea materna a través de un órgano especial, la placenta (se comentó en el capítulo 34 y se volverá a tratar en este capítulo).

Cuando un canguro sale de la bolsa de su madre por primera vez o cuando un ser humano nace, todavía no es capaz de man-



▲ Fig. 46-6. Cuidado paterno en un invertebrado. En comparación con muchos otros, estos insectos acuáticos gigantes del género Belostoma producen una cantidad relativamente pequeña de descendientes, pero la protección paterna aumenta la supervivencia. La fecundación es interna pero luego la hembra adhiere sus óvulos fertilizados a la región dorsal del macho (se muestra en la figura). Aunque los machos de la mayoría de las especies de insectos no proporcionan cuidados paternos a su progenie, éste insecto acuático gigante macho los transporta durante varios días y, con frecuencia, introduce agua sobre ellos. Este tratamiento ayuda a mantener los huevos húmedos, aireados y libres de parásitos.

tener una existencia independiente. Es común ver que las aves adultas alimentan a sus polluelos y que los mamíferos nutren a sus crías, pero el cuidado paterno está mucho más extendido de lo que podríamos sospechar y se presenta en formas bastante inusuales. Por ejemplo, en una especie de rana tropical, el macho transporta a los renacuajos en su estómago hasta que experimentan la metamorfosis y emergen de su padre, como ranas jóvenes. También hay muchos casos de cuidado paterno en los invertebrados (fig. 46-6).

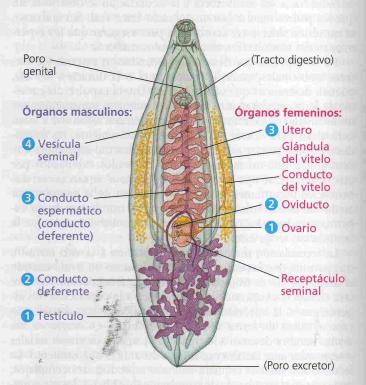
Producción y transporte de los gametos

Para reproducirse de forma sexual, los animales deben contar con sistemas que produzcan gametos y los expongan a los gametos del sexo opuesto. Estos sistemas reproductores son variados. Los sistemas menos complejos ni siquiera constan de **gónadas** diferenciadas, que son los órganos que producen los gametos en la mayoría de los animales. Entre los sistemas más simples se encuentran los de los gusanos poliquetos (filo Annelida). La mayoría de los poliquetos tienen sexos separados pero carecen de gónadas diferenciadas; en cambio, los óvulos y los espermatozoides se desarrollan a partir de células indiferenciadas que cubren el celoma. A medida que los gametos maduran, se desprenden de

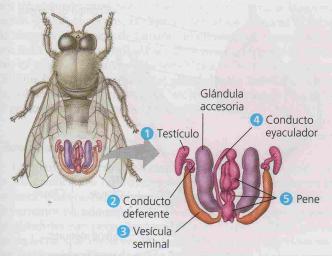
la pared corporal y llenan el celoma. Según la especie, los gametos maduros pueden expulsarse a través de aberturas excretoras o la masa creciente de óvulos puede provocar la fisura del cuerpo y matar al padre para salir al medio.

Los sistemas reproductores más complejos contienen varios grupos de tubos y glándulas accesorias que transportan, nutren y protegen los gametos y los embriones en vías de desarrollo. Muchos animales, cuyos planes corporales son relativamente simples, tienen sistemas reproductores muy complejos. Por ejemplo, los sistemas reproductores de los gusanos planos parásitos se ubican entre los más complejos del reino animal (fig. 46-7). Estos gusanos son hermafroditas.

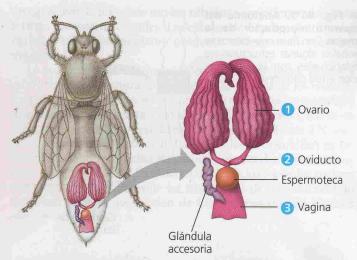
La mayoría de los insectos tiene sexos separados con sistemas reproductores complejos (fig. 46-8). En el macho, los espermatozoides se producen en un par de testículos y luego se transportan a través de un conducto enrollado hacia dos vesículas seminales donde se almacenan. Durante el apareamiento, los espermatozoides son eyaculados hacia el sistema reproductor femenino. En la hembra, los óvulos se desarrollan en un par de ovarios y se transportan a través de conductos hacia la vagina, donde se produce la fecundación. En muchas especies, el sistema reproductor femenino posee una espermoteca, que es un saco que puede almacenar los espermatozoides durante un año o más.



▲ Fig. 46-7. Anatomía del aparato reproductor de un gusano plano parásito. La mayoría de los gusanos planos (filo Platyhelminthes) son hermafroditas. Tanto el sistema reproductor masculino como el femenino se exteriorizan a través del poro genital. Los espermatozoides se producen en los testículos y transcurren por los conductos ilustrados con la secuencia numerada hacia la vesícula seminal, que los almacena. Durante la copulación, los espermatozoides son eyaculados dentro del sistema femenino (por lo general, de otro individuo) y luego atraviesan el útero para ingresar en el receptáculo seminal. Los óvulos del ovario ingresan en el oviducto, donde son fertilizados por los espermatozoides provenientes del receptáculo seminal y cubiertos por el vitelo y el material secretado por las glándulas del vitelo. Desde el oviducto, los óvulos fecundados entran en el útero y luego salen del cuerpo.



(a) Abeja obrera macho. Los espermatozoides se forman en los testículos, atraviesan el conducto espermático (conducto deferente) y se almacenan en la vesícula seminal. El macho eyacula los espermatozoides con el líquido de las glándulas accesorias (los machos de algunas especies de insectos y otros artrópodos tienen apéndices denominados "trabas" que sostienen a la hembra durante la copulación).



(b) Abeja obrera hembra. Los óvulos se desarrollan en los ovarios y luego se dirigen a los oviductos y la vagina. Un par de glándulas accesorias (solo se ilustra una de ellas) agregan secreciones que protegen a los óvulos en la vagina. Después del apareamiento, los espermatozoides se almacenan en la espermoteca, que es una cavidad conectada con la vagina a través de un conducto corto.

▲ Fig. 46-8. Anatomía del aparato reproductor un insecto. Los números indican las secuencias del movimiento de los espermatozoides y los óvulos.

Los planes básicos de todos los sistemas reproductores de los vertebrados son bastante similares, pero existen algunas variaciones importantes. En muchos vertebrados no mamíferos, los sistemas digestivo, excretor y reproductor tienen una abertura compartida hacia el exterior que se denomina cloaca, que probablemente estuvo presente en los antecestros de todos los vertebrados. En cambio, la mayoría de los mamíferos carece de cloaca y tienen una abertura separada para el tracto digestivo y la mayor parte de los mamíferos hembra también tienen aberturas separadas para los tractos excretor y reproductor. El útero de casi todos los vertebrados está dividido en dos cámaras en forma parcial o completa. Sin embargo, en los seres humanos y otros mamíferos que solo producen unas pocas crías por ciclo de reproducción, como también en las aves y en muchas serpientes, el útero es una estructura única. El sistema reproductor masculino tiene como diferencia principal los órganos de la copulación. Muchos vertebrados no mamíferos no tienen un pene bien desarrollado y solo evaginan la cloaca para eyacular.

Evaluación de conceptos 46-2

- 1. ¿De qué manera la fecundación interna facilita la vida terrestre?
- 2. ¿Por medio de qué "estrategias" los animales con a) fecundación externa y b) fecundación interna aseguran que su progenie sobreviva hasta la adultez?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 46-3

Los órganos reproductores producen y transportan los gametos: enfoque sobre los seres humanos

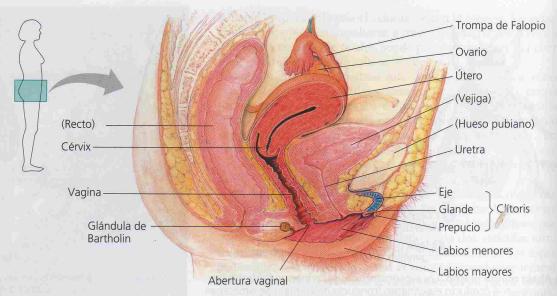
Anatomía del aparato reproductor femenino

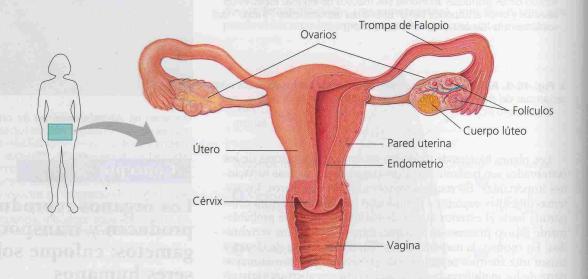
Las estructuras reproductoras externas femeninas son el clítoris y dos pares de labios, que rodean al clítoris y a la abertura vaginal. Los órganos internos son un par de gónadas y un sistema de conductos y cavidades que transportan los gametos y albergan al embrión y al feto **(fig. 46-9)**.

Ovarios

Las gónadas femeninas u **ovarios** se encuentran a ambos lados de la cavidad abdominal y están unidas al útero por medio de un mesenterio. Cada ovario está envuelto en una cápsula protectora dura y contiene muchos folículos. Un **folículo** está compuesto por un óvulo rodeado por una o varias capas de células foliculares que nutren y protegen al óvulo en desarrollo. Se considera que los 400 000 folículos o casi todos los que una mujer tendrá durante su vida se forman antes del nacimiento (no obstante, véase el último párrafo de la figura 46-11). Durante los años fértiles de la mujer, solo varios cientos de folículos liberan sus óvulos. A partir de la pubertad y de forma continua hasta la

▶ Fig. 46-9. Anatomía del aparato reproductor de la mujer. Con fines orientativos se señalan algunas estructuras no relacionadas con la reproducción entre paréntesis.





menopausia, un folículo suele madurar y liberar un óvulo durante cada ciclo menstrual. Las células del folículo también producen las hormonas sexuales primarias femeninas, es decir, los estrógenos. El óvulo sale del folículo por el proceso de **ovulación**. Luego, el tejido folicular restante crece dentro del ovario y forma una masa sólida denominada **cuerpo lúteo** ("cuerpo amarillo"). El cuerpo lúteo secreta estrógenos adicionales y progesterona, que es una hormona que ayuda a mantener la capa interna del útero durante el embarazo. Si el óvulo no se fertiliza, el cuerpo lúteo se desintegra y un nuevo folículo madura durante el ciclo siguiente.

Trompas de Falopio y útero

El sistema reproductor femenino no está totalmente cerrado y el óvulo se expulsa a la cavidad abdominal cerca de la desembocadura de la **trompa de Falopio**. Ésta tiene una desembocadura en forma de embudo y los cilios del epitelio que cubre el conducto ayudan a recoger el óvulo, al movilizar líquido desde la cavidad corporal hacia el conducto. Los cilios también transportan el óvulo a través de la trompa hacia el **útero**, también denominado "matriz". El útero es un órgano muscular que puede expandirse

durante el embarazo para adaptarse a un feto de 4 kg. La cubierta interna del útero, el **endometrio**, es muy rica en vasos sanguíneos. El cuello del útero o **cérvix** desemboca en la vagina.

Vagina y vulva

La **vagina** es una cavidad de paredes delgadas donde se depositan los espermatozoides durante el coito y que sirve como canal de parto para el nacimiento del niño. Este órgano desemboca en el exterior a través de la **vulva**, un término genérico que hace referencia al conjunto de los genitales externos femeninos.

En el momento del nacimiento y, por lo general, hasta que el coito o una actividad física intensa lo rompa, un fragmento delgado de tejido denominado himen cubre la abertura de la vagina parcialmente en los seres humanos. La abertura vaginal y la abertura uretral se encuentran separadas dentro de una depresión denominada vestíbulo, limitado por un par de pliegues cutáneos delgados que se conocen como labios menores. Un par de pliegues adiposos gruesos, los labios mayores, rodean y protegen los labios menores y el vestíbulo. Ubicado en el extremo frontal del vestíbulo, el clítoris está compuesto de un eje corto que sostiene un glande redondeado o cabeza que está cubierto

por un pequeño capuchón de piel o prepucio. Durante la estimulación sexual, el clítoris, la vagina y los labios menores se llenan de sangre y aumentan de tamaño. El clítoris está compuesto sobre todo de tejido eréctil. Al ser muy rico en terminales nerviosas, es uno de los puntos más sensibles a la estimulación sexual. Durante la excitación sexual, las **glándulas de Bartholin**, ubicadas cerca de la abertura vaginal, secretan moco hacia el vestíbulo para mantenerlo lubricado y facilitar el coito.

Glándulas mamarias

Las glándulas mamarias están presentes en ambos sexos, pero, en condiciones normales, solo cumplen una función en las mujeres. Éstas no forman parte del sistema reproductor pero son importantes para la reproducción de los mamíferos. Dentro de las glándulas hay pequeñas cavidades de tejido epitelial que secretan leche, que drena en una serie de conductos que desembocan en el pezón. El tejido graso (adiposo) forma la masa principal de la glándula mamaria de un mamífero que no está amamantando en ese momento. El nivel bajo de estrógenos en los machos impide el desarrollo del aparato secretor y el depósito de grasa, de manera que las mamas masculinas permanecen pequeñas y los pezones no se conectan con los conductos.

Anatomía del aparato reproductor masculino

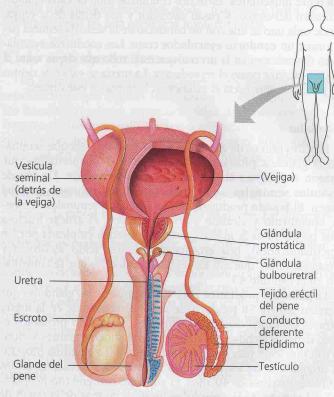
En la mayoría de las especies de mamíferos, incluidos los seres humanos, los órganos del aparato reproductor externo masculino son el escroto y el pene. Los órganos reproductores internos son las gónadas que producen gametos (espermatozoides) y hormonas, las glándulas accesorias que secretan productos esenciales para el movimiento de los espermatozoides y los conductos que transportan los espermatozoides y las secreciones glandulares (fig. 46-10).

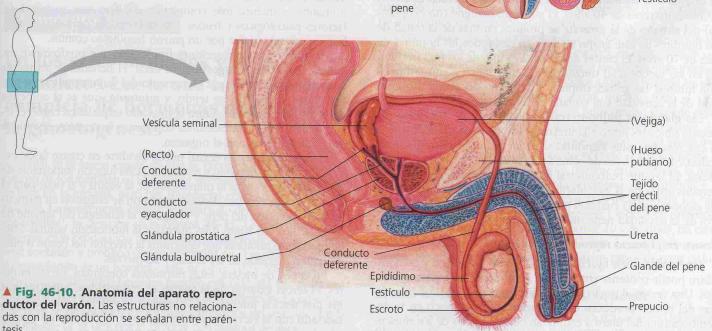
Testículos

Las gónadas masculinas o testículos están compuestas de muchos tubos muy enrollados rodeados por varias capas de teji-

do conectivo. Estos tubos son los **túbulos seminíferos**, donde se forman los espermatozoides. Las **células de Leydig**, distribuidas entre los túbulos seminíferos, producen testosterona y otros andrógenos.

La producción de espermatozoides normales no puede llevarse a cabo con las temperaturas corporales de la mayoría de los mamíferos y los testículos de los seres humanos y muchos otros mamíferos se mantienen fuera de la cavidad abdominal en el **escroto**, que es un pliegue de la pared corporal. El escroto tiene alrededor de 2 °C menos que la cavidad abdominal. Los testículos se desarrollan en un sector elevado de la cavidad abdominal y descienden al escroto justo antes del nacimiento. En muchos roedores, los testículos vuelven a la cavidad abdominal entre las temporadas de reproducción, lo que interrumpe la maduración de los espermatozoides. Algunos





mamíferos, cuya temperatura corporal es lo bastante baja para permitir la maduración de los espermatozoides, como monotremas, ballenas y elefantes, conservan los testículos dentro de la cavidad abdominal de forma permanente.

Conductos

Los espermatozoides salen de los túbulos seminíferos de un testículo para ingresar en los túbulos enrollados del **epidídimo**. Los espermatozoides tardan alrededor de 20 días en atravesar los túbulos de 6 m de longitud de cada epidídimo del hombre. Durante este paso los espermatozoides adquieren motilidad y capacidad de fertilizar el óvulo. Cuando se produce la **eyaculación**, los espermatozoides son impulsados desde el epidídimo a través del **conducto deferente musculares**. Estos dos conductos (uno de cada epidídimo) salen del escroto y pasan alrededor y por detrás de la vejiga, donde cada uno se une con un conducto de la vesícula seminal para formar un **conducto eyaculador** corto. Los conductos eyaculadores desembocan en la **uretra**, que es el tubo que drena tanto el sistema excretor como el reproductor. La uretra se extiende dentro del pene y se abre hacia el exterior en la punta de este órgano.

Glándulas

Hay tres grupos de glándulas accesorias —las vesículas seminales, la glándula prostática y las glándulas bulbouretrales— que agregan secreciones al **semen**, el líquido eyaculado. Un par de **vesículas seminales** suministran el 60% del volumen total del semen. El líquido producido por las vesículas seminales es espeso, amarillento y alcalino y contiene moco, el azúcar fructosa (que proporciona la mayor parte de la energía empleada por los espermatozoides), una enzima coagulante, ácido ascórbico y prostaglandinas, que son los reguladores locales que se comentaron en el capítulo 45.

La glándula prostática es la más grande de las glándulas que secretan semen. Su producto se vierte directamente en la uretra a través de varios conductos pequeños. El líquido prostático es poco denso y lechoso; contiene enzimas anticoagulantes y citrato (un nutriente para los espermatozoides). La glándula prostática origina uno de los problemas médicos más frecuentes en los hombres mayores de 40 años. El aumento benigno (no neoplásico) del tamaño de la próstata se produce en más de la mitad de los hombres de este grupo etario y en casi todos los hombres de más de 70 años. El cáncer de próstata es uno de los más frecuentes en los varones. Su tratamiento es quirúrgico o con fármacos que inhiben las gonadotropinas, lo que produce una disminución de la actividad y el tamaño de la próstata.

Las glándulas bulbouretrales son un par de glándulas pequeñas ubicadas junto a la uretra debajo de la próstata. Antes de la eyaculación, estas glándulas secretan un moco claro que neutraliza cualquier resto de orina ácida que pudo permanecer en la uretra. El líquido bulbouretral lleva algunos espermatozoides liberados antes de la eyaculación y este hecho representa una de las razones por las cuales el método coitus interruptus para el control de la natalidad tiene una tasa de fracaso tan elevada.

Semen en el tracto reproductor femenino

Un hombre suele eyacular entre 2 y 5 mL de semen y cada mililitro puede contener entre 50 y 130 millones de espermatozoides. Una vez en el tracto reproductor femenino, las prostaglandinas del semen producen el adelgazamiento del moco en la desembocadura del útero y estimulan contracciones de los músculos uterinos, lo que contribuye al ascenso del semen a través del

útero. La alcalinidad del semen ayuda a neutralizar el ambiente ácido de la vagina para proteger los espermatozoides y aumentar la movilidad. Cuando se ha eyaculado, el semen se coagula, lo que facilita que las contracciones uterinas lo transporten hacia arriba; luego, los anticoagulantes licuan el semen y los espermatozoides comienzan a migrar a través del tracto femenino.

Pene

El pene está compuesto de tres cilindros de tejido eréctil esponjoso que se forma a partir de venas y capilares modificados. Durante la estimulación sexual, el tejido eréctil se llena de sangre proveniente de las arterias. A medida que este tejido se llena, la presión creciente sella las venas que drenan el pene y produce su ingurgitación con sangre. La erección resultante es esencial para la introducción del pene en la vagina. Los roedores, los mapaches, las morsas, las ballenas y otros mamíferos también poseen un báculo. que es un hueso ubicado dentro del pene para ayudar a endurecerlo. El consumo de alcohol y de ciertos fármacos y los problemas emocionales pueden producir una impotencia temporal, que es la incapacidad reversible de lograr una erección. Existen varios fármacos e implantes penianos disponibles para los hombres con impotencia irreversible secundaria debida a trastornos en los sistemas nervioso o circulatorio. El fármaco de administración oral Viagra (citrato de sildenafilo) promueve la acción del regulador local óxido nítrico (NO), que aumenta la relajación de los músculos lisos de los vasos sanguíneos del pene. Esto permite que la sangre ingrese en el tejido eréctil y mantenga la erección.

El cuerpo del pene está cubierto por una piel relativamente gruesa. La cabeza o **glande del pene** tiene una cubierta mucho más delgada y, en consecuencia, es mucho más sensible a la estimulación. El glande está recubierto por un pliegue cutáneo denominado **prepucio** que puede extirparse por medio de la circuncisión. Esta cirugía surgió de tradiciones religiosas y no tiene una eficacia comprobada para mejorar la salud o la higiene.

Respuesta sexual humana

Como se mencionó antes, muchos animales desarrollan conductas sexuales elaboradas. La estimulación sexual en los seres humanos es incluso más compleja y conlleva una variedad de factores psicológicos y físicos. Sin embargo, la respuesta sexual humana se caracteriza por un patrón fisiológico común.

Hay dos tipos de reacciones fisiológicas que predominan en ambos sexos: vasócongestión, es decir, el llenado de un tejido con sangre producido por el aumento del flujo sanguíneo a través de las arterias de ese tejido, y miotonía, que es el aumento de la tensión muscular. Tanto el músculo esquelético como el liso pueden tener contracciones constantes o rítmicas, incluidas aquellas asociadas con el orgasmo.

El ciclo de respuesta sexual puede dividirse en cuatro fases: excitación, meseta, orgasmo y resolución. Una función importante de la fase de excitación es la preparación de la vagina y el pene para el coito. Durante esta fase, la vasocongestión se evidencia en particular por la erección del pene y el clítoris, el aumento del tamaño de los testículos, los labios y las mamas y la lubricación vaginal. Puede producirse miotonía que determina la erección del pezón o puede aparecer tensión en los brazos y las piernas.

En la fase de meseta, estas respuestas continúan. En las mujeres, el tercio externo de la vagina se congestiona, mientras que los dos tercios internos se expanden levemente. Este cambio, asociado con la elevación del útero, forma una depresión que recibe los espermatozoides en la parte posterior de la vagina. Las

frecuencias respiratoria y cardíaca aumentan, la última a veces, hasta 150 latidos por minuto, no como resultado del esfuerzo físico de la actividad sexual sino como respuesta involuntaria a la estimulación del sistema nervioso autónomo (figs. 48-21 y 48-22).

El orgasmo se caracteriza por contracciones involuntarias rítmicas de las estructuras del aparato reproductor en ambos sexos. El orgasmo masculino tiene dos estadios. La emisión es la contracción de las glándulas y los conductos del tracto reproductor, lo que impulsa el semen hacia la uretra. La expulsión o eyaculación se produce cuando la uretra se contrae y el semen se exterioriza. Durante el orgasmo femenino, el útero y la parte externa de la vagina se contraen, pero los dos tercios internos de la vagina no lo hacen. El orgasmo es la fase más corta del ciclo de respuesta sexual y dura solo alrededor de unos pocos segundos. En ambos sexos se producen contracciones en intervalos de 0,8 segundos, aproximadamente, y en éstas pueden participar el esfínter anal y varios músculos abdominales.

La fase de resolución completa el ciclo y revierte las respuestas de los estadios anteriores. Los órganos recuperan su tamaño y su color normales y los músculos se relajan. La mayoría de los cambios de la resolución se desarrollan en 5 minutos. Sin embargo, la pérdida de la erección peniana y clitoridiana puede tardar un poco más de tiempo. En ambos sexos, la pérdida inicial de la erección es rápida, pero el retorno de los órganos a su tamaño previo a la excitación puede tardar hasta una hora.

Evaluación de conceptos



- 1. Ordene los siguientes conductos masculinos en la secuencia correcta para el transporte de los espermatozoides: epididimo, túbulo seminífero, uretra, conducto deferente.
- 2. ¿De qué modo mantienen las glándulas masculinas accesorias la motilidad de los espermatozoides y la fecundación?
- 3. En la respuesta sexual humana, ¿qué órganos experimentan vasocongestión?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 46-4

En los seres humanos y otros mamíferos existe una interrelación compleja de hormonas que regula la gametogénesis

¿Cuál es la forma exacta en que se producen los gametos en el cuerpo de los mamíferos? El proceso, denominado gametogénesis, se basa en la meiosis, pero hay diferencias entre las hembras y los machos. La ovogénesis, esto es, el desarrollo de los ovocitos maduros (óvulos), se describe en la figura 46-11. La espermatogénesis, que es la producción de espermatozoides maduros, es un proceso continuo y prolífico que se desarrolla en el macho adulto. Cada eyaculación de un hombre contiene entre 100 y 650 millones de espermatozoides y los hombres pueden eyacular una vez al día con una reducción mínima de la capacidad de fertilización. La espermatogénesis se produce en los túbulos seminíferos del testículo. En la figura 46-12 se describe el proceso con algunos detalles.

La ovogénesis es diferente de la espermatogénesis en tres elementos principales. En primer lugar, durante las divisiones meióticas de la ovogénesis, la citocinesis es desigual y casi todo el citoplasma es monopolizado por una sola célula hija, el ovocito secundario. Esta célula grande puede evolucionar para convertirse en el óvulo; los demás productos de la meiosis, que son células más pequeñas denominadas cuerpos polares, degeneran. En cambio, en la espermatogénesis, los cuatro productos de la meiosis se transforman en espermatozoides maduros (compare las figuras 46-11 y 46-12). En segundo lugar, aunque las células a partir de las cuales se desarrollan los espermatozoides se siguen dividiendo por mitosis durante toda la vida del hombre, esto no se observa en la ovogénesis que se desarrolla en la mujer (véase texto en la figura 46-11). En tercer lugar, la ovogénesis presenta períodos "de reposo" prolongados, a diferencia de la espermatogénesis que produce espermatozoides maduros a partir de células precursoras en una secuencia ininterrumpida.

Ciclo reproductor femenino

En las mujeres la secreción de hormonas y los acontecimientos reproductores que regulan estas sustancias son cíclicos. Aunque los hombres producen espermatozoides de forma continua, las mujeres expulsan un solo óvulo o unos pocos óvulos en un momento específico durante cada ciclo. El control hormonal del ciclo femenino es complejo, como se comentará más adelante.

Ciclo menstrual comparado con el ciclo estral

En las hembras de los mamíferos se producen dos diferentes tipos de ciclos. Los seres humanos y algunos otros primates tienen ciclos menstruales, mientras que otros mamíferos desarrollan ciclos estrales. En ambos casos, la ovulación se produce en un momento del ciclo después de que el endometrio (capa interna del útero) comience a engrosarse y a desarrollar una irrigación sanguínea rica para preparar el útero para la posible implantación de un embrión. Una diferencia entre los dos tipos de ciclos implica el destino de la cubierta uterina si no se produce el embarazo. En los ciclos menstruales, el endometrio se desprende del útero a través del cérvix y la vagina en un período de sangrado denominado menstruación. En los ciclos estrales, el útero reabsorbe el endometrio y no se produce un sangrado abundante.

Otras distinciones importantes son los cambios conductuales más pronunciados durante los ciclos estrales en comparación con los asociados con los ciclos menstruales y los efectos más intensos de las estaciones y el clima sobre los ciclos estrales. Aunque las mujeres pueden desarrollar actividad sexual durante todo el ciclo menstrual, la mayoría de los mamíferos solo copulan durante el período cercano a la ovulación. Este intervalo de actividad sexual, denominado estro (del latín oestrus, frenesí, pasión), es el único momento en que la condición de la vagina permite el apareamiento. A menudo, el estro se denomina celo y, durante este período, la temperatura corporal femenina aumenta levemente. La duración y la frecuencia de los ciclos reproductores varían mucho entre los mamíferos. El ciclo menstrual de las mujeres se produce en promedio cada 28 días (aunque los ciclos varían entre 20 y 40 días). En cambio, el ciclo estral de las ratas solo dura 5 días. Los osos y los perros tienen un ciclo por año y los elefantes tienen varios de estos ciclos.

El ciclo reproductor femenino humano en detalle

A continuación se examinará el ciclo reproductor femenino humano con mayor detalle para evaluar la forma en que las hor-

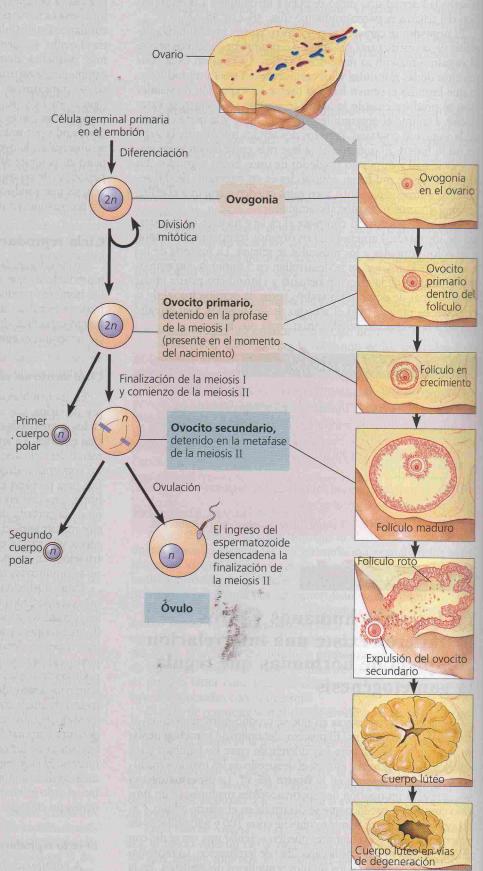
Exploración de la ovogénesis humana

La ovogénesis comienza en el embrión femenino con la diferenciación de las células germinales primordiales en ovogonias, que son células madre específicas del ovario. Una ovogonia se multiplica por mitosis y comienza la meiosis, pero el proceso se detiene en la profase I. Las células en este estadio, que se denominan ovocitos primarios, permanecen en estado de latencia dentro de folículos pequeños (cavidades cubiertas por células protectoras) hasta la pubertad, cuando las hormonas los reactivan. A partir de la pubertad, la hormona folículo estimulante (FSH) estimula a un folículo periódicamente para que crezca e induzca a su ovocito primario a completar la meiosis I y comenzar la meiosis II. Luego la meiosis se vuelve a detener. Latente en la metafase II, el ovocito secundario se libera durante la ovulación, cuando el folículo se rompe. Por lo general, un solo ovocito madura y se libera una vez al mes. La meiosis no continúa hasta que un espermatozoide penetra en el ovocito; solo en ese momento se completa la ovogénesis y se produce un óvulo (en otras especies de animales el espermatozoide puede ingresar en el ovocito en el mismo estadio, antes o, después.)

Las divisiones meióticas que forman parte de la ovogénesis desarrollan una citocinesis desigual y las células más pequeñas se convierten en cuerpos polares (el primer cuerpo polar puede volver a dividirse o no). Después de terminada la meiosis, el núcleo haploide del espermatozoide y el ahora óvulo maduro se fusionan; este acontecimiento constituye la fecundación.

El folículo roto restante después de la ovulación se convierte en el cuerpo lúteo. No obstante, si el ovocito liberado no se fecunda, el cuerpo lúteo degenera.

Durante muchos años los científicos creyeron que las mujeres, como la mayoría de las hembras de mamíferos, nacían con todos los ovocitos primarios que iban a tener en toda su vida; es decir, que no se desarrollaban ovocitos primarios nuevos después del nacimiento. Sin embargo, en marzo de 2004, los investigadores publicaron que en ovarios de los ratones adultos se multiplicaban ovogonias que se podían desarrollar para transformarse en ovocitos. Los investigadores tratan de buscar células similares en los ovarios humanos. Es posible que la disminución notable de la fertilidad que se produce a medida que las mujeres envejecen se deba a la reducción gradual de ovogonias y no solo a la degeneración de los ovocitos viejos.



Exploración de la espermatogénesis humana

Estas ilustraciones correlacionan los estadios de la meiosis en el desarrollo de los espermatozoides (izquierda) con la estructura microscópica de los túbulos seminíferos. Las células germinales primordiales de los testículos embrionarios se diferencian en espermatogonias, que son las células madre que originan a los espermatozoides. A medida que las espermatogonias se diferencian en espermatocitos y luego en espermátidas, la meiosis reduce el número de cromosomas de diploide (2n = 46)en los seres humanos) a haploide (n = 23). Las células en vías de desarrollo son impulsadas desde su ubicación cerca de la pared externa del túbulo seminífero hacia la luz (abertura central) y luego al epidídimo, donde adquieren movilidad.

La estructura de un espermatozoide se adapta a su función. En los seres humanos, como en la mayoría de las especies, tienen una cabeza que contiene el núcleo haploide y un cuerpo especial en la punta, el acrosoma, que contiene enzimas que ayudan al espermatozoide a penetrar en el óvulo. Detrás de la cabeza, el espermatozoide posee grandes cantidades de mitocondrias (o una sola grande en algunas especies) capaces de proporcionar ATP para el movimiento de la cola, que es un flagelo.

> División mitótica que produce grandes cantidades de espermatogonias Diferenciación y comienzo

de la meiosis I

Meiosis I completa

Meiosis II

Espermatogonia

Espermatocito primario (en profase de la meiosis I)

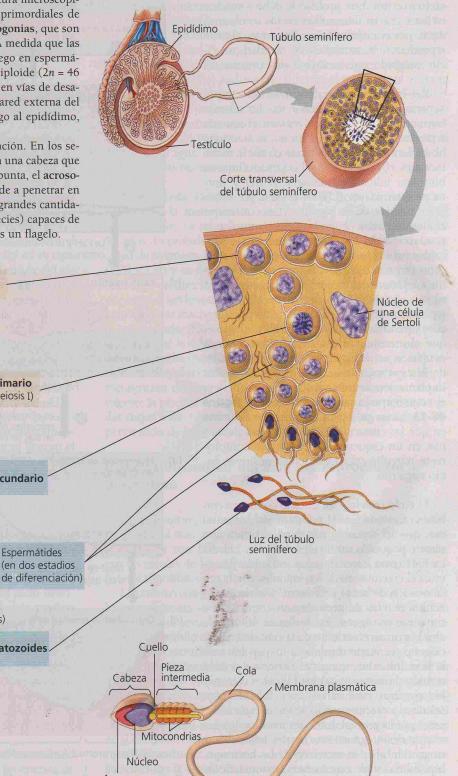
Espermatocito secundario

Espermatozoides

Espermátides

tempranas

Diferenciación (las células de Sertoli proporcionan nutrientes)

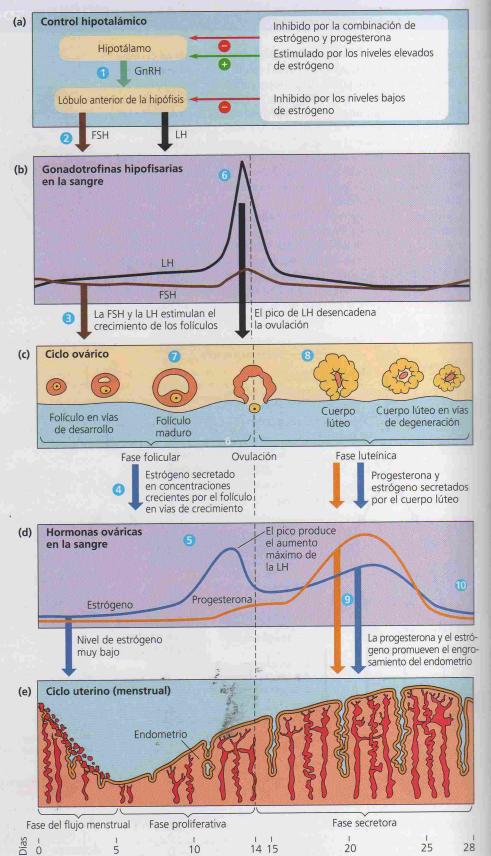


monas coordinan una función compleja. El término ciclo menstrual representa de forma específica los cambios que se producen en el útero; en consecuencia, también se denomina ciclo uterino. Este proceso se debe a sucesos cíclicos que se desarrollan en los ovarios; es decir, por el ciclo ovárico. Por tanto, el ciclo reproductor femenino es, en realidad, un ciclo integrado que incluye a dos órganos, el útero y los ovarios.

Las hormonas que desarrollan el control superior de este ciclo doble son las mismas hormonas cerebrales que regulan el sistema reproductor masculino, esto es, la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) secretada por el hipotálamo y las gonadotropinas hormona folículo-estimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH) secretadas por el lóbulo anterior de la hipófisis. Las concentraciones de FSH y LH en la sangre controlan la producción de dos clases de hormonas esteroideas que se sintetizan en los ovarios: estrógeno (en realidad, una familia de hormonas muy relacionadas entre sí) y progesterona. A su vez, el ciclo ovárico de producción de hormonas controla el ciclo uterino de proliferación y pérdida del endometrio. El resultado es que el crecimiento del folículo ovárico y la ovulación se sincronizan con la preparación de la capa interna del útero para la posible implantación de un embrión. Además de leer el comentario siguiente, diríjase a la figura 46-13 como guía para comprender la forma en que las cinco clases de hormonas participan en un esquema elaborado que compromete retroalimentaciones tanto positivas como negativas.

El ciclo ovárico. 1 El ciclo comienza con la liberación de GnRH por parte del hipotálamo, que 2 estimula a la hipófisis para que secrete pequeñas cantidades de FSH y LH. 63 La FSH (para hacer honor a su nombre) estimula el crecimiento de los folículos con la colaboración de la LH y 4 las células de los folículos en vías de proliferación comienzan a sintetizar estrógeno. En la figura 46-13d se observa un ascenso lento de la cantidad de estrógeno secretado durante la mayor parte de la fase folicular, que es el período del ciclo ovárico durante el cual los folículos crecen y los ovocitos maduran (varios folículos comienzan a crecer cuando se inicia cada ciclo, pero, por lo general, uno solo madura; los demás se desintegran). Los niveles bajos de estrógeno inhiben la secreción de las hormonas hipofisarias y, de esta manera, mantienen los niveles de FSH y LH relativamente bajos.

Sin embargo, los niveles de FSH y LH experimentan un ascenso brusco cuando 6 el folículo en crecimiento comienza a secretar una cantidad de estrógeno mucho mayor. Si bien un nivel bajo de estrógeno inhibe la se-



▲ Fig. 46-13. Ciclo reproductor femenino. Esta figura muestra la forma en que los niveles hormonales sanguíneos cambiantes representados en las partes (a), (b) y (d) regulan (c) el ciclo ovárico y (e) el ciclo uterino (menstrual). La escala de tiempo en la parte inferior de la figura se aplica a las partes (b)-(e).

creción de las gonadotropinas hipofisarias, una concentración elevada de esta hormona ejerce el efecto contrario: estimula la secreción de gonadotropinas al actuar sobre el hipotálamo para que incremente su producción de GnRH. 6 En la figura 46-13b se puede observar esta respuesta en forma de incrementos agudos de los niveles de FSH y LH que se producen poco después del aumento de la concentración de estrógeno indicado en la figura 46-13d. El efecto es mayor para la LH porque la concentración elevada de estrógeno también aumenta la sensibilidad de las células hipofisarias productoras de LH a la GnRH. En este momento, los folículos pueden responder con mayor intensidad a la LH porque una mayor cantidad de estas células tienen receptores para esa hormona. El incremento de la concentración de LH provocado por la mayor secreción de estrógeno en el folículo en vías de proliferación es un ejemplo de una retroalimentación positiva. La LH induce la maduración final del folículo. 7 El folículo en vías de maduración desarrolla una cavidad interna llena de líquido y aumenta mucho de tamaño hasta formar una protrusión cerca de la superficie del ovario. La fase folicular finaliza con la ovulación alrededor de un día después del pico de LH. El folículo y la pared del ovario adyacente se rompen y se libera el ovocito secundario.

8 Después de la ovulación, durante la fase luteínica del ciclo ovárico, la LH estimula la transformación del tejido folicular que queda en el ovario en el cuerpo lúteo, que es una estructura glandular (fig. 46-13c) (la LH recibe su nombre de su función "luteinizante"). Bajo la estimulación continua realizada por la LH durante esta fase del ciclo ovárico, el cuerpo lúteo secreta progesterona y estrógeno (fig. 46-13d). A medida que los niveles de progesterona y estrógeno aumentan, la combinación de estas hormonas ejerce una retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la hipófisis para inhibir la secreción de FSH y LH. Al final de la fase luteínica, el cuerpo lúteo se desintegra y las concentraciones de estrógeno y progesterona descienden súbitamente. Los niveles descendentes de las hormonas ováricas liberan al hipotálamo y la hipófisis de los efectos inhibidores de estas hormonas. Entonces, la hipófisis puede comenzar a secretar suficiente FSH para estimular la proliferación de nuevos folículos en el ovario y, de esta manera, iniciar el siguiente ciclo ovárico.

Ciclo uterino (menstrual). Las hormonas secretadas por los ovarios –estrógeno y progesterona– ejercen un efecto importante sobre el útero. El estrógeno secretado en cantidades crecientes por los folículos en vías de desarrollo estimula el engrosamiento del endometrio. De esta manera, la fase folicular del ciclo ovárico queda coordinada con la fase proliferativa del ciclo uterino (fig. 46-13e). Después de la ovulación, 9 el estrógeno y la progesterona secretados por el cuerpo lúteo estimulan el desarrollo continuo y el mantenimiento del endometrio, que consiste en el aumento del tamaño de las arterias y la proliferación de las glándulas endometriales. Estas glándulas secretan un líquido nutritivo que puede mantener al embrión incluso antes de que se implante en el útero. Esto implica que la fase luteínica del ciclo ovárico está coordinada con lo que se denomina fase secretora del ciclo uterino.

① El descenso rápido del nivel de hormonas ováricas cuando el cuerpo lúteo se desintegra produce espasmos de las arterias de la capa interna del endometrio que impiden la llegada de sangre hasta ella. Los dos tercios superiores del endometrio se desintegran y se produce la menstruación —fase de flujo menstrual del ciclo uterino— y el comienzo de un ciclo nuevo. Por convención, el primer día de la menstruación se designa como día 1 del ciclo uterino (y ovárico). El sangrado menstrual suele persistir duran-

te varios días. Durante la menstruación comienza a proliferar una nueva serie de folículos ováricos.

Ciclo tras ciclo, la maduración y la liberación de los óvulos del ovario se integran con los cambios en el útero, que es el órgano que debe adaptarse al embrión si el óvulo se fecunda. Si un embrión no se ha implantado en el endometrio al final de la fase se-cretora del ciclo uterino, comienza un nuevo flujo menstrual que señala el día 1 del ciclo siguiente. Más adelante (en este capítulo) se comentarán los mecanismos compensadores que impiden la desintegración del endometrio durante el embarazo.

Además de las funciones del estrógeno para coordinar el ciclo reproductor femenino, esta familia de hormonas es responsable de las características sexuales secundarias de la mujer. El estrógeno induce el depósito de grasa en las mamas y en las caderas, aumenta la retención de agua, afecta al metabolismo del calcio, estimula el desarrollo de las mamas e influye en la conducta sexual femenina.

Menopausia. Después de alrededor 450 ciclos, las mujeres experimentan la menopausia, que es el cese de la ovulación y la menstruación. La menopausia suele presentarse entre los 46 y los 54 años. Es probable que, a esta edad, los ovarios pierdan su capacidad de respuesta a las gonadotropinas producidas por la hipófisis (FSH y LH) y se desarrolle la menopausia debido a una disminución de la producción de estrógeno por parte de los ovarios. La menopausia es un fenómeno inusual; en la mayoría de las especies, las hembras y los machos conservan su capacidad reproductora durante toda su vida. ¿Existe una explicación evolutiva para la menopasia? ¿Por qué la selección natural favoreció a las mujeres que dejaron de reproducirse? Una hipótesis intrigante propone que, al principio de la evolución humana, las mujeres que experimentaban la menopausia después de tener varios hijos aumentaban su rendimiento; la pérdida de la capacidad de reproducirse les permitía cuidar mejor a sus hijos y nietos y, de esta manera, aumentaba la supervivencia de los individuos que poseían sus genes.

Control hormonal del sistema reproductor masculino

En el hombre, las hormonas sexuales principales son los andrógenos, el más importante de los cuales es la testosterona. Los andrógenos son hormonas esteroides producidas, sobre todo, por las células de Leydig de los testículos, que son células intersticiales ubicadas cerca de los túbulos seminíferos.

La testosterona y otros andrógenos son responsables directos de las características sexuales primarias y secundarias del hombre. Las características sexuales primarias se asocian con el sistema reproductor: desarrollo de los vasos deferentes y otros conductos, desarrollo de las estructuras del aparato reproductor externo y producción de espermatozoides. Las características sexuales secundarias no se relacionan directamente con el sistema reproductor y abarcan la adquisición de voz grave, la distribución del vello facial y pubiano y el crecimiento muscular (los andrógenos estimulan la síntesis de proteínas). Los andrógenos también son determinantes potentes de la conducta de los mamíferos y otros vertebrados. Además de las conductas sexuales específicas y el impulso sexual, los andrógenos incrementan la agresividad general y son responsables de las conductas vocales, como el canto de las aves y el croar de las ranas. Las hormonas producidas por el lóbulo anterior de la hipófisis y el hipotálamo controlan la secreción de andrógenos y la producción de espermatozoides en los testículos. Cuando analice la figura 46-14 recuerde que cada hormona solo actúa sobre las células que tienen receptores específicos para ella (véase el cap. 45).

- Evaluación de conceptos
- 1. La FSH y la LH obtuvieron sus nombres de sucesos del ciclo reproductor femenino, pero también actúan en los varones. ¿En qué se parecen sus funciones en mujeres y
- 2. ¿En qué se diferencia un ciclo estral de un ciclo menstrual y en qué tipos de animales se presentan las dos clases de ciclos?
- 3. ¿Por qué se considera que los ciclos ovárico y uterino (menstrual) forman parte de un solo ciclo?
- 4. ¿Qué cambios hormonales específicos desencadenan la ovulación?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

En los seres humanos y en otros animales placentarios, el embrión crece dentro del útero materno hasta el momento de nacer

En los seres humanos y otros mamíferos placentarios (euterios), el embarazo o gestación es la condición de mantener uno

Estímulos de otras áreas cerebrales Hipotálamo La GnRH del hipotálamo Lóbulo anterior regula la liberación de FSH y LH en de la hipófisis el lóbulo anterior de la hipófisis. Retroalimentación negativa La LH estimula a las células de Leydig La FSH actúa para que sinteticen sobre las células testosterona, que, a su vez, desencadena de Sertoli de los túbulos seminíferos, la producción de promoviendo la Las células de espermatozoides. espermatogénesis. Leydig producen testosterona Características Células de Sertoli sexuales primarias y secundarias Testículo Espermatogénesis

▲ Fig. 46-14. Control hormonal de los testículos. La hormona liberadora de gonadotrofina (GnRH) producida por el hipotálamo estimula al lóbulo anterior de la hipófisis para que secrete dos hormonas gonadotróficas con efectos diferentes sobre los testículos, la hormona luteinizante (LH) y la hormona folículo-estimulante (FSH). La FSH actúa sobre las células de Sertoli que nutren a los espermatozoides en vías de desarrollo (fig. 46-12). La LH actúa sobre las células de Leydig para que produzcan andrógenos, sobre todo, testosterona. La retroalimentación negativa realizada por la testosterona sobre el hipotálamo y el lóbulo anterior de la hipófisis es el mecanismo fundamental de control de los niveles sanguíneos de LH, FSH y GnRH.

o varios embriones en el útero. El embarazo humano dura en promedio 266 días (38 semanas) desde la fertilización del óvulo o 40 semanas desde el comienzo del último ciclo menstrual. La duración del embarazo en otras especies se correlaciona con el tamaño corporal y la madurez de la cría en el momento del nacimiento. Muchos roedores tienen períodos gestacionales de alrededor de 21 días, mientras que en los perros dura alrededor de 60 días. En las vacas, la gestación dura en promedio 270 días (casi el mismo tiempo que en los seres humanos) y en los elefantes, dura más de 600 días.

Concepción, desarrollo embrionario y nacimiento

La fecundación de un óvulo por un espermatozoide -también denominada concepción en los seres humanos— se produce en la trompa de Falopio (en animales, este conducto se denomina oviducto) (fig. 46-15). Alrededor de 24 horas después, el cigoto resultante comienza a dividirse por medio de un proceso denominado segmentación. Este proceso continúa y el embrión se transforma en una "pelota" de células en el momento en que llega al útero 3 o 4 días después de la fecundación. Alrededor de 1 semana después de la fecundación, la segmentación produce un estadio embrionario denominado blastocisto, que es una esfera de células con una cavidad. Por medio de un proceso que tarda varios días más en completarse, el blastocisto se implanta en el endometrio.

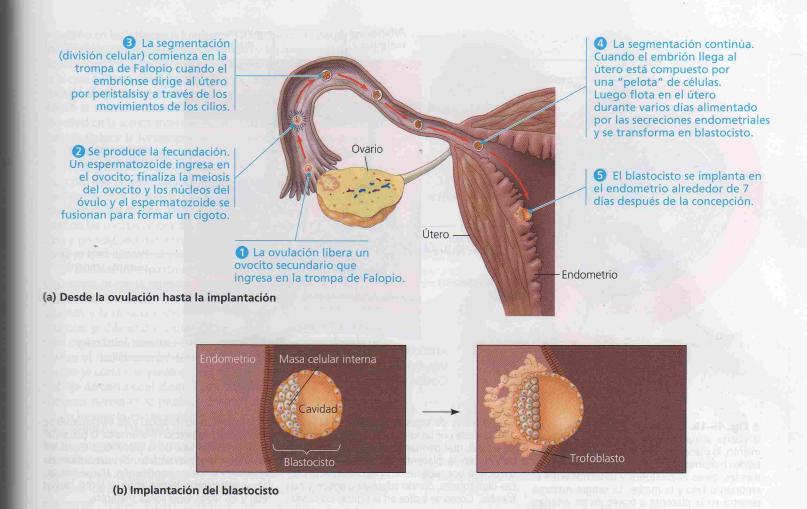
El embrión secreta hormonas que señalan su presencia y controlan el sistema reproductor materno. Una hormona embrionaria, la gonadotropina coriónica humana (HCG), actúa como la LH hipofisaria para mantener la secreción de progesterona y estrógenos en el cuerpo lúteo durante los primeros meses del em-

> barazo. Si no se produce esta compensación hormonal, la disminución del nivel materno de LH secundaria a la inhibición de la hipófisis produciría la menstruación y la pérdida del embrión. Los niveles de HCG en sangre materna son tan elevados que parte de esta hormona se excreta a través de la orina, donde puede detectarse por medio de pruebas de embarazo.

Primer trimestre

El embarazo humano se divide por conveniencia en tres trimestres. El primer trimestre es el momento en el que se producen los cambios más importantes tanto para la madre como para el embrión. A continuación, continuaremos la historia donde la dejamos, en la implantación. El endometrio responde a la implantación con el crecimiento sobre el blastocisto. En ese momento comienza la diferenciación de las estructuras corporales del embrión (se comentarán otros datos sobre el desarrollo embrionario en el capítulo 47).

Durante las 2 a 4 primeras semanas de desarrollo, el embrión obtiene nutrientes directamente del endometrio. Mientras tanto, la capa externa del blastocisto, que se denomina trofoblasto, crece hacia afuera y se fusiona con el endometrio, que en definitiva contribuye a la formación de la placenta. Este órgano discoide, que



▲ Fig. 46-15. Formación del cigoto y acontecimientos iniciales posteriores a la fecundación. Se comentarán más detalles sobre la fecundación y la segmentación en el capítulo 47.

contiene vasos sanguíneos embrionarios y maternos, crece hasta el tamaño aproximado de un plato y puede pesar casi 1 kg. La difusión del material entre la circulación materna y la embrionaria proporciona nutrientes, intercambia gases respiratorios y elimina los desechos metabólicos del embrión. La sangre del embrión se dirige a la placenta a través de las arterias del cordón umbilical y regresa a través de la vena umbilical (fig. 46-16).

El primer trimestre es el período principal de **organogénesis**, que es el desarrollo de los órganos corporales **(fig. 46-17)**. El corazón comienza a latir en la cuarta semana de edad gestacional y puede detectarse con un estetoscopio al final del primer trimestre. Al final de la octava semana, todas las estructuras principales del adulto están presentes de forma rudimentaria (durante la organogénesis, el embrión es más sensible a amenazas como la radiación y los fármacos que pueden producir defectos congénitos). A las 8 semanas, el embrión se denomina **feto**. Aunque está bien diferenciado, al final del primer trimestre el feto solo mide 5 cm de largo.

Mientras tanto, la madre también experimenta cambios rápidos. Los niveles elevados de progesterona inician modificaciones en su sistema reproductor, como, por ejemplo, la formación de un tapón mucoso protector en el cérvix, el crecimiento de la parte materna de la placenta, el aumento del tamaño del útero y (por retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la hipófisis) el

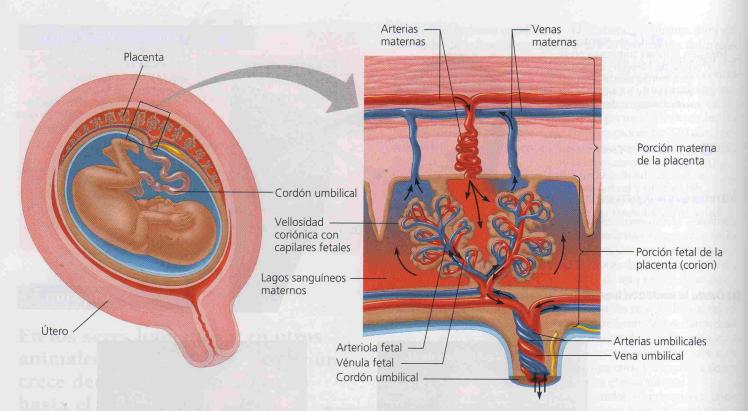
cese de la ovulación y el ciclo menstrual. Las mamas también aumentan de tamaño con rapidez y, a menudo, son hipersensibles.

Segundo trimestre.

Durante el segundo trimestre, el feto crece hasta alcanzar alrededor de 30 cm y es muy activo. La madre puede sentir movimientos durante la primera parte del segundo trimestre y la actividad fetal puede ser visible a través de la pared abdominal alrededor de la mitad de este período. Los niveles hormonales se estabilizan a medida que la HCG disminuye, el cuerpo lúteo se deteriora y la placenta adquiere todo el control de la producción de progesterona, que mantiene el embarazo. Durante el segundo trimestre, el útero crece suficientemente para que el embarazo se evidencie.

Tercer trimestre

En el último trimestre se produce el crecimiento del feto hasta alcanzar los 3 o 4 kg de peso y 50 cm de longitud. La actividad fetal puede disminuir a medida que el feto llena el espacio disponible dentro de las membranas embrionarias. A medida que el feto crece y el útero se expande alrededor de él, los órganos abdominales de la madre quedan comprimidos y desplazados y esto produce deseo de orinar frecuentemente, bloqueos digestivos



▲ Fig. 46-16. Circulación placentaria. Desde la cuarta semana de desarrollo hasta el nacimiento, la placenta, que es una combinación de tejidos maternos y embrionarios, transporta nutrientes, gases respiratorios y desechos entre el embrión o feto y la madre. La sangre materna penetra en la placenta a través de las arterias,

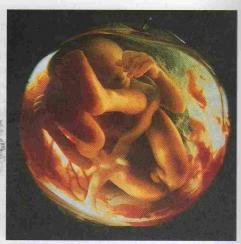
fluye a través de lagos sanguíneos en el endometrio y sale por las venas. La sangre embrionaria o fetal, que permanece dentro de los vasos, penetra en la placenta a través de arterias y transcurre por capilares en vellosidades coriónicas digitiformes, donde adquiere oxígeno y nutrientes. Como se indica en la figura, los capilares fetales (o embrionarios) y las vellosidades se proyectan en la porción materna de la placenta. La sangre fetal sale de la placenta a través de venas que regresan al feto. El intercambio de materiales se realiza por difusión, transporte activo y absorción selectiva entre el lecho capilar fetal y los lagos sanguíneos maternos.



(a) 5 semanas. Los esbozos de los miembros, los ojos, el corazón, el hígado y de todos los demás órganos comenzaron a desarrollarse en el embrión, que solo mide aproximadamente 1 cm de longitud.



(b) 14 semanas. El crecimiento y el desarrollo del embrión, que pasa a denominarse feto, continúa durante el segundo trimestre. Este feto mide alrededor de 6 cm de longitud.



(c) 20 semanas. Hacia el final del segundo trimestre (a las 24 semanas), el feto alcanza una longitud aproximada de 30 cm

▲ Fig. 46-17. Desarrollo del feto humano.

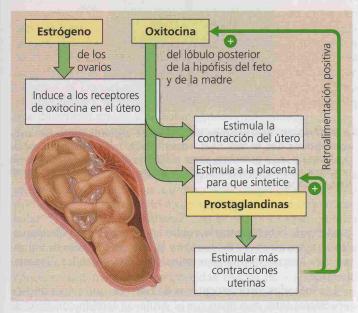
y tensión en los músculos lumbares. La interacción compleja entre los reguladores locales (prostaglandinas) y las hormonas (sobre todo, estrógeno y oxitocina) induce y regula el trabajo de parto, proceso que permite el nacimiento. El mecanismo que desencadena el trabajo de parto no se conoce en su totalidad, pero en la figura 46-18 se muestra un modelo. El estrógeno, que alcanza su máximo nivel en la sangre materna durante las últimas semanas del embarazo, induce la formación de receptores de oxitocina en el útero. La oxitocina, producida por el feto y el lóbulo posterior de la hipófisis, estimula el desarrollo de contracciones poderosas en el músculo liso uterino. La oxitocina también estimula a la placenta para que secrete prostaglandinas, que, a su vez, aumentan las contracciones. Por último, las tensiones físicas y emocionales asociadas con las contracciones desencadenan la secreción de más oxitocina y prostaglandinas a través de un sistema de retroalimentación positiva que subyace al proceso de trabajo de parto.

El nacimiento o **parto** se produce debido a una serie de contracciones uterinas intensas y rítmicas. El proceso de trabajo de parto tiene tres estadios **(fig. 46-19)**. El primer estadio es la dilatación y la desaparición (adelgazamiento) del cérvix, que finaliza con la dilatación completa. El segundo estadio es la expulsión o parto del feto. Las contracciones intensas y continuas impulsan al feto hacia el exterior del útero y la vagina. En ese momento se corta y se pinza el cordón umbilical. El estadio final del trabajo de parto es el alumbramiento de la placenta, que en condiciones normales se produce después del parto del niño.

La lactancia es un aspecto de la atención posnatal único de los mamíferos. Después del nacimiento, el descenso de los niveles de progesterona libera al lóbulo anterior de la hipófisis de la retroalimentación negativa y permite la secreción de prolactina, que estimula la producción de leche después de un retraso de 2 o 3 días. La oxitocina controla la salida de leche en las glándulas mamarias (véanse la página 944 y la figura 45-7).

Tolerancia inmunitaria de la madre respecto al embrión y al feto

El embarazo o gestación es un enigma inmunológico. La mitad de los genes del embrión se heredan del padre; en conse-

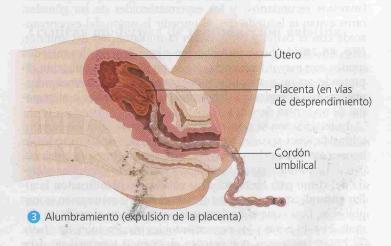


▲ Fig. 46-18. Modelo para la inducción del trabajo de parto.





Expulsión: nacimiento del niño



▲ Fig. 46-19. Las tres fases del trabajo de parto.

cuencia, muchos de los marcadores químicos presentes en la superficie del embrión serán extraños para la madre. ¿Por qué, entonces, la madre no rechaza al embrión como un cuerpo extraño, como lo haría con un tejido o un injerto de un órgano que posee antígenos de otra persona? Los inmunólogos especialistas en reproducción trabajan para resolver este enigma.

Una clave importante en relación con este tema puede ser el tejido denominado trofoblasto (véanse figs. 46-15 y 47-18). El trofoblasto es, inicialmente, la capa más externa del blastocisto y permite la implantación proliferando dentro del endometrio pa-

ra luego transformarse en la parte fetal de la placenta (véanse las figs. 46-15 y 46-16). ¿Cómo podría el trofoblasto y luego la placenta proteger al embrión del rechazo? A continuación se enun-

cian algunas posibilidades.

Durante el principio del embarazo, el trofoblasto parece evitar que el sistema inmunitario de la madre rechace al blastocisto por medio de la secreción de moléculas de señal con efectos inmuno-supresores. Estas moléculas son HCG, una variedad de "factores" proteicos, una prostaglandina, varias interleucinas y un interferón. Varias líneas de investigación sugieren que alguna combinación de estas sustancias interfiere en el rechazo inmunitario al actuar sobre los linfocitos T de la madre, que son participantes importantes del sistema inmunitario (véase cap. 43).

Una hipótesis muy diferente indica que el trofoblasto y luego la placenta secretan una enzima que degrada con rapidez los suplementos locales de triptófano, un aminoácido necesario para la supervivencia y el funcionamiento de las células T. Por lo menos, en ratones, esta enzima parece ser esencial para mantener la ges-

tación.

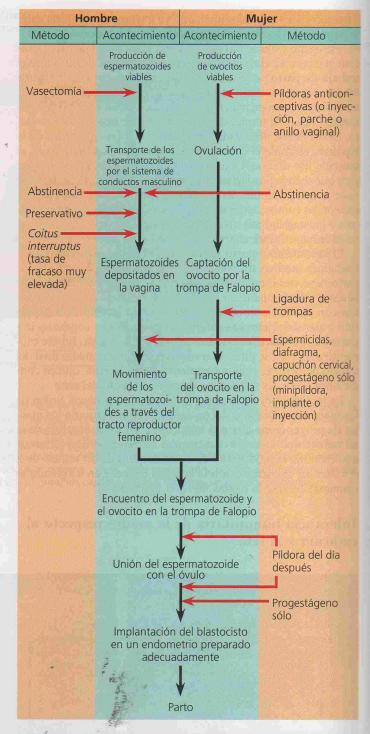
Otra posibilidad es la ausencia de ciertos antígenos de histocompatibilidad en las células placentarias y la secreción de una hormona que induce la síntesis de una proteína de membrana "inductora de la apoptosis" (FasL) en las células placentarias. Las células T activadas tienen un "receptor de apoptosis" (Fas) complementario y la unión de FasL con Fas hace que las células T se autodestruyan mediante apoptosis.

Anticoncepción y aborto

La anticoncepción, es decir, la prevención deliberada de la gestación, puede lograrse de varias maneras. Algunos métodos anticonceptivos impiden la liberación de los óvulos maduros (ovocitos secundarios) y los espermatozoides de las gónadas; otros evitan la fecundación, al impedir la unión del espermatozoide con el óvulo y otros evitan la implantación del embrión (fig. 46-20). La breve introducción a la biología de los métodos usados con mayor frecuencia que se presenta a continuación no pretende ser un manual de anticoncepción. Para obtener información más completa se debe consultar a un médico o al personal de un centro de salud.

La fecundación se puede evitar si la pareja se abstiene de mantener relaciones sexuales o por medio de alguno de los métodos de barrera que evitan el contacto entre los espermatozoides vivos y el óvulo. La abstinencia temporal, que a menudo se denomina método del ritmo para el control de la natalidad o planificación familiar natural, consiste en evitar el coito cuando la concepción es más probable. Dado que el óvulo puede sobrevivir en el oviducto durante 24 a 48 horas y los espermatozoides pueden sobrevivir hasta 72 horas, una pareja que practica abstinencia temporal no debe mantener relaciones sexuales varios días antes y después de la ovulación. Los métodos más efectivos para determinar el momento de la ovulación combinan varios indicadores, como cambios en el moco cervical y temperatura corporal durante el ciclo menstrual. Por tanto, la planificación familiar natural requiere que la pareja conozca estos signos fisiológicos. Las parejas típicas que practican la planificación familiar natural tienen una tasa de gestación entre el 10 y el 20% (la tasa de embarazo es la cantidad de mujeres que conciben durante un año por cada 100 mujeres que usan un método de planificación familiar específico, expresada en forma de porcentaje). Algunas parejas usan el método de planificación familiar natural para aumentar la probabilidad de concepción.

Como método para impedir la fecundación, el coitus interruptus (retiro del pene de la vagina antes de la eyaculación) no es se-



▲ Fig. 46-20. Mecanismos de acción de algunos métodos anticonceptivos. Las flechas rojas indican donde interfieren estos métodos, dispositivos o productos sobre el flujo de acontecimientos desde la producción de los espermatozoides y los óvulos (ovocitos secundarios) hasta el parto.

guro. Puede haber espermatozoides en las secreciones que preceden a la eyaculación y el retraso en la retirada o la falta de voluntad para hacerlo pueden determinar que éste se realice demasiado tarde.

Los **métodos anticonceptivos de barrera**, que evitan que los espermatozoides se reúnan con el óvulo, se asocian con tasas de embarazo menores del 10%. El **condón** o preservativo usado por

el hombre, es una vaina fina de látex o de membrana natural que se coloca sobre el pene para recolectar el semen. En los individuos sexualmente activos, los condones de látex son los únicos anticonceptivos que ofrecen cierta protección contra las enfermedades de transmisión sexual, como, por ejemplo, el SIDA (sin embargo, esta protección no es absoluta). El método de barrera empleado con mayor frecuencia por las mujeres es el diafragma, un capuchón en forma de cúpula que se coloca en la porción superior de la vagina antes del coito. Ambos dispositivos son más efectivos cuando se usan junto con una espuma o un gel espermicida (que destruye los espermatozoides). Otros dispositivos de barrera para las mujeres son el capuchón cervical, que se coloca ajustado alrededor de la abertura del cérvix y se mantiene en su sitio durante un período prolongado mediante succión, y el reservorio vaginal o "condón femenino".

Después de la abstinencia completa de relaciones sexuales, los métodos que impiden la liberación de los gametos son los más efectivos para el control de la natalidad. La esterilización (que se comentará más adelante) tiene una efectividad de casi el 100% y los anticonceptivos químicos, que se emplean con mayor frecuencia en forma de píldoras anticonceptivas, se asocian con tasas de gestación menores del 1%. El método de control de la natalidad usado con mayor frecuencia es una combinación de un estrógeno sintético con un progestágeno sintético (hormona similar a la progesterona). Esta combinación actúa mediante retroalimentación negativa impidiendo la liberación de GnRH en el hipotálamo y, a su vez, de FSH y LH en la hipófisis. Cuando se evita la liberación de LH se impide la ovulación. Como mecanismo de refuerzo, la inhibición de la secreción de FSH producida por la dosis baja de estrógeno presente en las píldoras impide que se desarrollen los folículos. También hay una combinación similar de hormonas en forma de inyección, en una anillo que se inserta en la vagina y en parches. Las píldoras anticonceptivas de combinación pueden usarse en dosis elevadas como píldora del día después. Si se toman dentro de los tres primeros días después de una relación sexual no protegida evitan la fertilización o la implantación con una efectividad de alrededor del 75%.

Un segundo tipo de píldora anticonceptiva denominada minipíldora solo contiene progestágeno. Esta píldora no inhibe la ovulación eficazmente y no es un anticonceptivo tan efectivo como la combinación hormonal. La minipíldora evita la fecundación, sobre todo, porque produce el engrosamiento del moco cervical femenino para que evite que los espermatozoides penetren en el útero. El progestágeno también desencadena cambios en el endometrio que impiden la implantación si se produce la fecundación. El progestágeno puede administrarse en forma de cápsulas de liberación temporal y tamaño adecuado que se implantan debajo de la piel y duran cinco años o de inyecciones que duran tres meses, y en comprimidos (minipíldoras).

¿Los anticonceptivos hormonales tienen efectos colaterales a largo plazo? En las mujeres que toman una versión combinada, los problemas cardiovasculares representan la mayor preocupación. Los anticonceptivos aumentan levemente el riesgo de la mujer de experimentar un trastorno de la coagulación, hipertensión arterial, infarto de miocardio agudo y accidente cerebrovascular. El tabaquismo simultáneo con la anticoncepción química aumenta diez veces o más el riesgo de mortalidad. Aunque la píldora incrementa el riesgo de enfermedad cardiovascular elimina el peligro del embarazo; las mujeres que utilizan píldoras anticonceptivas tienen tasas de mortalidad con un valor aproximado del 50% con respecto al observado en las mujeres embarazadas. Además, la píldora disminuye el riesgo de cáncer de ovario y endometrio y de mastopatía benigna.

Un objetivo difícil en la investigación ha sido la anticoncepción química en los hombres. Los productos químicos que alteran los niveles de testosterona son poco satisfactorios porque afectan a las características sexuales secundarias y a la espermatogénesis. Sin embargo, en una etapa reciente, los investigadores comenzaron a buscar fármacos que tratan de modificar otras clases de moléculas comprometidas en la espermatogénesis. Un fármaco prometedor (en realidad un azúcar) ya ha sido aprobado para otro fin. Cuando se administra a ratones produce espermatozoides no funcionales, en apariencia debido a la inhibición de la síntesis de ciertos glucolípidos.

La esterilización es la inhibición permanente de la liberación de gametos. La ligadura de trompas en las mujeres implica la cauterización o la ligadura de una sección de los oviductos para evitar que los óvulos lleguen al útero. La vasectomía en los hombres es la sección de cada conducto deferente para evitar que los espermatozoides penetren en la uretra. Los procedimientos de esterilización masculina y femenina son relativamente seguros y carecen de efectos nocivos. Ambos son difíciles de invertir, por lo

que deben considerarse permanentes.

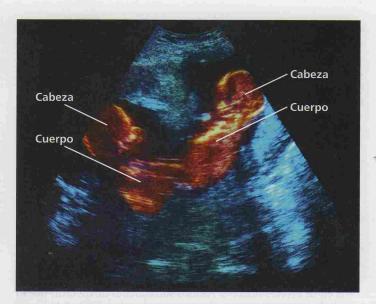
El aborto es la terminación del embarazo en curso. El aborto espontáneo es muy frecuente; se produce en hasta una tercera parte de todos los embarazos, con frecuencia, antes de que la mujer lo haya advertido. Además, todos los años casi 1,5 millón de mujeres estadounidenses deciden interrumpir la gestación con procedimientos médicos. Un fármaco denominado mifepristona o RU486, desarrollado en Francia, permite que la mujer termine su embarazo sin métodos quirúrgicos dentro de las primeras 7 semanas. Al ser análogo de la progesterona, la RU486 bloquea los receptores de progesterona en el útero, lo que evita que esta hormona mantenga el embarazo. Este fármaco se asocia con una dosis baja de prostaglandina para inducir contracciones uterinas.

Técnicas modernas de reproducción asistida

Los avances científicos y tecnológicos han posibilitado el enfoque de muchos problemas asociados con la reproducción. Por ejemplo, en la actualidad, es posible diagnosticar muchas enfermedades genéticas y otros trastornos congénitos (presentes desde el nacimiento) mientras el feto está dentro del útero. La amniocentesis y el muestreo de las vellosidades coriónicas son técnicas invasivas en las que se obtiene líquido amniótico o células fetales para realizar un análisis genético (fig. 14-17). Los procedimientos no invasivos suelen emplear imágenes ecográficas para determinar el estado del feto (fig. 46-21). Una técnica nueva no invasiva se basa en el hecho de que algunas células de la sangre fetal atraviesan la placenta hacia la corriente sanguínea materna. Una muestra de sangre materna permite obtener células fetales que pueden identificarse con anticuerpos específicos (que se unen con proteínas presentes en la superficie de las células fetales), para luego someterse a análisis en busca de trastornos genéticos.

El diagóstico de las enfermedades genéticas en los fetos es motivo de cuestionamientos éticos. Hasta la fecha, casi ninguno de los trastornos detectables se pueden corregir incluso después del nacimiento. Los padres podrían enfrentarse con decisiones difíciles de tomar en relación con el hecho de si deben finalizar el embarazo o aceptar que tendrán un niño con defectos graves o una escasa expectativa de vida. Estos temas son complejos y exigen un razonamiento informado y cuidadoso y un asesoramien-

La tecnología relacionada con la reproducción puede ayudar a resolver distintos problemas de infertilidad. A veces, la hormo-



▲ Fig. 46-21. Ecografia. Esta imagen en color demuestra la presencia de gemelos en el útero. La imagen se obtuvo en una pantalla de ordenador enviando sonidos de alta frecuencia desde un transductor de ultrasonido al abdomen de una mujer embarazada, que rebotan en los fetos y devuelven una imagen.

noterapia aumenta la producción de espermatozoides u óvulos y la cirugía puede corregir trastornos, como la obstrucción de los oviductos. Muchas parejas infértiles utilizan procedimientos de fecundación denominados **técnicas de reproducción asistida**. Por lo general, estos procedimientos implican la obtención de óvulos (ovocitos secundarios) de los ovarios de la mujer por métodos quirúrgicos después de la estimulación hormonal, la fecundación de los óvulos y su reinstauración en el cuerpo de la mujer. Los óvulos, los espermatozoides y los embriones no utilizados pueden congelarse para realizar intentos de fecundación posteriores.

En la **fecundación** *in vitro* (FIV), el procedimiento de reproducción asistida más frecuente, los ovocitos se mezclan con espermatozoides en placas de cultivo y se incuban durante varios

días para permitir que los óvulos fecundados comiencen a desarrollarse. Cuando se han convertido en embriones de por lo menos ocho células cada uno los embriones se introduce con cuidado en el útero de la mujer y se permite que se implanten. En el ZIFT (transferencia intratubárica de cigotos), los óvulos taambién se fecundan in vitro pero los cigotos se transfieren inmediatamente a las trompas de Falopio. En el GIFT (transferencia intratubárica de gametos), los óvulos no se fecundan in vitro; los óvulos y los espermatozoides se colocan en los oviductos de la mujer con la esperanza de que se produzca la fecundación. En estos procedimientos se pueden emplear espermatozoides u óvulos de donante.

En la actualidad, estas técnicas se realizan en centros médicos importantes en todo el mundo. Aunque su coste es de miles de dólares en cada intento han permitido gestar miles de niños. Hasta la fecha, las evidencias de malformaciones asociadas con estos procedimientos son escasas.

Una vez que la concepción y la implantación se producen satisfactoriamente, se despliega un programa de desarrollo que transforma el cigoto un niño. En el capítulo 47 se comentarán los mecanismos que determinan este desarrollo en los seres humanos y otros animales.

Evaluación de conceptos

46-5

- 1. Describa el estado del embrión justo antes de que se implante en la capa interna del útero.
- 2. ¿Por qué la determinación del nivel de HCG (gonadotropina coriónica humana) funciona como prueba de embarazo al principio de la gestación pero no después? ¿Cuál es la función de la HCG durante el embarazo?
- 3. _____ es a los hombres como la ligadura de trompas es a
- 4. ¿Por qué el término *niño probeta* es una referencia inexacta para el producto de la fecundación *in vitro*?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 46

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 46-1

En el reino animal hay reproducción asexual y sexual

- La reproducción asexual da lugar a una progenie cuyos genes proceden en su totalidad de un solo padre. La reproducción sexual requiere la fusión de los gametos masculino y femenino para formar un cigoto diploide (p. 964).
- Mecanismos de reproducción asexual (pp. 964-965). La fisión, la gemación y la fragmentación con regeneración son mecanismos de reproducción asexual en varios invertebrados.
- Ciclos y patrones reproductivos (pp. 965-966). Los animales pueden reproducirse solo de forma sexual o asexual o bien alternar entre ambas. Estos dos modos pueden variar en los procesos de partenogénesis, hermafroditismo y hermafroditismo secuencial. Las

hormonas y los factores ambientales controlan los ciclos de la reproducción.

Concepto

La fecundación depende de mecanismos que contribuyen a que los espermatozoides se encuentren con los óvulos de la misma especie

► En la fecundación externa la hembra expulsa óvulos, que son fecundados por los espermatozoides en el exterior. En la fecundación interna el óvulo se une con el espermatozoide dentro del cuerpo de la mujer. En cualquiera de los casos la fecundación requiere una sincronización adecuada, que con frecuencia depende de factores ambientales, feromonas y conductas de cortejo, juntos o por separado. La fecundación interna requiere interacciones conductuales importantes entre los animales macho y los animales hembra, al igual que órganos copuladores compatibles (p. 967).

- Confirmación de la supervivencia de la descendencia (pp. 967-968). Por lo general la producción de una cantidad de descendientes relativamente pequeña por medio la fecundación interna se asocia con una mayor protección de los embriones y las crías.
- ▶ Producción y transporte de los gametos (pp. 968-969). Los sistemas reproductores pueden consistir en sistemas tan simples como la producción de gametos a partir de células indiferenciadas en la cavidad corporal hasta ensamblajes complejos de gónadas masculinas y femeninas con tubos y glándulas accesorias que transportan y protegen a los gametos y los embriones en vías de desarrollo.



Los órganos reproductores producen y transportan los gametos: comentario sobre los seres humanos

- Anatomía del aparato reproductor femenino (pp. 969-971). En la región externa la mujer tiene una vulva compuesta por el vestíbulo (con aberturas separadas para la vagina y la uretra), los labios menores, los labios mayores y el clítoris. En la región interna la vagina está conectada con el útero, que a su vez se une con dos oviductos. Dos ovarios (gónadas femeninas) están llenos de folículos con óvulos en vías de desarrollo (ovocitos). Después de la ovulación los remanentes del folículo forman el cuerpo lúteo, que secreta hormonas durante un período variable dependiente de si el embarazo se produce o no. Aunque separadas del sistema reproductor, las glándulas mamarias o mamas evolucionaron en relación con el cuidado parental de las crías.
- ➤ Anatomía del aparato reproductor masculino (pp. 971-972). Las estructuras externas del aparato reproductor masculino humano son el escroto y el pene. Las gónadas masculinas o testículos se encuentran en el ambiente frío del escroto y poseen células productoras de hormonas y túbulos seminíferos formadores de espermatozoides que se transportan con éxito al epidídimo, los conductos deferentes, el conducto eyaculador y la uretra, exteriorizada a través de la punta del pene.
- ▶ Respuesta sexual humana (pp. 972-973). Tanto los hombres como las mujeres experimentan la erección de ciertos tejidos corporales debido a vasocongestión y a miotonía, que culminan en el orgasmo.



En los seres humanos y otros mamíferos existe una interrelación compleja de hormonas que regula la gametogénesis

- La ovogénesis es la forma femenina de la gametogénesis, es decir, la producción de gametos y la espermatogénesis es la forma masculina. Los espermatozoides se desarrollan en forma continua, mientras que la maduración de los óvulos es discontinua y cíclica. La meiosis es esencial en ambos procesos pero en la ovogénesis la citocinesis es desigual y solo produce un óvulo grande. En la espermatogénesis cada célula inicial se convierte en cuatro espermatozoides (pp. 973-975).
- ➤ Ciclo reproductor femenino (pp. 973, 976-977). Las hormonas femeninas se secretan en forma rítmica y esto se refleja en el ciclo menstrual o estral. En ambos tipos de ciclos el endometrio se engrosa para prepararse para una posible implantación. Sin embargo, el ciclo menstrual abarca el sangrado endometrial y la receptividad sexual no está limitada a un período de calor como en el ciclo estral. La organización del ciclo reproductor femenino depende de la secreción cíclica de GnRH en el hipotálamo y de FSH y LH en el lóbulo anterior de la hipófisis. La FSH y la LH producen cambios complejos en el ovario y, a través de la secreción de estrógeno y

progesterona, ocasionan modificaciones en el útero. El folículo en vías de desarrollo produce estrógeno y el cuerpo lúteo secreta progesterona y estrógenos. Se desarrollan retroalimentaciones positivas y negativas que regulan los niveles de las cinco hormonas que coordinan el ciclo.

Control hormonal del sistema reproductor masculino (p. 977). Los andrógenos (sobre todo, la testosterona) producidos por los testículos determinan el desarrollo de las características sexuales primarias y secundarias en el hombre. La secreción de andrógenos y la producción de espermatozoides dependen del control realizado por las hormonas hipotalámicas e hipofisarias.



En los seres humanos y en otros mamíferos placentarios el embrión crece dentro del útero materno

- Concepción, desarrollo embrionario y nacimiento (pp. 978-981). Después de la fecundación del óvulo y la terminación de la meiosis en el oviducto, el cigoto experimenta la segmentación y se transforma en un blastocisto antes de la implantación en el endometrio. El embarazo humano puede dividirse en tres trimestres. Todos los órganos principales comienzan a desarrollarse hacia las 8 semanas. El nacimiento o parto se produce debido a contracciones uterinas intensas y rítmicas. Un mecanismo de retroalimentación positivo que incluye prostaglandinas y las hormonas estrógeno y oxitocina regula el trabajo de parto.
- ➤ Tolerancia inmunitaria de la madre respecto al embrión y al feto (pp. 981-982). La aceptación de la progenie "extraña" por parte de la mujer embarazada todavía no se ha comprendido en forma completa pero podría deberse a la inhibición de la respuesta inmunitaria en el útero.
- ▶ Anticoncepción y aborto (pp. 982-983). Los métodos anticonceptivos pueden impedir la liberación de gametos maduros de las gónadas, la fecundación o la implantación del embrión.
- ➤ Tecnicas modernas de reproducción asistida (pp. 983-984). Además de ayudar a detectar problemas antes del nacimiento la tecnología moderna puede colaborar con las parejas infértiles mediante la fecundación *in vitro*.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones caracteriza a la partenogénesis?
 - a. Un individuo puede cambiar de sexo durante su vida.
 - b. Grupos especializados de células se transforman en individuos nuevos.
 - c. Un organismo primero es macho y luego hembra.
 - d. Un óvulo se desarrolla sin ser fertilizado.
 - e. Ambos miembros de la pareja tienen órganos reproductores masculinos y femeninos.
- 2. ¿Qué estructura está asociada en forma incorrecta con su función?
 - a. Gónadas producen gametos.
 - b. Espermoteca almacena espermatozoides en las abejas obreras de sexo masculino.
 - c. Cloaca sirve como abertura compartida entre los sistemas reproductor, excretor y digestivo.
 - d. Báculo endurece el pene en algunos mamíferos.
 - e. Endometrio forma la parte materna de la placenta.

- 3. ¿Cuáles de las siguientes estructuras masculinas y femeninas son *menos* similares en relación con su función?
 - a. Túbulos seminíferos vagina.
 - b. Células de Leydig células foliculares.
 - c. Espermatogonia ovogonia.
 - d. Testículos ovarios.
 - e. Conducto deferente oviducto.
- 4. Una diferencia entre los ciclos estral y menstrual es que:
 - a. Los vertebrados no mamíferos tienen ciclos estrales, mientras que los mamíferos tienen ciclos menstruales.
 - b. La cubierta endometrial se desprende en los ciclos menstruales pero se reabsorbe en los ciclos estrales.
 - c. Los ciclos estrales se producen con mayor frecuencia que los ciclos menstruales.
 - d. Las hormonas no controlan los ciclos estrales.
 - e. En los ciclos estrales, la ovulación se produce antes de que el endometrio se engrose.
- 5. Los picos de producción de LH y FSH se producen durante:
 - a. La fase del ciclo de flujo menstrual (uterino).
 - b. El comienzo de la fase folicular del ciclo ovárico.
 - c. El período justo anterior a la ovulación.
 - d. El final de la fase luteínica del ciclo ovárico.
 - e. La fase secretora del ciclo menstrual.
- 6. En el hermafroditismo secuencial:
 - a. Algunos individuos pueden cambiar de machos a hembras.
 - b. Los individuos se fecundan a ellos mismos.
- c. Los machos secretan feromonas en lugar de las hembras.
 - d. Se producen óvulos diploides.
 - e. Las gónadas adultas son indiferenciadas.
- 7. Durante la gestación humana se desarrollan esbozos de todos los órganos:
 - a. En el primer trimestre.
 - b. En el segundo trimestre.
 - c. En el tercer trimestre.
 - d. Mientras el embrión está en la trompa de Falopio.
 - e. Durante el estadio de blastocisto.
- 8. ¿Qué estrategia farmacológica tiene mayor probabilidad de lograr una anticoncepción masculina satisfactoria?
 - a. Evitar la producción de espermatozoides con funcionamiento normal.
 - b. Mantener niveles circulantes elevados de andrógeno.
 - c. Bloquear a los receptores de testosterona en las células de Leydig.
 - d. Bloquear a los receptores de andrógeno dentro del hipotálamo.
 - e. Mantener concentraciones circulantes elevadas de FSH.
- 9. La fecundación de los óvulos humanos se produce con mayor frecuencia en:
 - a. La vagina.
 - b. El ovario.
 - c. El útero.
 - d. La trompa de Falopio.
 - e. El conducto deferente.

- **10.** En los mamíferos machos, los sistemas excretor y reproductor comparten:
 - a. Los testículos.
 - b. La uretra.
 - c. El uréter.
- d. El conducto deferente.
 - e. La próstata.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

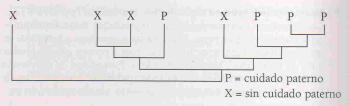
Interrelación evolutiva

En los animales, el hermafroditismo suele observarse en las especies adheridas a una superficie. Las especies móviles son hermafroditas con menor frecuencia. ¿Por qué?

Problemas científicos

Imagine que analiza la evolución del cuidado paterno en un grupo determinado de animales y mapea la distribución de la conducta de cuidado en un árbol filogenético como el que se ilustra a continuación (véase el cap. 25). ¿Cuál es la interpretación más simple para la forma en que evolucionó esta conducta? Si el grupo externo revela el cuidado de los padres, ¿cómo cambiaría su interpretación?

Grupo externo



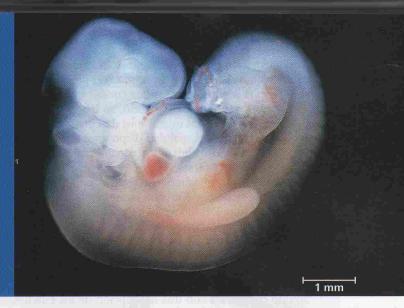
Ciencia, tecnología y sociedad

Las técnicas para aislar espermatozoides, combinadas con la fecundación in vitro, posibilitan la elección del sexo de un niño.

¿Qué problemas potenciales puede prever si este procedimiento se usa sistemáticamente?



Desarrollo animal



▲ Fig. 47-1. Embrión humano entre seis y ocho semanas después de la concepción.

Conceptos clave

- **47-1** Después de la fecundación se produce el desarrollo embrionario a través de la segmentación, la gastrulación y la organogénesis
- **47-2** La morfogénesis en los animales conlleva cambios específicos en la forma, la posición y la adhesión celular
- **47-3** El destino de las células en vías de desarrollo depende de su historia y de señales inductoras

Panorama general

Un plan de constitución corporal para los animales

s difícil imaginar que cada uno de nosotros comenzó su vida como una sola célula del tamaño aproximado del punto al final de esta oración. En la **figura 47-1** se muestra un embrión humano de alrededor de seis a ocho semanas de edad gestacional después de la concepción. El cerebro está en vías de desarrollo en la cabeza (extremo superior izquierdo) y el corazón en desarrollo (punto rojo en el centro) ya ha comenzado a latir. Un cigoto unicelular tarda solo, aproximadamente, nueve meses en convertirse en un ser humano recién nacido, que está compuesto de billones de células diferenciadas organizadas sobre la base de tejidos y órganos especializados.

Durante siglos, el hombre se ha preguntado cómo se convierte el cigoto en un animal. En el siglo XVIII, la teoría prevalente era una idea denominada *preformación*: el óvulo o el espermatozoide contienen un embrión —un lactante preformado en miniatura u "homúnculo"— que solo se agranda durante el desarrollo **(fig.**

47-2). Otra teoría alternativa del desarrollo embrionario era la de la *epigénesis*, propuesta, en primer lugar, por Aristóteles, 2 000 años antes. Según esta teoría, la forma de un animal se crea de manera gradual a partir de un óvulo relativamen-

te amorfo. A medida que avanzó la microscopia durante el siglo XIX, los biólogos descubrieron que los embriones adquirían su forma a través de una serie de pasos progresivos y la epigénesis desplazó a la preformación como explicación preferida por los embriólogos. Sin embargo, el concepto de preformación puede tener cierto sentido. Aunque la forma de un embrión surge de modo gradual a medida que se desarrolla, hay aspectos del plan de desarrollo que ya se encuentran en los óvulos de muchas especies.

El desarrollo de un organismo depende del genoma del cigoto y, también, de características que diferencian a las primeras células embrionarias. Estas diferencias sientan las bases para la expresión de diferentes genes en células distintas. En algunas espe-

cies, las células embrionarias tempranas se diferencian debido a la distribución irregular de sustancias maternas denominadas determinantes citoplasmáticos dentro del óvulo fecundado. Estas sustancias afectan al desarrollo de las células que las heredan durante las primeras divisiones mitóticas del cigoto (fig. 21-11a). En otras especies, las diferencias iniciales entre las células se deben, sobre todo, a su ubicación en regiones del embrión con características diferentes. En la mayoría de las especies, una combinación de estos dos mecanismos establece diferencias entre las primeras células embrionarias.

A medida que la división celular continúa y el embrión se desarrolla, hay mecanismos que controlan la expresión selectiva de los genes y conducen a la diferenciación celular, que es la especialización de las células para determinar su estructura y su función. La comunicación de instrucciones, que indican a las células precisamente lo que deben hacer y cuándo hacerlo, se produce a través de señales que intercambian las distintas células embrionarias. Junto con la división y la diferenciación celular, el desarrollo afecta a la morfogénesis, que es el proceso por medio del cual un animal adquiere su forma y las células diferenciadas se ubican en los sitios apropiados.

A través de la combinación de la genética molecular con los métodos clásicos de la embriología, los biólogos especialistas en desarrollo comienzan a responder a muchas preguntas sobre la forma en que un óvulo fecundado origina un animal específico. En este capítulo centraremos la atención, so-

▲ Fig. 47-2. "Homúnculo" dentro de la cabeza de un espermatozoide humano. Este grabado se realizó en 1694.

bre todo, en los organismos que protagonizaron los estudios biológicos clásicos, como el erizo de mar, la rana y el pollo. Aunque en estos animales los acontecimientos que conducen al desarrollo son fáciles de observar en el laboratorio, su base genética es más difícil de evaluar que en los organismos descritos en el capítulo 21. Sin embargo, en la actualidad disponemos de técnicas moleculares que permiten estudiar los mecanismos asociados con el desarrollo en estas y otras especies.

Además de estos organismos modelo, el desarrollo de nuestra propia especie siempre despertó mucho interés y también se comentará en este capítulo. Debido a que los cuestionamientos éticos impiden la experimentación en embriones humanos, el conocimiento sobre el desarrollo humano proviene, en parte, de lo que se puede extrapolar de otros mamíferos, como, por ejemplo, el ratón y, en parte, de la observación del desarrollo humano muy temprano en la fecundación *in vitro*.

Este capítulo comenzará con una descripción de los estadios básicos del desarrollo embrionario compartidos por la mayoría de los animales. Luego se comentarán los mecanismos celulares y moleculares que determinan la forma del cuerpo. Por último, se considerará el proceso por medio del cual las células embrionarias atraviesan las vías de diferenciación apropiadas para poder cumplir las funciones necesarias en un animal multicelular funcional.

Concepto 47-1

Después de la fecundación se produce el desarrollo embrionario a través de la segmentación, la gastrulación y la organogénesis

Hay acontecimientos importantes que regulan el desarrollo durante la fecundación y en cada uno de tres estadios sucesivos que comienzan a construir el cuerpo del animal. Durante el primer estadio, que se denomina segmentación, la división celular produce una esfera hueca de células, llamada blástula, a partir del cigoto. En el segundo estadio, la gastrulación, se produce un embrión trilaminar denominado gástrula. El tercer estadio, la organogénesis, determina la creación de órganos rudimentarios, a partir de los cuales crecen las estructuras del adulto.

El siguiente análisis se centrará en unas pocas especies que se usaron como organismos modelo para investigar todos estos procesos. A medida que los investigadores estudian el desarrollo en más especies, se encuentran algunas variaciones pero también muchas similitudes en los procesos. Para cada estadio del desarrollo, primero se considerarán las especies de las que se conocen más datos y luego se compararán con lo que se sabe sobre el mismo proceso en otras especies. Comenzaremos con la observación la fecundación de un óvulo con un espermatozoide.

Fecundación

El espermatozoide y el óvulo (gametos), que se unen durante la fecundación, son células muy especializadas que se producen a través de una serie compleja de sucesos relacionados con el desarrollo en los testículos y los ovarios de los padres (figs. 46-11 y 46-12). La función principal de la fecundación es combinar conjuntos haploides de cromosomas provenientes de dos indivi-

duos en una sola célula diploide, el cigoto. Otra función crucial es la activación del óvulo: el contacto del espermatozoide con la superficie del óvulo desencadena reacciones metabólicas dentro de éste que estimulan el inicio del desarrollo embrionario.

La fecundación se ha estudiado profundamente en los erizos de mar. Sus gametos pueden sumergirse en agua marina en el laboratorio y los acontecimientos posteriores pueden observarse con facilidad. Aunque los erizos de mar (filo Echinodermata) no son vertebrados ni cordados, comparten con estos dos grupos la característica de ser deuterostomas (fig. 32-9). Apesar de las diferencias en los detalles, la fecundación y el desarrollo inicial de los erizos de mar proporcionan modelos generales adecuados para comprender los acontecimientos similares en los vertebrados.

Reacción acrosómica

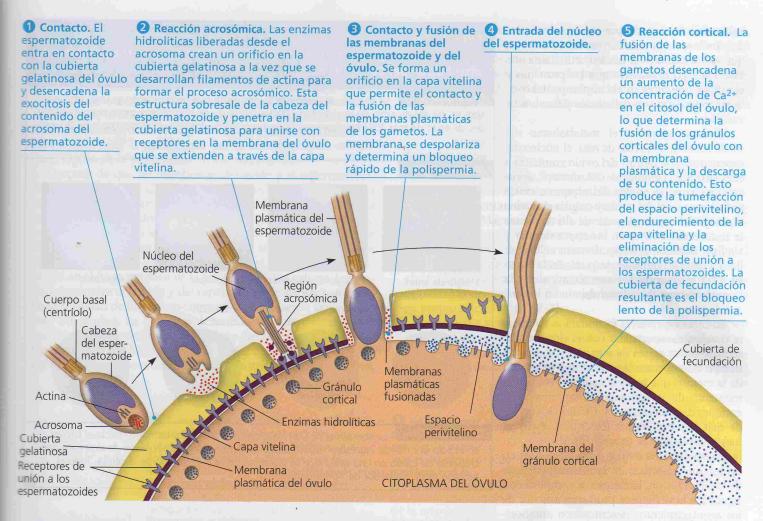
Los óvulos de los erizos de mar se fecundan en el exterior del organismo después de que los animales expulsan los gametos al agua de mar que los rodea. La cubierta gelatinosa alrededor del óvulo proporciona una fuente de moléculas solubles encargadas de atraer a los espermatozoides que nadan hacia el óvulo. Cuando la cabeza de un espermatozoide entra en contacto con la cubierta gelatinosa, las moléculas presentes en la cubierta del óvulo desencadenan la reacción acrosómica (fig. 47-3).

Este proceso comienza cuando una vesícula especializada que está situada en la punta del espermatozoide, denominada acrosoma, descarga sus enzimas hidrolíticas. Estas enzimas digieren la cubierta gelatinosa y permiten que una estructura alargada del espermatozoide, denominada región acrosómica, penetre en la cubierta gelatinosa. Luego, una proteína en la punta del proceso acrosómico se adhiere a las moléculas receptoras proteicas específicas en la superficie del óvulo. Estos receptores se extienden desde la membrana plasmática del óvulo a través de la capa vitelina, una red de moléculas de la matriz extracelular ubicada debajo de la cubierta gelatinosa. En los erizos de mar y muchos otros animales, este reconocimiento entre las moléculas del tipo de "llave y cerradura" garantiza que los espermatozoides solo fecunden a los óvulos de la misma especie. Esta especificidad entre las especies es importante, en especial, cuando se produce la fecundación externa en el agua, donde es probable que haya gametos de otras especies.

El contacto de la punta del acrosoma con la membrana del óvulo determina la fusión de las membranas plasmáticas del espermatozoide y el óvulo y el ingreso del núcleo del espermatozoide en el citoplasma del gameto femenino. El contacto o la fusión de las membranas produce la apertura de canales iónicos en la membrana plasmática del óvulo, lo que permite la entrada de iones sodio en el ovulo y modifica el potencial de membrana (véase cap. 7). Este cambio en el potencial de membrana, denominado despolarización, es un suceso común en todas las especies de animales que se produce dentro de los primeros 1 a 3 segundos después de la unión entre el espermatozoide y el óvulo e impide la fusión de espermatozoides adicionales con la membrana plasmática del óvulo. Sin este bloqueo rápido de la polispermia, muchos espermatozoides podrían fertilizar el óvulo, lo que determinaría que hubiera una cantidad aberrante de cromosomas en el cigoto.

Reacción cortical

La despolarización de la membrana dura solo un minuto y actúa como un bloqueo de corta duración para la polispermia. Sin embargo, la fusión de las membranas plasmáticas del óvulo y el



▲ Fig. 47-3. Reacciones acrosómica y cortical durante la fecundación del erizo de mar. Los acontecimientos que se producen después del contacto de un solo espermatozoide con un óvulo garantizan que el núcleo de un solo espermatozoide ingrese en el citoplasma del óvulo.

espermatozoide desencadena una serie de cambios en el óvulo que producen un bloqueo más prolongado. La unión con el espermatozoide parece activar una vía de transducción de señales en la que participan dos segundos mensajeros, inositol trifosfato (IP₃) y diacilglicerol (DAG), que producen la liberación de calcio (Ca²⁺) del retículo endoplasmático (RE) del óvulo hacia el citosol (fig. 11-12). La liberación de Ca²⁺ del RE comienza en el sitio donde penetra el espermatozoide y luego se propaga como una ola hacia todo el óvulo fecundado (fig. 47-4).

En pocos segundos, la concentración elevada de Ca²+ desencadena la reacción cortical, que es la fusión de la membrana plasmática del óvulo con numerosas vesículas ubicadas en su corteza, es decir, el área que se encuentra justo debajo de la membrana. En este momento, los gránulos corticales que se formaron durante la ovogénesis liberan su contenido hacia el espacio perivitelino, que es el espacio entre la membrana plasmática y la capa vitelina (fig. 47-3, paso 5). Las enzimas liberadas de los gránulos corticales degradan las proteínas que mantenían unida la capa vitelina a la membrana plasmática, a la vez que los mucopolisacáridos producen un gradiente osmótico que moviliza agua hacia el espacio perivitelino y determina su tumefacción. Esta tumefacción obliga a la capa vitelina a alejarse de la membrana plasmática y otras enzimas la endurecen. Varias enzimas separan y liberan las porciones externas de las proteínas recepto-

ras que permanecen en la capa vitelina. Estos cambios transforman la capa vitelina en la cubierta de fecundación, que impide la entrada de otros espermatozoides. La cubierta de fecundación y otras modificaciones en la superficie del óvulo funcionan de forma conjunta como un bloqueo lento de la polispermia a largo plazo. Aunque se estudión con mayor detalle en el erizo de mar, se sabe que la reacción cortical se desarrolla en vertebrados, como peces y mamíferos.

Activación del óvulo

Otra consecuencia del aumento agudo de la concentración de Ca^{2+} en el citosol del óvulo es un incremento notable de las tasas de respiración celular y de síntesis de proteínas en el óvulo. Cuando se producen estos cambios rápidos en el metabolismo se dice que el óvulo se activa.

Aunque la unión y la fusión del espermatozoide desencadenan la activación del óvulo, los espermatozoides no contribuyen con materiales necesarios para la activación. De hecho, los óvulos no fecundados de muchas especies pueden activarse artificialmente si se inyecta Ca²⁺ o se expone el óvulo a una variedad de tratamientos levemente nocivos, como un choque térmico. Esta activación artificial estimula las respuestas metabólicas del óvulo y determina que comience a desarrollarse por partenogénesis (sin

haber sido fecundado por un espermatozoide). Incluso es posible activar un óvulo en el que se ha extraído el núcleo artificialmente. Este hallazgo demuestra que las proteínas y el mRNA presentes en el citoplasma del óvulo no fecundado son suficientes para su activación.

Mientras aumenta el metabolismo del óvulo activado del erizo de mar, el núcleo del espermatozoide dentro del óvulo comienza a edematizarse. Después de 20 minutos, aproximadamente, el núcleo del espermatozoide se fusiona con el del óvulo y origina el núcleo diploide del cigoto. A partir de allí comienza la síntesis del DNA y en los erizos de mar y algunas ranas, la primera división celular se lleva a cabo 90 minutos después. En la **figura 47-5** se resumen los acontecimientos y la línea de tiempo de la fecundación en los erizos de mar.

En otras especies, la fecundación comparte muchas características con el proceso observado en los erizos de mar. Sin embargo, el tiempo difiere entre las especies, y el estadio de la meiosis que ha alcanzado el óvulo en el momento de la fecundación también varía entre las distintas especies. Cuando los erizos de mar hembra liberan los óvulos, éstos ya han completado el proceso de meiosis. En otras especies, los óvulos están detenidos en un estadio específico de la meiosis; después de la fecundación, la meiosis se completa con rapidez, a la vez que se producen muchos de los acontecimientos descritos con anteriori-

dad. Por ejemplo, los óvulos humanos se mantienen en la metafase de la meiosis II (fig. 46-11) hasta que son fecundados en el tracto reproductor femenino.

Fecundación en los mamíferos

A diferencia de la fecundación externa observada en los erizos de mar y en la mayoría de los demás invertebrados marinos, en los animales terrestres, incluidos los mamíferos, la fecundación suele ser interna. Las secreciones en el tracto reproductor femenino de los mamíferos alteran ciertas moléculas de la superficie de los espermatozoides y, además, aumentan la motilidad de los gametos masculinos. En los seres humanos, este aumento de la función del espermatozoide requiere unas 6 horas de exposición en el tracto reproductor femenino.

El óvulo de los mamíferos está cubierto por células foliculares que se liberan junto con el óvulo durante la ovulación. El espermatozoide debe migrar a través de esta capa de células foliculares antes de llegar a la zona pelúcida, que es la matriz extracelular del óvulo. Un componente de la zona pelúcida actúa como receptor del espermatozoide y se une a una molécula complementaria sobre la superficie de la cabeza del espermatozoide. La unión de la cabeza del espermatozoide a las moléculas receptoras produce una reacción acrosómica similar a la que se describió para el espermatozoide del erizo de mar (fig. 47-6). Las enzimas hidrolíticas que se liberan del acrosoma permiten que el espermatozoide penetre en la zona pelúcida y contacte con la membrana plasmática del óvulo. La reacción acrosómica también expone una proteína en la membra-

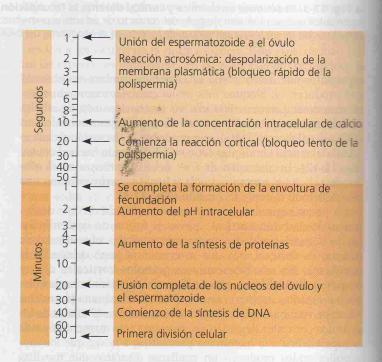
Figura 47-4

Investigación: ¿Cuál es el efecto de la unión del espermatozoide sobre la distribución del Ca²⁺ en el óvulo?

EXPERIMENTO Se inyectó un colorante fluorescente que brilla cuando se une con Ca²+ libre en óvulos de erizo de mar no fecundados. Después de que se agregaron espermatozoides de erizo de mar, los investigadores observaron los óvulos con un microscopio de fluorescencia.

1 segundo antes de la fecundación Punto por donde ingresó el espermatozoide 10 segundos después 20 segundos de la fecundación Onda de diseminación de los iones de calcio espermatozoide

La liberación de Ca²⁺ desde el retículo endoplasmático hacia el citosol en el sitio por donde ingresó el espermatozoide desencadena la secreción de una cantidad creciente de calcio en una onda que se disemina hacia el otro lado de la célula. Todo el proceso tarda alrededor de 30 segundos.



▲ Fig. 47-5. Línea de tiempo para la fecundación de los óvulos de un erizo de mar. El proceso comienza cuando un espermatozoide entra en contacto con la cubierta gelatinosa de un óvulo (parte superior del esquema). Tenga en cuenta que la escala es logarítmica.

na del espermatozoide que se une con la membrana plasmática del óvulo.

Al igual que en la fecundación del erizo de mar, la unión del espermatozoide con el óvulo desencadena cambios dentro del óvulo que activan una reacción cortical caracterizada por la liberación de enzimas presentes en los gránulos corticales hacia el exterior de la célula por exocitosis. Las enzimas liberadas catalizan alteraciones de la zona pelúcida, que luego determinan un bloqueo lento de la polispermia (no se ha descubierto un bloqueo rápido de la polispermia en los mamíferos).

Después de que las membranas del óvulo y el espermatozoide se fusionan, todo el espermatozoide, incluso la cola, penetra en el óvulo que carece de centrómero. A continuación, se forma un centrómero alrededor del centríolo que funcionaba como cuerpo basal del flagelo del espermatozoide. El centrosoma, que en este momento está compuesto de un segundo centríolo, se duplica para formar dos centrosomas en el cigoto. Éste se convertirá en el huso mitótico de la primera división celular. Los núcleos haploides del óvulo y del espermatozoide de los mamíferos no se fusionan de inmediato como en la fecundación del erizo de mar. En cambio, las cubiertas de ambos núcleos se dispersan y los dos conjuntos de cromosomas (uno de cada gameto) comparten el aparato del huso durante la primera división mitótica del cigoto. Por tanto, solo después de esta primera división mitótica,

cuando los núcleos diploides se convierten en dos células hijas, los cromosomas de los dos padres se unen en un solo núcleo. La fecundación es mucho más lenta en los mamíferos que en el erizo de mar; en los mamíferos, la primera división celular se produce entre 12 y 36 horas después de la unión del espermatozoide, en comparación con los 90 minutos observados en el erizo de mar.

Segmentación

Una vez finalizada la fecundación se desencadena una sucesión de divisiones celulares rápidas. Durante este período, denominado **segmentación**, las células desarrollan las fases S (síntesis de DNA) y M (mitosis) del ciclo celular, pero a menudo se evitan las fases G_1 y G_2 , de manera que la síntesis de proteínas es escasa o nula (fig. 12-5). Durante este período del desarrollo, el embrión no aumenta de tamaño. La segmentación solo divide el citoplasma de una célula grande, es decir el cigoto, en muchas células más pequeñas denominadas **blastómeros**, cada una con su propio núcleo **(fig. 47-7)**.

Las cinco a siete primeras divisiones forman una agrupación de células denominada **mórula** (palabra latina que significa "mora" y representa la superficie lobulada del embrión en este estadio). Dentro de la mórula se comienza a formar una cavidad lle-

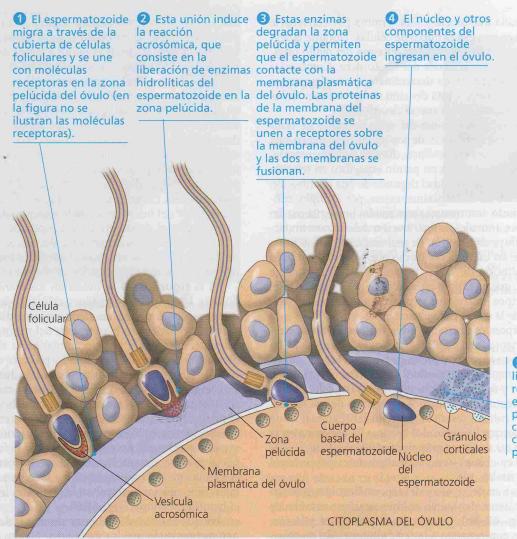


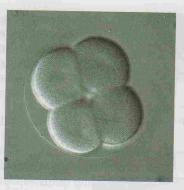
Fig. 47-6. Acontecimientos tempranos de la fecundación en los mamíferos. Al igual que en el erizo de mar, los sucesos que se producen durante la fecundación garantizan que solo un espermatozoide entre en el citoplasma del óvulo.

liberadas durante la reacción cortical endurecen la zona pelúcida, que comienza a actuar como bloqueo de la polispermia.

5 Las enzimas



(a) Óvulo fecundado. Se muestra el cigoto poco antes de la primera división de segmentación, rodeado por la cubierta de fecundación. El núcleo es visible en el centro.



(b) Estadio de cuatro células. Se pueden observar los restos del huso mitótico entre las dos células que han completado recientemente la segunda división de la segmentación.



(c) Mórula. Después de divisiones de segmentación adicionales, el embrión es una esfera multicelular que todavía está rodeada por la cubierta de fecundación. La cavidad del blastocele ha comenzado a formarse.



(d) Blástula. Una sola capa de células rodea a una gran cavidad del blastocele. Aunque no es visible en la figura, la cubierta de fecundación todavía está presente; el embrión pronto se desprenderá de esta cubierta y comenzará a nadar

▲ Fig. 47-7. Segmentación de un embrión de equinodermo. La segmentación consiste en una serie de divisiones celulares mitóticas que transforman el cigoto en una esfera de células denominadas blastómeros. Estas microfotografías ópticas muestran los estadios embrionarios de una especie de erizo de mar más pequeña, que son casi iguales a los del erizo de mar.

na de líquido llamada **blastocele** y ésta termina por convertirse en la **blástula**, que es una esfera hueca de células. Durante la segmentación, las distintas regiones del citoplasma del óvulo original finalizan en diferentes regiones del blastómero. Como estas regiones pueden albergar varios determinantes citoplasmáticos distintos, en muchas especies, esta división sienta las bases de los sucesos posteriores relacionados con el desarrollo.

Los óvulos y los espermatozoides del erizo de mar y de otros animales, con la posible excepción de los mamíferos, tienen una polaridad definida. En estos organismos, durante la segmentación, los planos de división mantienen un patrón específico en relación con los polos del cigoto. La polaridad depende de una distribución desigual de sustancias en el citoplasma, como, por ejemplo, mR-NA, proteínas y vitelo (nutrientes almacenados) específicos. En muchas ranas y otros animales, la distribución del vitelo es un factor esencial que influye en el patrón de segmentación. El vitelo está más concentrado en un polo del huevo que se denomina polo vegetal; la concentración de vitelo disminuye significativamente en el polo opuesto, que es el polo animal. Este polo también es el sitio donde los cuerpos polares que se producen durante la ovogénesis se expulsan de la célula por gemación (fig. 46-11).

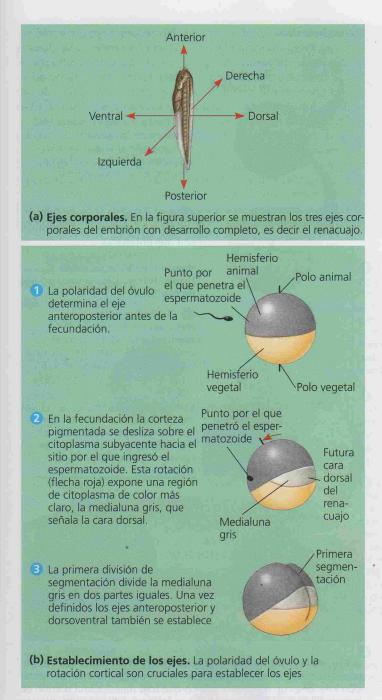
Los tres ejes corporales ilustrados en la **figura 47-8a** se establecen en un momento inicial del desarrollo. Este proceso se ha evaluado muy bien en algunas especies de ranas en las que es posible distinguir las regiones del óvulo y el embrión temprano en función de su color y seguirse con facilidad. Los hemisferios animal y vegetal del cigoto, denominados en función de sus respectivos polos, tienen colores distintos. El hemisferio animal es de color gris oscuro porque hay gránulos oscuros de melanina en la capa externa (corteza) de esta región de la célula. La falta de gránulos de melanina en el hemisferio vegetal permite que se vea el color amarillo del vitelo.

Después de la fusión del óvulo y del espermatozoide, la redistribución del citoplasma del huevo anfibio establece uno de los ejes corporales (fig. 47-8b). La membrana plasmática y la corteza asociada rotan con respecto a la región interna del citoplas-

ma. La corteza correspondiente al polo animal se mueve hacia el punto por el que se introdujo el espermatozoide y la corteza del hemisferio vegetal, desde el punto a través del cual ingresó el espermatozoide, se mueve hacia el hemisferio animal. A partir de entonces, las moléculas presentes en la corteza vegetal pueden interactuar con las moléculas de la parte interna del citoplasma en el hemisferio animal, lo que determina la formación de determinantes citoplasmáticos que más adelante desencadenarán el desarrollo de las estructuras dorsales. En consecuencia, la rotación cortical establece el eje dorsoventral (dorso-vientre) del cigoto. En algunas especies, este acontecimiento también expone una región del citoplasma de color gris claro denominada medialuna gris, que está cubierta por la corteza animal pigmentada cerca del ecuador del huevo antes de la rotación. Al estar ubicada en el sitio opuesto al de la entrada del espermatozoide, la medialuna gris puede servir como marcador del futuro lado dorsal del embrión. La pigmentación más clara de la medialuna gris puede persistir durante muchos ciclos de división celular.

En la figura 47.9 se muestran los planos de segmentación durante las primeras divisiones celulares de las ranas. Las dos primeras divisiones en las ranas son meridionales (verticales) y permiten obtener dos blastómeros del mismo tamaño, cada uno extendiéndose desde el polo animal hacia el vegetal. La tercera división es ecuatorial (horizontal) y produce un embrión de ocho células. Sin embargo, la distribución tan heterogénea del vitelo en el cigoto de la rana desplaza el aparato mitótico y la citocinesis final hacia el extremo animal de las células en división a través del plano ecuatorial. En consecuencia, en el estadio de ocho células, los cuatro blastómeros del hemisferio animal son más pequeños que los del hemisferio vegetal. El efecto desplazante del vitelo persiste durante las divisiones siguientes. Las divisiones continuas producen una mórula y luego una blástula. Debido a la división celular desigual en las ranas, el blastocele se sitúa en el hemisferio animal (fig. 47-9).

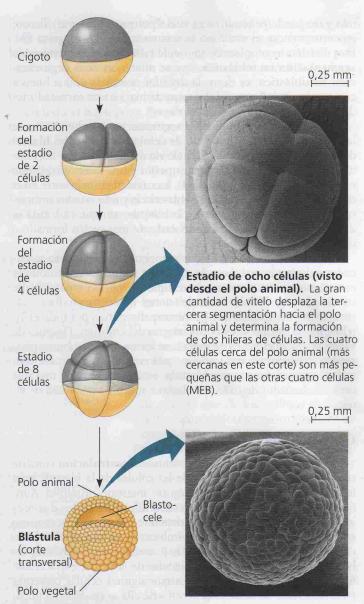
Aunque los huevos del erizo de mar y de otros animales tienen menos vitelo que los de la rana, poseen un eje animal-vege-



▲ Fig. 47-8. Ejes corporales y su establecimiento en un anfibio. Los tres ejes corporales se establecen antes de que comience la segmentación del cigoto.

tal debido a la distribución desigual de otras sustancias. Sin embargo, sin la limitación impuesta por el vitelo es más probable que los blastómeros que se forman durante la segmentación tengan tamaños similares, en particular, durante las primeras divisiones (fig. 47-7). No obstante, el patrón de segmentación general observado en las ranas también es característico de los erizos de mar y otros equinodermos, los cordados y, en realidad, de todos los animales considerados deuterostomas. En los animales cuyos huevos poseen una cantidad relativamente escasa de vitelo, el blastocele presenta una ubicación central.

El vitelo es más abundante y tiene un efecto más importante sobre la segmentación en los huevos de las aves, otros reptiles,



Blástula (por lo menos 128 células). A medida que continúa la segmentación, se forma una cavidad llena de líquido, el blastocele, dentro del embrión. Debido a la división celular desigual secundaria a la gran cantidad de vitelo presente en el hemisferio vegetal, el blastocele se ubica en el hemisferio animal, como se muestra en el corte transversal. La MEB muestra la superficie exterior de una blástula con alrededor de 4 000 células a nivel del polo animal.

▲ Fig. 47-9. Segmentación de un embrión de rana. Los planos de segmentación durante la primera y la segunda división se extienden desde el polo animal hasta el vegetal pero el tercer plano de segmentación es perpendicular al eje polar.

muchos peces e insectos. Por ejemplo, en las aves, la parte del huevo que solemos denominar yema suele ser el óvulo, junto con los nutrientes del vitelo. Hay un disco muy pequeño de citoplasma real ubicado en el polo animal (**fig. 47-10**, paso 1). Esta célula enorme está rodeada de una solución rica en proteínas (la clara del huevo) que proporcionará nutrientes adicionales para el embrión en vías de crecimiento. La segmentación del óvulo fecundado está limitada al pequeño disco de citoplasma libre de vi-

telo y no puede penetrar en el vitelo porque éste es muy denso; en consecuencia, el vitelo no se segmenta (fig. 47-10, paso 2). Esta división incompleta de un óvulo rico en vitelo se denomina segmentación meroblástica, que se diferencia de la segmentación holoblástica, es decir, la división completa de los huevos con escaso vitelo (como el del erizo de mar) o una cantidad moderada de vitelo (como el de las ranas).

Las primeras divisiones de la segmentación en el embrión de las aves producen un capuchón de células denominadas **blastodermo**, que se apoya sobre el vitelo no dividido. Luego, los blastómeros se dividen en una capa superior y una inferior (*epiblasto* e *hipoblasto*) (fig. 47-10, paso 3). La cavidad situada entre estas dos capas es la versión aviar del blastocele y este estadio embrionario es el equivalente aviar de la blástula, aunque su forma es diferente de la "esfera" hueca del erizo de mar recién formado o del embrión de rana.

En los insectos, como *Drosophila*, el núcleo del cigoto se encuentra *dentro* de una masa de vitelo. La segmentación comienza con divisiones mitóticas nucleares que no van acompañadas de citocinesis (fig. 21-12). Estas divisiones mitóticas producen varios cientos de núcleos que primero se diseminan por todo el vitelo y luego migran al extremo externo del embrión. Después de varios ciclos adicionales de mitosis se forma una membrana plasmática alrededor de cada núcleo, y el embrión, que en ese momento es equivalente a una blástula, está compuesto de una sola capa de alrededor de 6 000 células que rodean a una masa de vitelo.

Gastrulación

El proceso morfogenético denominado gastrulación consiste en una redistribución notable de las células de la blástula para formar un embrión trilaminar con un intestino primitivo. Aunque los detalles de la gastrulación son diferentes en los distintos grupos de animales, el proceso depende del mismo mecanismo general en todas las especies: cambios en la motilidad celular, cambios en la forma de las células y cambios en la adhesión celular con otras células y con moléculas de la matriz extracelular. El resultado de la gastrulación es que algunas células presentes en la superficie de la blástula o cerca de ella se trasladan a un sitio más interno y se establecen tres capas. El embrión trilaminar se denomina gástrula. La ubicación de las tres capas en la gástrula permite a las células interactuar entre sí de maneras nuevas.

Las tres capas producidas por la gastrulación son tejidos embrionarios que se denominan colectivamente capas germinales embrionarias. El ectodermo forma la capa externa de la gástrula, el endodermo cubre el tracto digestivo del embrión y el mesodermo ocupa parcialmente el espacio entre las dos capas anteriores. Por último, estas tres capas celulares se transforman en todos los tejidos y los órganos del animal adulto. En esta sección se analizan los eventos que se producen durante la gastrulación en el erizo de mar, la rana y el pollo.

En la **figura 47-11** se ilustra la gastrulación en un embrión de erizo de mar. La blástula de este animal está compuesta por una sola capa de células que rodean a un blastocele central. La gastrulación comienza en el polo vegetal, donde algunas células individuales se separan de la pared de la blástula e ingresan en el blastocele como células migratorias denominadas *células mesenquimáticas*. Las células restantes cerca del polo vegetal se aplanan un poco y forman una *placa vegetal* que se curva hacia adentro por medio de un proceso denominado **invaginación**. Luego, la placa vegetal invaginada sufre una redistribución amplia de sus células, lo que transforma la invaginación hueca en un tubo cie-

Óvulo fecundado Disco de citoplasma 1 Cigoto. La mayor parte del volumen de la célula corresponde al vitelo, con un pequeño disco de citoplasma ubicado en el polo animal. 2 Estadio de cuatro células. Las primeras divisiones celulares son meroblásticas (incompletas). El surco de segmentación se extiende a través del citoplasma pero no en el vitelo. Blastodermo. La gran cantidad de divisiones de segmentación determina el desarrollo del blastodermo, una masa de células que se apoyan en la parte superior de la masa vitelina Corte del blastodermo. Las células del blastodermo están dispuestas en dos capas, el epiblasto y el hipoblasto, que rodean a una cavidad llena de líquido, el blastocele. Blastocele **BLASTODERMO** MASA VITELINA Epiblasto Hipoblasto

Fig. 47-10. Segmentación de un embrión de pollo. Las tres primeras ilustraciones se observan desde arriba del polo animal. La ilustración inferior es un corte del embrión que solo muestra una porción de la masa vitelina. El blastodermo que se forma durante la segmentación es el equivalente en aves de la blástula en las ranas (fig. 47-9).

go más profundo y más angosto, denominado arquenteron o intestino primitivo. El extremo abierto del arquenteron, que se convertirá en el ano, se denomina blastoporo. Se forma una segunda abertura cuando el otro extremo del arquenteron toca la parte interna del ectodermo y las dos capas se fusionan para formar el extremo bucal de lo que, en ese momento, constituye un tubo digestivo rudimentario.

La gastrulación produce un embrión de erizo de mar con un intestino primitivo y tres capas germinales que, por lo general, se ilustran con un código de colores que establece el ectodermo de color azul, el mesodermo de color rojo y el endodermo de color amarillo (fig. 47-11, paso 5). El plan corporal trilaminar es característico de la mayoría de los filos de animales y se estableció en

un momento muy precoz del desarrollo. En el erizo de mar, la gástrula se convierte en una larva ciliada que flota en el agua de la superficie oceánica como plancton, mientras se alimenta de bacterias y algas unicelulares. Después de cierto tiempo, la larva sufre una metamorfosis y se convierte en la forma adulta del erizo de mar, que desarrolla su existencia en el fondo del océano.

En la rana, la gastrulación también produce un embrión trilaminar con un arquenteron. No obstante, la mecánica de la gastrulación es más compleja en la rana debido al gran tamaño de las células cargadas con vitelo presentes en el hemisferio vegetal y porque la pared de la blástula tiene más de una célula de espesor en la mayoría de las especies. La gastrulación comienza en el lado dorsal de la blástula cuando un grupo de células empieza a invaginarse en una línea a lo largo de la región donde se había

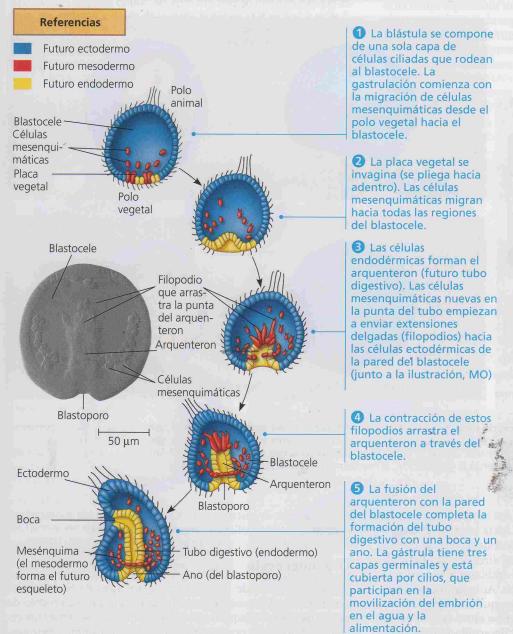
formado la medialuna gris en el cigoto (fig. 47-8). Esta invaginación se convierte en la cara dorsal del blastoporo, denominado labio dorsal (fig. 47-12). El labio del blastoporo se extiende por medio de la extensión de la invaginación hacia ambos lados hasta que los dos extremos del blastoporo se unen en el lado ventral. En ese momento, el blastoporo es un círculo completo.

En todo el blastoporo, las células de los futuros endodermo y mesodermo presentes en la superficie del embrión se desplazan desde el borde del labio hacia el interior del embrión en un proceso que se denomina involución. Una vez dentro del embrión, estas células se alejan del blastoporo y se organizan en capas de endodermo y mesodermo, con el endodermo en el lado interno. Durante este proceso, el blastocele se reduce desplazado por la cavidad del arquenteron que se forma cuando aparece el tubo de

endodermo. Cuando se completa la gastrulación, el labio circular del blastoporo rodea, a un tapón vitelino compuesto por las células externas cargadas de nutrientes; estas células que sobresalen se desplazan hacia dentro cuando la expansión del ectodermo determina el encogimiento adicional del blastoporo. En ese momento, las células restantes en la superficie constituyen el ectodermo, que rodea las capas de mesodermo y endodermo. Al igual que en el erizo de mar, el ano de los anfibios se desarrolla a partir del blastoporo y la boca se constituve más adelante en el extremo opuesto del arquenteron después de que éste se extienda hacia el lado ven-

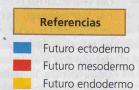
tral, cerca del polo animal.

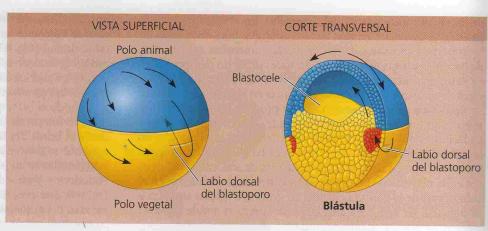
La gastrulación en el pollo es similar a la de la rana porque implica el movimiento de las células desde la superficie del embrión hacia una ubicación interna. Sin embargo, en las aves, el movimiento de las células hacia dentro, característico de la gastrulación, se altera debido a la gran masa de vitelo que presiona contra la parte inferior del embrión. Se debe recordar que la segmentación en el pollo produce un blastodermo compuesto de una capa superior y una inferior -el epiblasto y el hipoblasto- ubicadas en la región superior de la masa vitelina (fig. 47-10). Todas las células que formarán el embrión provienen del epiblasto. Durante la gastrulación, algunas de las células del epiblasto se dirigen a la línea media del blastodermo, se separan de él y se desplazan hacia el interior del vitelo (fig. 47-13). El conjunto de células que se mueven hacia el interior de la línea media del blastodermo produce un engrosamiento denominado estría primitiva, que se extiende a lo largo de lo que se convertirá en el eje anteroposterior del ave. Desde un punto de vista funcional, la estría primitiva es equivalente al labio del blastoporo de la rana, pero las dos estructuras están orientadas de

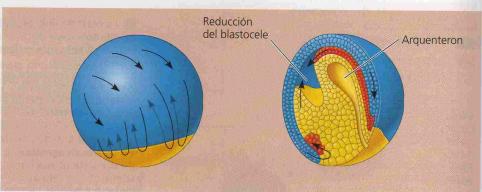


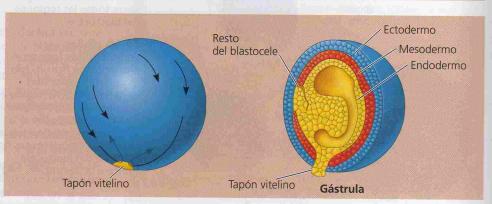
▲ Fig. 47-11. Gastrulación de un embrión de erizo de mar. El movimiento de las células durante la gastrulación forma un embrión con un intestino primitivo y tres capas germinales. Algunas de las células mesenquimáticas (mesodérmicas) que migran hacia dentro (paso 1) luego secretan carbonato de calcio y forman un esqueleto interno simple. Los embriones ilustrados en los pasos 1-3 se ven desde el frente y los ilustrados en 4 y 5 se ven desde el lateral.

- 1 La gastrulación comienza con un pequeño pliegue irregular, el labio dorsal del blastoporo, que aparece en una de las caras de la blástula. El pliegue está formado por células que cambian de forma y ejercen tracción hacia dentro desde la superficie (invaginación). Luego, otras células movilizan el labio dorsal hacia dentro (involución) y se mueven hacia el interior, donde forman el endodermo y el mesodermo. Mientras tanto, las células del polo animal, que representa el futuro ectodermo, cambian de forma y empiezan a diseminarse sobre la superficie externa.
- 2 El labio del blastoporo crece sobre ambas caras del embrión debido a la invaginación de células adicionales. Cuando los dos lados del labio se encuentran, el blastoporo forma un círculo que disminuye de tamaño a medida que el ectodermo desciende sobre la superficie. En la región interna, la involución continua expande el endodermo y el mesodermo y empieza a constituirse el arquenteron; como consecuencia, el blastocele se reduce.
- 3 En un momento tardío de la gastrulación, el arquenteron cubierto de endodermo reemplaza todo el blastocele y las tres capas germinales están en su sitio. El blastoporo circular rodea a un tapón de células llenas de vitelo.









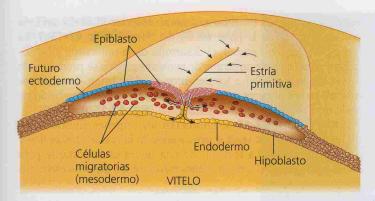
▲ Fig. 47-12. Gastrulación de un embrión de rana. En la blástula de la rana el blastocele se desplaza hacia el polo animal y está rodeado por una pared de varias células de espesor. Los movimientos celulares que desencadena la gastrulación se producen en la cara dorsal de la blástula, donde se encontraba la medialuna gris en el cigoto (fig. 47-8b). Aunque todavía puede observarse cuando comienza la gastrulación, la medialuna gris no se ilustra en esta figura.

forma diferente en los embriones de las dos especies. Algunas de las células del epiblasto que se mueven hacia adentro desplazan las células del hipoblasto y forman el endodermo; otras células del epiblasto se desplazan hacia afuera en dirección al blastocele y forman el mesodermo. Las células del epiblasto que permanecen en la superficie originan el ectodermo. Aunque el hipoblasto no aporta células para el embrión, parece que contribuye directamente a la formación de la estría primitiva antes del comienzo de la gastrulación y es necesario para el desarrollo normal. Luego, las células del hipoblasto se separan del endodermo y, por último, forman porciones de un saco que rodea al vitelo y de un pedículo que conecta la masa vitelina con el embrión.

Pese a las variaciones en la manera en que se forman las tres capas germinales en las distintas especies, una vez que se ubican en sus lugares, la gastrulación está completa. En ese momento se comienzan a desarrollar los órganos del embrión.

Organogénesis

Varias regiones de las tres capas germinales embrionarias se convierten en los esbozos de los órganos durante el proceso de **organogénesis**. Aunque la gastrulación implica movimientos celulares en masa, la organogénesis consiste en cambios morfogenéticos más localizados en el tejido y en la forma de las células. La primera evidencia de formación de órganos corresponde a la aparición de pliegues, hendiduras y agrupaciones densas (condensaciones) de células. Los órganos que comienzan a tomar forma, en primer lugar, en los embriones de las ranas y de otros cor-

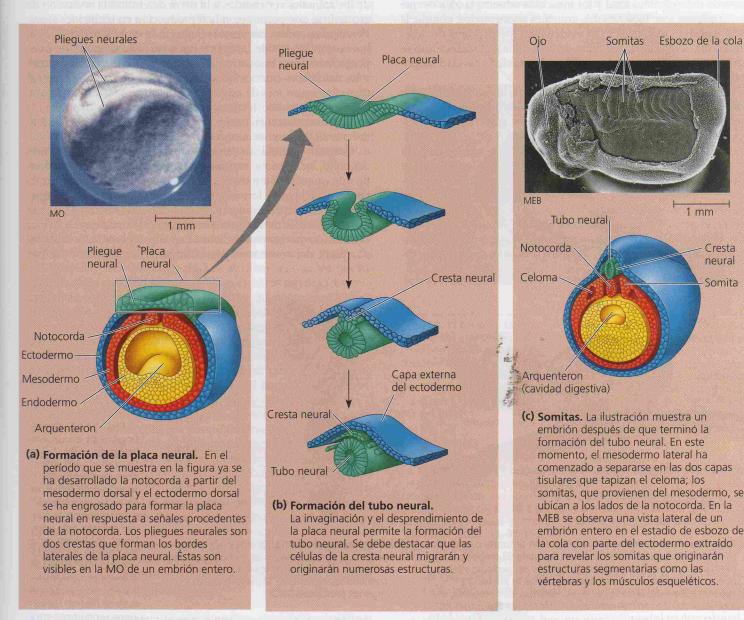


▲ Fig. 47-13. Gastrulación de un embrión de pollo. Durante la gastrulación, algunas células del epiblasto migran (flechas) hacia el interior del embrión a través de la estría primitiva, que se ilustra en la figura en el corte transversal. Algunas de estas células descienden para formar el endodermo, mientras que otras migran hacia los lados para constituir el mesodermo. Las células restantes que quedan en la superficie del embrión al final de la gastrulación se convierten en ectodermo.

dados, son el tubo neural y la notocorda, los característicos cordones esqueléticos de los embriones de todos los cordados.

En la **figura 47-14** se muestran algunos acontecimientos durante el comienzo de la organogénesis en una rana. La **notocorda** se forma a partir del mesodermo dorsal, que se condensa justo encima del arquenteron **(fig. 47-14a)**. Las señales enviadas desde la notocorda hacia el ectodermo suprayacente determinan que esa región del ectodermo se convierta en la placa neural. Poco después, esta placa se invagina y adquiere una forma circular que constituye el **tubo neural**, que se extiende a lo largo del eje anteroposterior del embrión **(fig. 47-14b)**. El tubo neural se transformará en el sistema nervioso central: el cerebro en la cabeza y la médula espinal hacia abajo en el resto del cuerpo. La señalización procedente de la notocorda derivada del mesodermo que llega al ectodermo representa un buen ejemplo de un proceso que suele observarse durante la organogénesis: una capa germinal envía señales a otra para determinar el destino de la segunda.

Hay un proceso que solo se desarrolla en los embriones de los vertebrados y consiste en el desarrollo de una banda de células



▲ Fig. 47-14. Organogénesis temprana en un embrión de rana.

denominada **cresta neural** a lo largo del borde donde se separa el tubo neural del ectodermo. Luego, las células de la cresta neural migran a diversas partes del embrión para formar los nervios periféricos, los dientes, los huesos del cráneo y tantos otros tipos de células diferentes, que algunos investigadores propusieron considerar a estas células como una "cuarta capa germinal".

Otras condensaciones aparecen en las bandas mesodérmicas laterales a la notocorda, que se separan en bloques denominados somitas (fig. 47-14c). Los somitas están dispuestos de forma seriada a ambos lados a lo largo de toda la longitud de la notocorda. Algunas partes de los somitas se disocian en células mesenquimáticas individuales (erráticas), que migran hacia nuevas ubicaciones. La notocorda actúa como núcleo, alrededor del cual, estas células mesodérmicas se reúnen y forman las vértebras. Las partes de la notocorda ubicadas entre las vértebras persisten como las porciones internas de los discos intervertebrales en los adultos (éstos son los discos que pueden "herniarse" y producir dolor de espalda). Las células de los somitas también forman los músculos asociados con el esqueleto axial. Este origen seriado del esqueleto axial y los músculos refuerza la idea de que los cordados son, básicamente, animales segmentados, aunque la segmentación deja de ser tan evidente en los períodos de desarrollo más avanzados. Por fuera de las somitas, el mesodermo se divide en dos capas que forman la cubierta de la cavidad corporal o celoma.

A medida que progresa la organogénesis, la morfogénesis y la diferenciación celular se siguen refinando los órganos que se formaron a partir de las tres capas germinales embrionarias y muchos de los órganos internos proceden de dos de las tres capas. El desarrollo embrionario de la rana conduce al estadio de larva o renacuajo, que sale de la cubierta gelatinosa que protegía al huevo y al embrión en vías de desarrollo. Luego, la metamorfosis de la rana transforma el renacuajo acuático herbívoro en un adulto terrestre carnívoro.

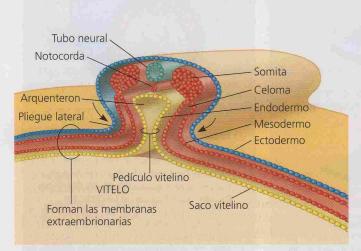
En el pollo, la organogénesis es bastante similar a la de la rana. Después de que se forman las tres capas germinales, los extremos del blastodermo se pliegan hacia abajo y se unen para dividir el embrión en un tubo trilaminar adherido al vitelo desde la porción inferior de la parte media del cuerpo **(fig. 47-15a)**. La formación del tubo neural, el desarrollo de la notocorda y las somitas y otros a contecimientos de la organogénesis se producen de forma bastante similar a los descritos en el embrión de rana. Los esbozos de los órganos principales se evidencian en el embrión de pollo de 2 o 3 días de edad gestacional **(fig. 47-15b)**.

En la **figura 47-16** se enumeran los orígenes embrionarios de los órganos y los tejidos principales de las ranas, los pollos y otros vertebrados. La revisión de esta figura es importante para familiarizarse con el origen embrionario de las diversas estructuras corporales.

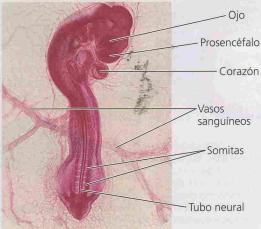
Adaptaciones del desarrollo de los amniotas

Todos los embriones de vertebrados requieren un ambiente acuoso para desarrollarse. En el caso de los peces y los anfibios, el huevo se forma en el mar o en un estanque cercano y no se requiere una envoltura especial llena de agua. El desplazamiento de los animales vertebrados a la tierra determinó la evolución de estructuras que permitieron la reproducción en ambientes secos. Evolucionaron dos estructuras que existen en la actualidad: 1) el huevo con cáscara de las aves y otros reptiles, así como de unos pocos mamíferos (monotremas), y 2) el útero de los marsupiales y los mamíferos euterios (placentarios). Dentro de la cáscara o el útero, los embriones de estos animales están rodeados de líquido adentro de un saco formado por una membrana denominada amnios. En consecuencia, los reptiles (incluso las aves) y los mamíferos se denominan amniotas (véase cap. 34).

Con anterioridad, se comentó que el desarrollo embrionario del pollo, un amniota, era muy similar al de la rana, un vertebrado que carece de amnios. Sin embargo, en el pollo, el desarrollo también incluye la formación de **membranas extraembrionarias**, que se encuentran fuera del embrión. En la figura 47-15a se destaca que solo parte de cada capa germinal contribuye a formar el embrión propiamente dicho. Las capas germinales situadas por fuera del embrión se transforman en el amnios y las tres



(a) Organogénesis temprana. El arquenteron se forma cuando dos pliegues laterales separan el embrión del vitelo. El embrión permanece conectado con el vitelo a través del pedículo vitelino, que, como se ilustra en este corte transversal se encuentra, aproximadamente, en la mitad de su longitud. La notocorda, el tubo neural y los somitas constituyen estructuras similares a las que forman en la rana.



(b) Organogénesis tardía. En este embrión de pollo, que tiene alrededor de 56 horas de vida y 2-3 mm de longitud aproximada, ya se han formado los esbozos de la mayoría de los órganos principales (MO).

Fig. 47-15. Organogénesis en un embrión de pollo. (a) Las tres capas germinales laterales al embrión propiamente dicho originan las membranas extraembrionarias (se comentarán más adelante). (b) Luego, estas membranas reciben la irrigación de vasos sanguíneos provenientes del embrión; en esta figura se ilustran varios vasos sanguíneos importantes.

Fig. 47-16. Derivados de las tres capas germinales embrionarias en vertebrados adultos.

ECTODERMO

- Epidermis de la piel y sus derivados (incluidas glándulas sudoríparas, folículos pilosos)
- Cubierta epitelial de la boca y el recto
- Receptores sensitivos en la epidermis
- Córnea y cristalino del ojo
- Sistema nervioso
- Médula suprarrenal
- Esmalte de los dientes
- Epitelio o glándulas pineal e hipofisaria

MESODERMO

- Notocorda
- Sistema esquelético
- Sistema muscular
- Capa muscular del estómago, el intestino, etc.
- Sistema excretor
- Sistemas circulatorio y linfático
- Sistema reproductor (excepto las células germinales)
- Dermis de la piel
- Cubierta de las cavidades corporales
- Corteza suprarrenal

ENDODERMO

- Cubierta epitelial del tracto digestivo
- Cubierta epitelial del aparato respiratorio
- Cubierta de la uretra, la vejiga y el aparato reproductor
- Hígado
- Páncreas
- Timo
- Glándulas tiroides y paratiroides

membranas restantes (saco vitelino, corion y alantoides). Estas cuatro membranas extraembrionarias proporcionan un "sistema de soporte vital" para el desarrollo futuro del embrión dentro del huevo con cáscara o el útero del amniota. Cada membrana es una lámina de células provenientes de dos capas germinales. En la figura 47-17 se revisan las localizaciones y las funciones de estas membranas en las aves y otros reptiles.

Las membranas extraembrionarias de los mamíferos se describirán a continuación, cuando se comente el desarrollo inicial de los embriones de los mamíferos. La formación de la placenta, una estructura exclusiva de los marsupiales y los mamíferos euterios, es una parte importante de este proceso.

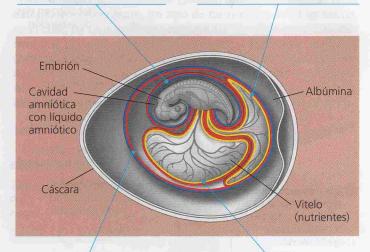
Desarrollo de los mamíferos

En la mayoría de las especies de mamíferos, la fecundación se produce en el oviducto y los estadios iniciales del desarrollo se llevan a cabo mientras el embrión completa su viaje a través del oviducto hacia el útero (fig. 46-15). A diferencia de los huevos grandes ricos en vitelo propios de las aves, otros reptiles y los monotremas, los huevos de la mayoría de los mamíferos son bastante pequeños y almacenan una cantidad escasa de reservas alimenticias. Como comentamos antes, no se ha demostrado que los óvulos y los cigotos de los mamíferos presenten una polaridad evidente en relación con los contenidos del citoplasma y la segmentación del cigoto, que carece de vitelo, es holoblástica. Sin embargo, la gastrulación y la organogénesis inicial de los mamíferos respeta un patrón similar al de las aves y otros reptiles (recuerde que en el capítulo 34 comentamos que los mamíferos descienden de un ancestro reptil que existió durante la era Mesozoica).

En los mamíferos, la segmentación inicial es relativamente lenta. En el caso de los seres humanos, la primera división se completa unas 36 horas después de la fecundación; la segunda división después de 60 horas y la tercera, aproximadamente, 72 horas más tarde. Los blastómeros tienen todos el mismo tamaño. Durante el estadio de ocho células, los blastómeros se adhieren entre sí de manera compacta, lo que determina que la superficie externa del embrión adquiera un aspecto regular. En la figura 47-18 se ilustra el desarrollo del embrión humano a partir de 7 días después de la fecundación (véanse los números de referencia en la figura).

1 Cuando se completa la segmentación, el embrión tiene más de 100 células dispuestas alrededor de una cavidad central y

Amnios. El amnios protege al embrión en una cavidad llena de líquido que evita la deshidratación y amortigua los traumatismos mecánicos. Alantoides. El alantoides funciona como receptor de determinados desperdicios metabólicos producidos por el embrión. La membrana del alantoides también funciona junto al corion como órgano respiratorio.

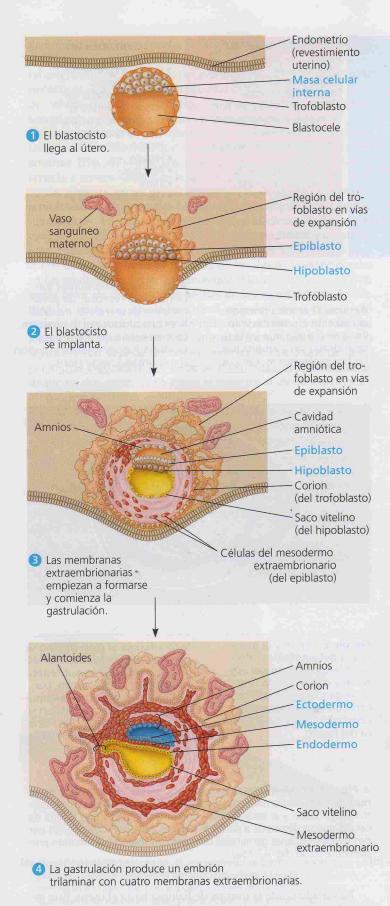


Corion. El corion y Ja membrana del alantoides intercambian gases entreel embrión y el aire que lo odea. El oxígeno y el dióxido de carbono se difunden con libertad a través de la cáscara del huevo.

Saco vitelino. El saco vitelino se expande sobre el vitelo, que es una acumulación de nutrientes almacenados en el huevo. Los vasos sanguíneos en la membrana del saco vitelino transportan nutrientes desde el vitelo hacia el embrión. Otros nutrientes se almacenan en la albúmina ("la clara del huevo").

▲ Fig. 47-17. Membranas extraembrionarias de las aves y otros reptiles. Hay cuatro membranas extraembrionarias: el amnios, el alantoides, el corion y el saco vitelino. Cada membrana es una lámina de células que se desarrolla a partir de láminas epiteliales compuestas por dos de las tres capas germinales externas con respecto al embrión propiamente dicho (fig. 47-15a).

ha viajado desde la trompa de Falopio hasta el útero. Este estadio embrionario, denominado blastocisto, es la versión de la blástula en los mamíferos. En uno de los extremos de la cavidad del blastocisto hay un grupo de células denominado masa celular interna, que luego se convierte en el embrión



▲ Fig. 47-18. Los cuatro estadios del desarrollo embrionario temprano del ser humano. El epiblasto origina las tres capas germinales, que forman el embrión propiamente dicho. Véase el texto para obtener una descripción de cada estadio.

propiamente dicho y forma o contribuye a formar todas las membranas extraembrionarias.

El trofoblasto, que es el epitelio externo del blastocisto, inicia la implantación mediante la secreción de enzimas que degradan moléculas del endometrio, la capa interna del útero. Esto permite que el blastocisto invada el endometrio. A medida que el trofoblasto se engrosa a causa de las divisiones celulares, extiende proyecciones digitiformes en el tejido materno cercano rico en vasos sanguíneos. La invasión ejercida por el trofoblasto produce la erosión de capilares endometriales, lo que determina la salida de la sangre que irriga los tejidos endometriales. Alrededor del período de la implantación, la masa celular interna del blastocisto forma un disco plano con una capa superior de células, el epiblasto, y una capa inferior, el hipoblasto, que son homólogas al epiblasto y al hipoblasto de las aves (fig. 47-10, paso 3). Al igual que en las aves, el embrión humano se desarrolla casi por completo a partir de las células del epiblasto.

3 Úna vez finalizada la implantación comienza la gastrulación. Las células se desplazan desde el epiblasto hacia adentro a través de una estría primitiva para formar el mesodermo y el endodermo de la misma manera que en el pollo. Al mismo tiempo, se comienzan a formar las membranas extraembrionarias. El trofoblasto sigue expandiéndose dentro del endometrio. El trofoblasto invasor, que está formado por células mesodérmicas provenientes del epiblasto, y el tejido endometrial adyacente contribuyen a la formación de la placenta

(fig. 46-16).

4 Al final de la gastrulación se han formado las capas germinales embrionarias. En este momento, el embrión trilaminar está rodeado por el mesodermo extraembrionario proliferativo y las cuatro membranas extraembrionarias.

Las membranas extraembrionarias de los mamíferos son homólogas a las de las aves y otros reptiles y se desarrollan de forma similar. El corion, que rodea por completo al embrión y a las demás membranas extraembrionarias, participa en el intercambio de gases. El amnios rodea al embrión en una cavidad amniótica protectora llena de líquido (el líquido procedente de esta cavidad es el "agua" que se expulsa a través de la vagina de la madre cuando el amnios se rompe justo antes del parto). Debajo del embrión propiamente dicho en vías de desarrollo, el saco vitelino rodea otra cavidad llena de líquido. Aunque esta cavidad no contiene vitelo, la membrana que la rodea recibe el mismo nombre que la estructura homóloga en las aves y otros reptiles. La membrana del saco vitelino de los mamíferos es donde se forman las células de la sangre en un momento precoz del desarrollo, que luego migran hacia el embrión. La cuarta membrana extraembrionaria, el alantoides, está incorporado en el cordón umbilical. En esta parte forma los vasos sanguíneos que transportan oxígeno y nutrientes desde la placenta hacia el embrión y eliminan el dióxido de carbono y los desechos nitrogenados del embrión. Esto implica que las membranas extraembrionarias de los huevos con cáscara, donde los embriones se nutren a partir del vitelo, se conservaron cuando los mamíferos evolucionaron a partir de los reptiles, pero con algunas modificaciones adaptadas al desarrollo dentro del tracto reproductor de la madre.

Después de que se complete la gastrulación se forma la notocorda, el tubo neural y los somitas, que representan los primeros acontecimientos de la organogénesis. Al final del primer trimestre del desarrollo humano se desarrollan los esbozos de todos los órganos principales a partir de las tres capas germinales

Evaluación de conceptos

- 1. Explique lo que pasaría si se inyecta Ca²⁺ en un óvulo de erizo de mar no fecundado.
- 2. Un cigoto de una rana y una blástula de una rana tienen casi el mismo tamaño. Explique esta observación.
- 3. Aunque la gastrulación tiene un aspecto diferente en los embriones de erizo de mar, la rana y el pollo, ¿cuál es el resultado en común que revela este proceso en todos estos animales?
- 4. Compare los movimientos celulares durante la gastrulación y la organogénesis en los animales.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 47-2

La morfogénesis en los animales conlleva cambios específicos en la forma, la posición y la adhesión celular

Como ya se han explicado los acontecimientos principales del desarrollo embrionario en los animales, se abordarán los mecanismos celulares y moleculares que permiten su producción. Aunque a los biólogos les falta mucho para comprender totalmente estos mecanismos, se han establecido varios principios clave que son el fundamento del desarrollo en todos los animales.

La morfogénesis es un aspecto esencial del desarrollo tanto en los animales como en las plantas, pero solo en los animales implica el *movimiento* de células. La movilización de las partes de una célula puede ocasionar cambios en la forma celular o permitir que una célula migre de un sitio a otro dentro del embrión. En la segmentación, la gastrulación y la organogénesis se destacan cambios tanto en la forma como en la posición de las células. En esta sección se considerarán algunos de los componentes celulares que contribuyen al desarrollo de estos acontecimientos.

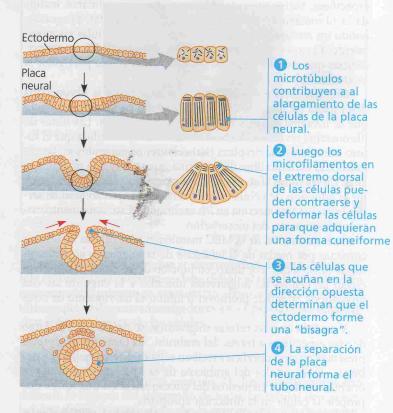
Citoesqueleto, motilidad celular y extensión convergente

Los cambios en la forma de una célula consisten en la reorganización del citoesqueleto (cuadro 6-1). Se debe considerar, por ejemplo, la manera en que las células de la placa neural se convierten en el tubo neural **(fig. 47-19)**. En primer lugar, los microtúbulos orientados paralelos al eje dorsoventral del embrión parecen contribuir a la elongación de las células en esa dirección. En el extremo dorsal de cada célula hay un grupo paralelo de filamentos de actina orientados de forma cruzada. Éstos se contraen, lo que le da a las células una forma de cuña que determina que la capa ectodérmica se invagine. Se producen cambios similares en la forma de las células durante otras invaginaciones y evaginaciones de las capas tisulares durante el desarrollo.

El citoesqueleto también maneja la migración celular, que es el movimiento activo de las células desde un sitio hacia otro en los animales en vías de desarrollo. Las células "se desplazan" dentro del embrión y, para ello, emplean las fibras del citoesqueleto para extender y retraer las prolongaciones celulares. Este tipo de motilidad es similar al movimiento ameboide descrito en la figura 6-27b, pero, a diferencia de los seudópodos gruesos de las células ameboides, las prolongaciones celulares de las células embrionarias migratorias suelen corresponder a láminas planas (lamelipodios) o espigas (filopodios).

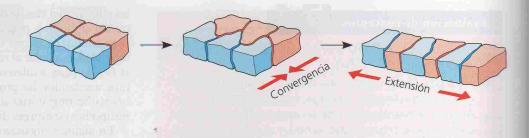
En algunos organismos, la invaginación se inicia durante la gastrulación por medio del acuñamiento de las células sobre la superficie de la blástula, pero el movimiento de las células embrionarias más profundas requiere la extensión de los filopodios de las células en el extremo conductor del tejido que migra. Las células que atraviesan primero el blastoporo y ascienden a lo largo de la cara interna de la pared del blastocele arrastran a otras células detrás de ellas, lo que ayuda al movimiento directo de toda la lámina de células desde la superficie del embrión hacia sitios adecuados del blastocele. Luego, la lámina invaginada forma el endodermo y el mesodermo del embrión (fig. 47-12). También hay muchas situaciones en las que las células migran de forma individual, como cuando las células de un somita o la cresta neural se dispersan hacia diversas partes del embrión.

El "desplazamiento" celular también está comprometido en la **extensión convergente**, un tipo de movimiento morfogenético, en el cual, las células de una capa tisular se redistribuyen de manera que la lámina disminuye su espesor (converge) y se elonga (extiende) **(fig. 47-20)**. Cuando muchas células forman una cuña entre ellas, el tejido puede extenderse notablemente. La extensión convergente es importante para el desarrollo embrionario inicial. Por ejemplo, este proceso se produce en los embriones de



▲ Fig. 47-19. Cambio en la forma celular durante la morfogénesis. La reorganización del citoesqueleto se asocia con cambios morfogenéticos en los tejidos embrionarios, como se ilustra en la figura en relación con la formación del tubo neural en los vertebrados.

▶ Fig. 47-20. Extensión convergente de una lámina de células. En este diagrama simplificado, los cambios en la forma y la posición de las células producen el estrechamiento y el alargamiento de la capa de células. Se cree que existen señales moleculares que determinan que las células se alarguen en una dirección específica y que se arrastren unas contra las otras (convergencia), lo que produce la extensión de la lámina de células en sentido perpendicular.



erizo cuando el arquenteron se alarga y durante la involución de la gástrula de la rana. En el último caso, la extensión convergente explica el cambio de la forma de la gástrula esférica que se transforma en el embrión de rana en forma de submarino que se puede observar en la figura 47-14c.

Papeles de la matriz extracelular y de las moléculas de adhesión celular

Los científicos están cerca de comprender las vías de señalización que desencadenan y guían el movimiento de las células. El proceso parece afectar a la matriz extracelular (MEC), que es la mezcla de glucoproteínas secretadas que se encuentran fuera de las membranas plasmáticas de las células (fig. 6-29). Se sabe que la MEC ayuda a guiar a las células en muchos tipos de movimientos morfogenéticos. Las fibras de la MEC pueden funcionar como vías que dirigen a las células migratorias a lo largo de rutas específicas. Varios tipos de glucoproteínas extracelulares, incluida la fibronectina, promueven la migración celular, proporcionando un anclaje molecular específico para las células en movimiento. El experimento ilustrado en la **figura 47-21** aporta evidencias que indican esta función de la fibronectina para guiar la migración celular.

También existen evidencias que sugieren que la fibronectina desempeña un papel similar en el extremo conductor del tejido que se invagina durante la gastrulación de la rana. Las fibras de fibronectina revisten el techo del blastocele y, a medida que el futuro mesodermo se desplaza hacia el interior del embrión, las células en el extremo libre de la lámina que se invagina migran a lo largo de las fibras (fig. 47-12). Los investigadores pueden impedir la adhesión de células a la fibronectina inyectando anticuerpos contra la fibronectina en los embriones. Este tratamiento evita la invaginación del mesodermo.

Otras sustancias de la MEC mantienen a las células en las vías correctas por medio de la *inhibición* de la migración en determinadas direcciones. Por tanto, en función de las sustancias que secretan las células no migratorias ubicadas a lo largo de las vías migratorias, se puede promover o inhibir el movimiento de otras células.

A medida que las células migratorias se desplazan a lo largo de vías específicas a través del embrión, las proteínas receptoras presentes en sus superficies reciben señales direccionales del ambiente. Estas señales del ambiente de la MEC pueden dirigir la orientación de los elementos del citoesqueleto en una forma que propele la célula en la dirección apropiada.

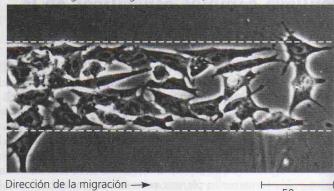
Las glucoproteínas denominadas moléculas de adhesión celular (CAM) se ubican en las superficies de las células y se unen a CAM sobre otras células, también contribuyen a su migración y a estabilizar la estructura de los tejidos. Las CAM pueden pre-

Figura 47-21

Investigación: ¿La fibronectina promueve la migración celular?

EXPERIMENTO Los investigadores colocaron una banda de fibronectina sobre una subcapa artificial. Después de colocar las células migratorias de la cresta neural en un extremo de la banda, los investigadores observaron el movimiento de las células con microscopio óptico.

En esta microfotografía las líneas punteadas indican los bordes de la capa de fibronectina. Se debe señalar que las células migran a lo largo de la banda, no fuera de ella.



CONCLUSIÓN La fibronectina ayuda a promover la migración celular, posiblemente, a través del aporte de un sitio de anclaje para las células migratorias.

50 µm

sentar concentraciones o identidades químicas variables y estas diferencias ayudan a regular los movimientos morfogenéticos y la estructura de los tejidos.

Una molécula importante de adhesión intercelular es la cadherina, que requiere iones calcio para funcionar adecuadamente. Hay muchas cadherinas diferentes y el gen para cada cadherina se expresa en sitios específicos en momentos determinados durante el desarrollo embrionario. Los investigadores han demostrado de manera elocuente la importancia de una cadherina específica para la formación de la blástula de la rana (fig. 47-22). Las cadherinas también participan en la unión estrecha de las células de los embriones de mamíferos que se produce en primer lugar en el estadio de ocho células cuando comienza la producción de cadherina.

Como se comentó antes, el comportamiento de las células y los mecanismos moleculares contribuyen a la morfogénesis del embrión. Los mismos procesos celulares y genéticos básicos garantizan que los diversos tipos de células finalicen en los sitios apropiados para cada embrión.

- Evaluación de conceptos
- 1. Durante la formación del tubo neural, las células cuboides se transforman en células cuneiformes. Describa las funciones de los microtúbulos y los microfilamentos en este proceso.
- 2. En el embrión de rana se considera que la extensión convergente alarga la notocorda a lo largo del eje anteroposterior. ¿Cómo funciona este proceso morfogenético?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 47-2

El destino de las células en vías de desarrollo depende de su historia y de señales inductoras

Junto con los cambios morfogenéticos que le proporcionan a un animal y a sus partes sus formas características, el desarrollo también requiere la diferenciación oportuna de muchos tipos de células en localizaciones específicas. Dos principios generales integran nuestros conocimientos actuales sobre los mecanismos genéticos y celulares que explican la diferenciación durante el desarrollo embrionario.

En primer lugar, durante las divisiones iniciales de la segmentación, las células embrionarias deben diferenciarse de alguna manera de las demás células. En muchas especies de animales, las diferencias iniciales entre las células determinan una distribución heterogénea de los determinantes citoplasmáticos en el óvulo no fecundado. Cuando el citoplasma heterogéneo de un óvulo polarizado se divide, la segmentación segrega distintos tipos de mRNA, proteínas y otras moléculas hacia blastómeros en un tipo de división celular asimétrica (fig. 21-11a). Las diferencias resultantes en la composición citoplasmática de las células contribuyen a especificar los ejes corporales e influyen sobre la expresión de los genes que afectan al destino del desarrollo del organismo. En los amniotas, las diferencias ambientales locales desempeñan el papel principal en el establecimiento de las diferencias tempranas entre las células embrionarias. Por ejemplo, las células de la masa celular interna se ubican en el interior del embrión humano recién formado, mientras que las células trofoblásticas se encuentran en la superficie externa del blastocisto. Los distintos ambientes a los que se exponen estos dos grupos de células parecen determinar destinos muy diferentes.

En segundo lugar, una vez que se establecen las asimetrías celulares iniciales, las interacciones posteriores entre las células embrionarias determinan su destino, por lo general, por medio de la inducción de cambios en la expresión de los genes. Este mecanismo, denominado inducción, produce la diferenciación de muchos tipos de células especializadas que constituyen un animal nuevo. La inducción puede estar mediada por señales químicas difusibles o, si las células contactan unas con las otras, por interacciones entre las superficies celulares.

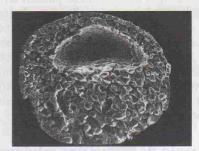
Es importante recordar estos dos principios para estudiar los mecanismos moleculares y celulares de la diferenciación y el patrón de formación durante el desarrollo embrionario de las especies que se comentan en este capítulo. Para responder a las pre-

Figura 47-22

Investigación: ¿La cadherina es necesaria para el desarrollo de la blástula?

EXPERIMENTO Los investigadores inyectaron ácido nucleico complementario con el mRNA que codificaba para una cadherina denominada cadherina EP en óvulos de rana. Este ácido nucleico "antisentido" produce la destrucción del mRNA que codifica para la cadherina EP normal, de manera que no se sintetiza este tipo de cadherina. Luego se agregaron espermatozoides de rana en el recipiente con óvulos control (no inyectados) y en el que contenía los óvulos experimentales (inyectados). Los embriones de los grupos control y experimental se observaron en un microscopio óptico.

Como se observa en estas microfotografías, los óvulos control fecundados se convirtieron en blástulas normales, pero los óvulos experimentales fecundados no lo hicieron. En la ausencia de cadherina EP, el blastocele no se formó de manera apropiada y las células adquirieron una estructura desorganizada.



Embrión control



Embrión experimental

La formación apropiada de la blástula en la rana requiere cadherina EP

guntas sobre la forma en que se determina el destino de una célula embrionaria temprana se debe definir el término destino. En consecuencia, primero se examinarán algunos experimentos históricos que realizaron investigadores en el pasado con información sobre el destino de las células.

Mapa de destino

Como se comentó en el capítulo 21, los investigadores han definido la historia del desarrollo de todas las células de Caenorhabditis elegans, comenzando con la primera división de segmentación del cigoto (fig. 21-15). Aunque todavía no ha sido posible determinar una estirpe celular tan completa en otro animal, desde hace varios años, los biólogos han desarrollado diagramas territoriales generales del desarrollo embrionario, denominados mapas de destino.

En los estudios clásicos que se realizaron durante la década de 1920, el embriólogo alemán W. Vogt estableció mapas de destino de distintas regiones de embriones tempranos de anfibios. Los resultados de Vogt fueron unos de los primeros que indicaron que se podía rastrear la estirpe celular que constituía las tres capas germinales producidas por la gastrulación en la blástula antes del inicio de este proceso (fig. 47-23a). Luego, los investigadores desarrollaron técnicas más sofisticadas que les permitieron marcar un blastómero individual durante la segmentación y después seguir el marcador durante su distribución en todos los descendientes mitóticos de esa célula (fig. 47-23b).

Los biólogos especialistas en desarrollo combinaron el estudio de los mapas de destino con la manipulación experimental de las partes del embrión para evaluar si se puede cambiar el destino de las células por medio de su desplazamiento hacia otra parte del embrión. Este análisis estableció dos conclusiones importantes. En primer lugar, en la mayoría de los animales, algunos tejidos específicos del embrión más avanzado pueden atribuirse a ciertas "células fundadoras" tempranas. En segundo lugar, a medida que avanza el desarrollo, el *potencial de desarrollo* de una célula –el conjunto de estructuras que puede originar– se limita (véase el comentario sobre determinación del destino celular en cap. 21, pp. 418-420). En función del mapa de destino del embrión normal, los investigadores pueden examinar la manera en que se altera la diferenciación celular en situaciones experimentales o en embriones mutantes.

Establecimiento de asimetrías celulares

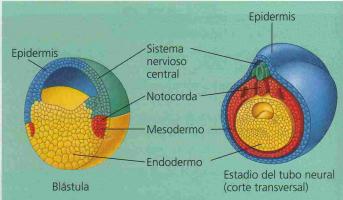
Para comprender a nivel molecular cómo se determina el destino de las células embrionarias es útil considerar en primer lugar la manera en que se establecen los ejes básicos del embrión. Con frecuencia, esto puede retrotraerse a un suceso específico durante el desarrollo inicial que define una asimetría celular determinada y, de esta manera, se comienza a definir el plan corporal.

Ejes del plan corporal básico

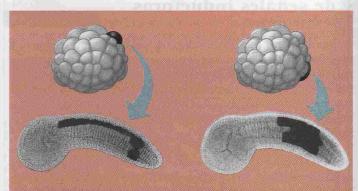
Como se comentó antes, un animal con simetría bilateral tiene un eje anteroposterior, un eje dorsoventral y lados derecho e izquierdo (fig. 47-8a). El establecimiento de este plan corporal básico es el primer paso en la morfogénesis y es un prerrequisito para el desarrollo de los tejidos y los órganos.

En los vertebrados no amnióticos, las instrucciones básicas para el establecimiento de los ejes corporales se definen en un momento inicial de la ovogénesis o la fecundación. Por ejemplo, en muchas ranas, la ubicación de la melanina y el vitelo en el óvulo no fecundado define la localización de los hemisferios animal y vegetal, respectivamente. El eje animal-vegetal determina de manera indirecta el eje corporal anteroposterior. Después, la fecundación desencadena la rotación cortical, que establece el eje dorsoventral y, al mismo tiempo, determina la formación de la medialuna gris, cuya posición señala el lado dorsal (fig. 47-8b). Una vez establecidos los dos ejes, el tercero (en este caso, derecha-izquierda) se especifica por omisión (por supuesto, luego existen mecanismos moleculares específicos que producen el patrón asociado con ese eje).

En los amniotas, los ejes corporales no terminan de establecerse hasta un período más avanzado. En los pollos, la gravedad parece participar en el establecimiento del eje anteroposterior mientras el huevo desciende por el oviducto de la gallina antes de ser puesto. Luego, las diferencias de pH entre las dos caras de



(a) Mapa de destino de un embrión de rana. Los destinos de los grupos de células en la blástula de una rana (izquierda) se determinaron, en parte, al señalar las diferentes regiones de la superficie de la blástula con colorantes no tóxicos de diversos colores. Los embriones se cortaron en estadios más avanzados del desarrollo, como en el estadio de tubo neural ilustrado a la derecha, y se determinaron las ubicaciones de las células coloreadas



(b) Análisis de la estirpe celular en un tunicado. Para el análisis de la estirpe se inyectó un colorante en una célula individual durante la segmentación, como se indica en las ilustraciones de embriones de 64 células de un tunicado, un cordado invertebrado. Las regiones oscuras en las microfotografías ópticas de las larvas corresponden a las células que se desarrollaron a partir de los dos blastómeros diferentes que se muestran en la figura.

▲ Fig. 47-23. Mapa de destino de dos cordados.

las células del blastodermo establecen el eje dorsoventral (fig. 47-10). Si el pH se invierte de manera artificial por encima y por debajo del blastodermo, la parte de delante de la clara del huevo se convierte en el vientre (cara ventral) y la del vitelo se transforma en el dorso (cara dorsal), en contra de sus destinos normales. En los mamíferos no se evidencia ninguna polaridad hasta después de la segmentación, aunque la investigación reciente sugiere que la orientación de los núcleos del óvulo y del espermatozoide antes de su fusión desempeña un papel en la determinación de los ejes.

Limitación de la potencia celular

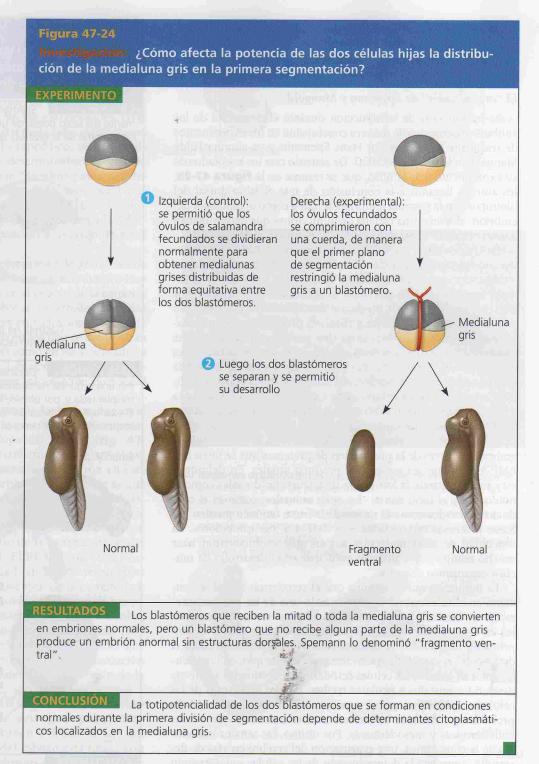
En muchas especies que tienen determinantes citoplasmáticos, solo el cigoto es **totipotencial**; es decir, capaz de desarrollarse en todos los tipos de células halladas en el adulto. En estos organismos, la primera segmentación es asimétrica y los dos blastómeros reciben distintos determinantes citoplasmáticos. Sin em-

bargo, incluso en las especies que tienen determinantes citoplasmáticos, la primera segmentación puede producirse a lo largo de un eje que produce dos blastómeros idénticos, que tendrán un potencial de desarrollo idéntico. Esto es lo que sucede en los anfibios, por ejemplo, como demostró el zoólogo alemán Hans Spemann en 1938 por medio de un experimento (fig. 47-24). En consecuencia, el destino de las células embrionarias no solo puede alterarse en función de la distribución de los determinantes citoplasmáticos, sino también debido a la forma en que el patrón de segmentación característico del cigoto afecta a su distribución.

A diferencia de muchos otros animales, las células de los embriones de mamíferos conservan su totipotencialidad hasta el estadio de 16 células, cuando se distribuyen para convertirse en precursores del trofoblasto y la masa celular interna del blastocisto. En ese momento, sus distintas ubicaciones determinan su destino. Los blastómeros tempranos de los mamíferos parecen recibir cantidades equivalentes de componentes citoplasmáticos procedentes del óvulo. En realidad, hasta el estadio de 8 células, los blastómeros de los embriones de todos los mamíferos son parecidos y cada uno puede formar un embrión completo si se aísla del resto.

Independientemente de la manera en que las células embrionarias tempranas similares o diferentes se encuentran en una especie determinada, la limitación progresiva de la potencia es una característica general del desarrollo en todos los animales. En ciertas especies, las células de la gástrula temprana conservan la capacidad de originar más de una clase de célula, aunque perdieron su totipotencialidad. Cuando se aísla, el ectodermo dorsal de la gástrula temprana de un anfibio se conviertirá en una placa neural por encima de la notocorda. Si el ectodermo dorsal se susti-

tuye experimentalmente por ectodermo proveniente de otra ubicación de la misma gástrula, el tejido trasplantado se transforma en una placa neural. No obstante, si se realiza el mismo experimento en una gástrula en un estadio tardío, el ectodermo trasplantado no responderá a las influencias de su nueva ubicación y no forma una placa neural. En general, el destino de las células específico de cada tejido está predeterminado en una gástrula tardía. Incluso aunque se manipulen en forma experimental, estas células suelen originar los mismos tipos de estructuras que en los embriones normales, lo que indica que su destino ya está sellado.



Determinación del destino celular y patrón de formación dependiente de señales inductoras

Después de que la división celular del embrión crea células que difieren unas de otras, estas mismas células comienzan a influir sobre el destino de las demás por el proceso de inducción. A nivel molecular, el efecto de la inducción –esto es, la respuesta a una señal inductora– suele ser la activación de un conjunto de genes que determinan la diferenciación de las células receptoras en un tejido específico. Con anterioridad se señaló la función de la inducción en el desarrollo de la vulva del nematodo

C. elegans (fig. 21-16b). En esta sección se examinarán dos ejemplos adicionales sobre inducción, un proceso esencial para el desarrollo de muchos tejidos en la mayoría de los animales.

El "organizador" de Spemann y Mangold

La importancia de la inducción durante el desarrollo de los anfibios se demostró de manera concluyente en los experimentos de trasplante realizados por Hans Spemann y su alumna Hilde Mangold en la década de 1920. De acuerdo con los resultados de su experimento más famoso, que se resume en la **figura 47-25**, los autores llegaron a la conclusión de que el labio dorsal del blastoporo en la gástrula temprana actuaba como organizador del embrión, al iniciar una cadena de inducciones que determinaban la formación de la notocorda, el tubo neural y otros órganos.

En la actualidad, los biólogos especialistas en desarrollo trabajan con intensidad para identificar la base molecular de la inducción producida por el organizador de Spemann (también denominado organizador de la gástrula o simplemente organizador). Los estudios que evaluaban un factor de crecimiento denominado proteína morfogenética ósea 4 (BMP-4) proporcionaron una clave importante sobre este tema (las proteínas morfogenéticas óseas, una familia de proteínas relacionadas con varias funciones del desarrollo, derivan sus nombres de miembros de la familia importantes para la formación del hueso). La BMP-4 de los anfibios soló es activa en células de la cara ventral de la gástrula lo que las induce a ingresar en la vía hacia la formación de estructuras ventrales. Una función importante de las células del organizador parece ser la inactivación de BMP-4 en la cara dorsal del embrión, a través de la producción de proteínas que se unen con BMP-4 para que sea incapaz de producir señales. En definitiva, esta acción permite la formación de estructuras dorsales como la notocorda y el tubo neural. En otros animales, como es el caso de invertebrados como la mosca de la fruta, también pueden hallarse proteínas relacionadas con BMP-4 y sus inhibidores. La ubicuidad de estas moléculas sugiere que evolucionaron hace mucho tiempo y que podrían participar en el desarrollo de muchos organismos distintos.

La inducción que determina que el ectodermo dorsal se convierta en el tubo neural representa solo una de las muchas interacciones intercelulares que transforman las tres capas germinales en sistemas de órganos. Muchas inducciones parecen comprometer una secuencia de pasos inductores que determinan el destino de las células progresivamente. Por ejemplo, en la gástrula tardía de la rana, las células ectodérmicas destinadas a convertirse en los cristalinos oculares reciben señales inductoras de las células ectodérmicas que se transformarán en la placa neural. Es probable que también se reciban señales inductoras de células endodérmicas y mesodérmicas. Por último, las señales inductoras de la copa óptica, una evaginación del cerebro en vías de desarrollo, completa la determinación de las células que formarán el cristalino.

Formación de la extremidad en los vertebrados

La acción del organizador de la gástrula es un ejemplo clásico de la inducción y se pudo observar que este organizador dirige a las células para llevarlas hacia sus destinos en ubicaciones apropiadas en relación con otras células. Por tanto, las señales inductoras cumplen una función importante en el **patrón de formación**; es decir, el desarrollo de la organización espacial de un animal, la disposición de los órganos y los tejidos en sus localizaciones características en el espacio tridimensional. Los factores mo-

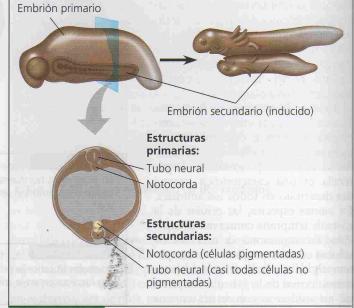
Figura 47-25

Investigacióne ¿El labio dorsal del blastoporo puede inducir células en otra parte del embrión del anfibio a que modifiquen su destino en el desarrollo?

EXPERIMENTO Spemann y Mangold trasplantaron un fragmento del labio dorsal de una gástrula pigmentada de tritón en la cara ventral de la gástrula temprana de un tritón no pigmentado.



mó una segunda notocorda y un segundo tubo neural en la región trasplantada y, por último, la mayor parte de un segundo embrión. El examen del interior del embrión doble reveló que las estructuras secundarias se formaron en parte a partir de tejido del huésped.



conclusión

El labio dorsal trasplantado fue capaz de inducir a las células en una región diferente del receptor para que formara estructuras distintas a las que correspondían de acuerdo con su destino normal. De hecho, el labio dorsal "organizó" el desarrollo de un embrión completo.

leculares que controlan el patrón de formación, denominados información posicional, le dicen a una célula dónde se encuentra con respecto a los ejes del animal y ayudan a determinar la manera en que la célula y sus descendientes responderán ante las señales moleculares que se presenten en el futuro.

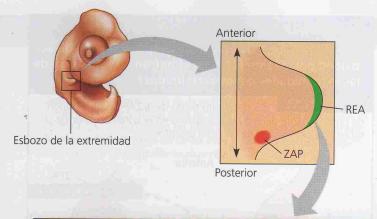
En el capítulo 21 se describió el patrón de formación en el desarrollo de los segmentos corporales de Drosophila. Para comprender el patrón de formación en los vertebrados, un sistema modelo clásico es el del desarrollo de la extremidad en el pollo. Las alas y las patas de los pollos, al igual que todas las extremidades de los vertebrados, empiezan como protuberancias tisulares denominadas esbozos de las extremidades (fig. 47-26a). Cada componente de la extremidad del pollo, como por ejemplo un hueso o un músculo específico, se desarrolla en una ubicación y una orientación determinadas en relación con tres ejes: el eje proximodistal (eje "hombro-punta del dedo"), el eje anteroposterior (eje "pulgar-dedo meñique") y el eje dorsoventral (eje "nudillo-palma"). Las células embrionarias dentro del esbozo de una extremidad responden a la información posicional que indica la ubicación a lo largo de estos tres ejes (fig. 47-26b).

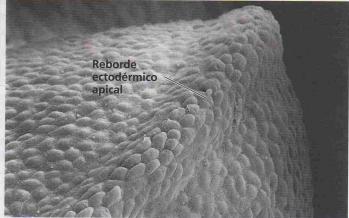
El esbozo de una extremidad está compuesto de un núcleo de tejido mesodérmico cubierto por una capa de ectodermo. Hay dos regiones organizadoras esenciales en el esbozo de la extremidad que ejercen efectos profundos sobre su desarrollo. Estas dos regiones organizadoras están presentes en todos los esbozos de las extremidades de vertebrados, tanto en los que se convertirán en miembros anteriores (alas o brazos) como en los destinados a convertirse en miembros posteriores. Las células de estas regiones secretan proteínas que proporcionan información posicional importante a las otras células del esbozo.

Una región organizadora del esbozo de la extremidad es el reborde ectodérmico apical (REA), que es un área engrosada de ectodermo presente en la punta del esbozo (fig. 47-26a). El REA es necesario para el crecimiento de la extremidad en el eje proximodistal y para el desarrollo del patrón en este eje. Las células del REA producen varias señales, proteicas que pertenecen a la familia de factores de crecimiento de fibroblastos (FGF) y promueven el crecimiento del esbozo de la extremidad. Si se elimina el REA quirúrgicamente y se colocan cuentas embebidas con FGF en el sitio de la extirpación se desarrolla una extremidad casi normal. El REA y otro sector ectodérmico del esbozo de la extremidad también parecen guiar el patrón de formación en el eje dorsoventral de la extremidad. En un experimento en el que se separó el ectodermo de un esbozo de una extremidad que incluía el REA del mesodermo, para luego volver a colocarlo con su orientación rotada 180º en el eje anteroposterior, los elementos de la extremidad que se forman a partir de este esbozo presentan una orientación dorsoventral invertida (esto es equivalente a la inversión de la palma y el dorso de la mano).

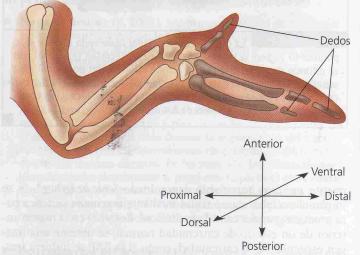
La segunda región importante en la organización del esbozo de la extremidad es la zona de actividad polarizante (ZAP), un bloque de tejido mesodérmico ubicado debajo del ectodermo, donde la cara posterior del esbozo está unida con el cuerpo (fig. 47-26a). La ZAP es necesaria para el patrón de formación a lo largo del eje anteroposterior de la extremidad. Las células más cercanas a la ZAP originan las estructuras posteriores, como, por ejemplo, la zona más posterior de los tres dedos del pollo (similares a los dedos meñiques humanos); las células más alejadas de la ZAP forman las estructuras anteriores, como, por ejemplo, el dedo más anterior (como el pulgar humano).

El experimento de trasplante de tejido señalado en la **figura 47-27** respalda la hipótesis de que la ZAP produce alguna clase de señal inductora que transmite información posicional para indicar la región "posterior". En realidad, los investigadores descubrieron que las células de la ZAP secretaban un factor de creci-





(a) Regiones organizadoras. Las extremidades de los vertebrados se desarrollan a partir de protrusiones denominadas esbozos de las ex-tremidades, cada una compuesta de células mesodérmicas cubiertas por una capa de ectodermo. Dos regiones, denominadas reborde ec-todérmico apical (REA, mostraba en esta MEB) y zona de actividad polarizante (ZAP), desempeñan un papel de organización clave en el patrón de formación de las extremidades.



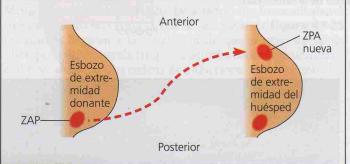
(b) Ala de un embrión de pollo. Cuando el esbozo se convierte en una extremidad se forma un patrón de tejidos específico. Por ejemplo, en el ala del pollo los tres dedos siempre se presentan en la posición ilustrada en esta figura. El patrón de formación requiere que cada célula embrionaria reciba determinada información posicional que le indique su ubicación a lo largo de los tres ejes de la extremidad. El REA y la ZAP secretan moléculas que ayudan a proporcionar esta información.

▲ Fig. 47-26. Desarrollo de la extremidad de un vertebrado.

Figura 47-27

tovestignación: ¿Qué papel desempeña la zona de actividad polarizante (ZAP) en el patrón de formación de las extremidades de los vertebrados?

Se trasplantó tejido de la ZAP de un embrión de pollo donante debajo del ectodermo en el borde anterior de un esbozo de extremidad de un pollo receptor.



En el esbozo de extremidad del huésped injertado se desarrollaron dedos adicionales a partir del tejido del huésped con una disposición especular con respecto a los dedos normales, que también se formaron (en figura 47-26b se presenta un diagrama del ala de pollo normal).



CONCLUSIÓN

La duplicación especular observada en este experimento sugiere que las células de la ZAP secretan una señal que se difunde desde su origen y transmite información posicional para señalar la ubicación "posterior". A medida que aumenta la distancia desde la ZAP, la concentración de la señal se reduce y, en consecuencia, se desarrollan más dedos anteriores.

miento proteico importante denominado *Sonic hedgehog**. Si se implantan células manipuladas mediante ingeniería genética para producir grandes cantidades de *Sonic hedgehog* en la región anterior de un esbozo de extremidad normal, se obtiene una imagen especular de la extremidad, como si la ZAP se hubiera trasplantado allí. Las evidencias obtenidas del análisis de la versión murina del *Sonic hedgehog* sugieren que la aparición de dedos adi-

*Sonic hedgehog recibe su nombre de dos fuentes, su similitud con una proteína de Drosophila denominada Hedgehog implicada en la segmentación del embrión de la mosca y un personaje de un videojuego.

cionales en los ratones —y tal vez también en los seres humanos—se deba a la producción de esta proteína en un sitio erróneo del esbozo de la extremidad.

A partir de este tipo de experimentos podemos llegar a la conclusión de que el patrón de formación requiere que las células reciban e interpreten factores del ambiente con ubicación variable. Estos factores actúan de forma conjunta en los tres ejes e informan a las células sobre dónde se encuentran en el espacio tridimensional de un órgano en vías de desarrollo. Por ejemplo, durante el desarrollo de la extremidad de los vertebrados se sabe que hay proteínas específicas que actúan como factores de este tipo. En otras palabras, las regiones organizadoras como el REA y la ZAP funcionan como centros de señalización. En una etapa reciente, los investigadores establecieron que estas dos regiones también interactuaban entre sí a través de moléculas y de vías de señalización para influir sobre destinos del desarrollo recíprocos. Este tipo de interacciones señalizadoras mutuas entre el mesodermo y el ectodermo también se observan durante la formación del tubo neural y el desarrollo de muchos otros tejidos y órganos.

¿Qué determina que el esbozo de una extremidad se convierta en un miembro anterior o posterior? Las células que reciben señales del REA y la ZAP responden en función de sus historias evolutivas. Antes de que el REA o la ZAP envíen sus señales, otras señales del desarrollo más tempranas establecieron patrones de expresión génica que distinguieron las futuras extremidades anteriores de las futuras extremidades posteriores. Estas diferencias determinan que las células del esbozo de la extremidad anterior y posterior reaccionen de manera diferente a los mismos factores posicionales.

En consecuencia, la construcción de un animal completamente formado conlleva una secuencia de acontecimientos con muchos pasos de señalización y diferenciación. Las asimetrías celulares iniciales permiten que los distintos tipos de células influyan entre sí para expresar grupos específicos de genes. Luego, los productos de estos genes dirigen a las células para que se diferencien en tipos específicos. En todas las partes del embrión en vías de desarrollo se ponen en marcha varias vías de formación de patrones coordinadas con la morfogénesis. Estos procesos determinan una organización compleja de muchos tejidos y órganos y cada uno debe funcionar en el sitio apropiado para formar un solo organismo coordinado.

Evaluación de conceptos

- 1. Aunque hay tres ejes corporales, solo se deben determinar dos de ellos durante el desarrollo inicial. ¿Por qué?
- 2. Indique lo que pasaría si trasplanta tejido de la región organizadora (por encima del labio dorsal) de una gástrula avanzada de una rana hacia su cara ventral.
- 3. Si se induce la expresión experimental de una proteína inhibidora de BMP-4 en las células ventrales de una gástrula temprana de una rana, ¿se podría desarrollar un segundo embrión? Justifique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🐴 🍞

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 47-1

Después de la fecundación se produce el desarrollo embrionario a través de la segmentación, la gastrulación y la organogénesis

- ▶ Fecundación (pp. 988-991). La fecundación reúne los núcleos del espermatozoide y el óvulo para formar un cigoto diploide y activa al óvulo para que inicie el desarrollo embrionario. La reacción acrosómica, que se desencadena cuando el espermatozoide encuentra al óvulo, libera enzimas hidrolíticas que digieren el material que rodea el óvulo. El contacto entre los gametos, la fusión de los gametos o ambas actividades despolarizan la membrana celular del óvulo y desencadenan un bloqueo rápido de la polispermia en muchos animales. La fusión del espermatozoide y el óvulo también inicia la reacción cortical, que provoca una elevación del Ca²+ que estimula a los gránulos corticales para que liberen sus contenidos fuera del huevo. Esto forma la envoltura de fecundación que actúa como bloqueo lento de la polispermia. Durante la fecundación de los mamíferos, la reacción cortical modifica la zona pelúcida para lograr un bloqueo lento de la polispermia.
- Segmentación (pp. 991-994). Después de la fecundación se produce la segmentación, que es un período de divisiones celulares rápidas sin crecimiento que determina la producción de una gran cantidad de células denominadas blastómeros. La segmentación holoblástica o división del huevo entero se produce en las especies cuyos óvulos tienen cantidades escasas o moderadas de vitelo, como, por ejemplo, el erizo de mar, la rana y los mamíferos. La segmentación meroblástica, que es la división incompleta del huevo, se presenta en especies con óvulos ricos en vitelo, como, por ejemplo, las aves y otros reptiles. Los planos de segmentación suelen respetar un patrón específico relacionado con los polos animal y vegetal del cigoto. En muchas especies, la segmentación produce una "esfera" multicelular denominada blástula, que contiene una cavidad llena de líquido, el blastocele.
- ➤ Gastrulación (pp. 994-996). La gastrulación transforma la blástula en gástrula, que tiene una cavidad digestiva primitiva (el arquenteron) y tres capas germinales embrionarias: el ectodermo, el mesodermo y el endodermo.
- ▶ Organogénesis (pp. 996-998). Los órganos del cuerpo del animal se desarrollan a partir de porciones específicas de las tres capas germinales embrionarias. Los acontecimientos iniciales de la organogénesis de los vertebrados consisten en la formación de la notocorda por medio de la condensación del mesodermo dorsal, el desarrollo del tubo neural después de la invaginación de la placa neural ectodérmica y la formación del celoma a partir de la división del mesodermo lateral.
- Adaptaciones del desarrollo de los amniotas (pp. 998-999). Los embriones de las aves, otros reptiles y los mamíferos se desarrollan en una cavidad llena de líquido dentro de una cáscara o del útero. En estos organismos, las tres capas germinales originan no solo el tejido embrionario sino también las cuatro membranas extraembrionarias: el amnios, el corion, el saco vitelino y el alantoides.
- ▶ Desarrollo de los mamíferos (pp. 999-1000). Los óvulos de los mamíferos placentarios son pequeños y almacenan pocos nutrientes. Estas células desarrollan segmentación holoblástica y no revelan una polaridad evidente. Sin embargo, la gastrulación y la organogénesis se asemejan a los procesos observados en las aves y en

otros reptiles. Después de la fecundación y la segmentación inicial en el oviducto, el blastocisto se implanta en el útero. El trofoblasto desencadena la formación de la porción fetal de la placenta y el embrión propiamente dicho pasa de tener una sola capa de células, el epiblasto, a convertirse en un blastocisto. Las membranas extraembrionarias homólogas a las de las aves y de otros reptiles cumplen funciones en el desarrollo intrauterino.



La morfogénesis en los animales conlleva cambios específicos en la forma, la posición y la adhesión celular

- ▶ Citoesqueleto, motilidad celular y extensión convergente (p. 1002). Las redistribuciones del citoesqueleto son responsables de los cambios en la forma y la posición de las células. Ambos tipos de cambios determinan el desarrollo de invaginaciones tisulares, como se observa, por ejemplo, en la gastrulación. En la extensión convergente, los movimientos de las células producen el estrechamiento y el alargamiento de una lámina de células.
- Papeles de la matriz extracelular y de las moléculas de adhesión celular (pp. 1001-1002). Las fibras de la matriz extracelular proporcionan un anclaje para las células y, además, guían a las células que migran hacia sus destinos. La fibronectina y otras glucoproteínas ubicadas en la superficie celular son importantes para su migración y para mantener a las células unidas en los tejidos.



El destino de las células en vías de desarrollo depende de su historia y de señales inductoras

- ▶ Mapa de destino (p. 1002). Los mapas de destino de embriones realizados experimentalmente han revelado que hay regiones específicas del cigoto o la blástula que se convierten en partes específicas de los embriones más avanzados.
- las especies no ampióticas, la distribución desigual de los determinantes citoplasmáticos en el óvulo es importante para el establecimiento de los ejes corporales y para definir las diferencias entre los blastómeros que se generaron durante la segmentación del cigoto. Las células que reciben determinantes citoplasmáticos diferentes desarrollan destinos distintos. En los amniotas, las diferencias ambientales locales desempeñan el papel más importante en el establecimiento de las primeras diferencias entre las células y, más adelante, de los ejes corporales. A medida que avanza el desarrollo embrionario, la potencia de las células se limita en forma progresiva en todas las especies.
- Determinación del destino celular y patrón de formación dependiente de señales inductoras (pp. 1005-1008). Las células en un embrión en vías de desarrollo reciben e interpretan la información posicional que es diferente en función de su ubicación. Esta información suele presentarse en forma de moléculas señal secretadas por células en regiones "organizadoras" especiales del embrión, como, por ejemplo, el labio dorsal del blastoporo en la gástrula del anfibio y el REA y la ZAP del esbozo de la extremidad de los vertebrados. Las moléculas señal influyen sobre la expresión de genes en las células que las reciben, lo que produce la diferenciación y el desarrollo de estructuras específicas.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. La reacción cortical de los huevos del erizo actúa en forma directa en la:
 - a. Formación de una cubierta de fecundación.
 - b. Producción de un bloqueo rápido de la polispermia.
 - c. Liberación de enzimas hidrolíticas del espermatozoide.
 - d. Generación de un impulso eléctrico a partir del óvulo.
 - e. Fusión de los núcleos del óvulo y del espermatozoide.
- 2. ¿Cuál de las siguientes estructuras o procesos es común tanto al desarrollo de las aves como de los mamíferos?:
 - a. Segmentación holoblástica.
 - b. Epiblasto e hipoblasto.
 - c. Trofoblasto.
 - d. Tapón vitelino.
 - e. Medialuna gris.
- 3. El arquenteron se transforma en:
 - a. El mesodermo.
 - b. El blastocele.
 - c. El endodermo.
 - d. La placenta.
 - e. La luz del tracto digestivo.
- 4. En un embrión de rana, el blastocele:
 - a. Está totalmente obliterado por plaquetas vitelinas.
 - b. Está recubierto por endodermo.
 - c. Se ubica principalmente en el hemisferio animal.
 - d. Es la cavidad que se convierte en el celoma.
 - e. Es la cavidad que luego forma el arquenteron.
- 5. ¿Qué adaptación estructural en los pollos les permite poner sus huevos en ambientes áridos en lugar de en el agua?:
 - a. Las membranas extraembrionarias.
 - b. El vitelo.
 - c. La segmentación.
 - d. La gastrulación.
 - e. El desarrollo del cerebro a partir del ectodermo.
- 6. En un embrión de anfibio una banda de células denominada cresta neural:
 - a. Se desplaza para formar el tubo neural.
 - b. Se convierte en las porciones principales del cerebro.
 - c. Produce células que migran para formar los dientes, los huesos del cráneo y otras d. estructuras del embrión.
 - d. Es la región organizadora del embrión en vías de desarrollo según los experimentos.
 - e. induce la formación de la notocorda.
- 7. Las diferencias en el desarrollo de las distintas células que forman el embrión temprano de la rana (entre cigoto y blástula) se deben a:
 - a. Diferencias entre la segmentación meroblástica y la holoblástica.
 - b. Distribución heterogénea de los determinantes citoplasmáticos, como proteínas y mRNA.
 - c. Interacciones inductoras que se producen entre las células en vías de desarrollo.
 - d. Gradientes de concentración de moléculas reguladoras como BMP-4.
 - e. Posición de las células en relación con la zona de actividad polarizante (ZAP).
- 8. Durante la extensión convergente:
 - a. Las células del lado opuesto del embrión siguen vías de desarrollo convergentes que determinan la simetría bilateral.

- b. Las células de los pliegues neurales se adhieren entre sí para completar el tubo neural.
- c. Las células de una capa de tejido se reorganizan y forman una lámina más angosta y larga.
- d. Se establece el eje dorsoventral.
- e. Se expresan moléculas de adhesión celular que determinan que los ocho blastómeros se adhieran entre sí con fuerza.
- 9. Durante el desarrollo temprano del embrión del anfibio hay un "organizador" importante ubicado en:
 - a. El tubo neural.
 - b. La notocorda.
 - c. El techo del arquenteron.
 - d. El ectodermo dorsal.
 - e. El labio dorsal del blastoporo.
- 10. Cualquier blastómero extraído de un embrión de mamífero de 8 células se puede conviertir en un embrión de estadio tardío normal. Este hallazgo respalda la idea de que:
 - a. Solo el cigoto es totipotencial.
 - b. Puede aplicarse la hipótesis de la limitación progresiva de la potencia.
 - c. El primer suceso de segmentación debe ser transversal con respecto al eje animal-vegetal del cigoto.
 - d. Las divisiones celulares que producen los primeros blastómeros no desencadenan una distribución asimétrica de los determinantes citoplasmáticos.
 - e. No hay un organizador en los mamíferos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

La evolución en los insectos y los vertebrados implica la duplicación repetida de segmentos corporales, seguida por la fusión de algunos segmentos y la especialización de su estructura y su función. ¿Qué partes de la anatomía de los vertebrados reflejan el patrón de segmentación en este grupo de animales? ¿Puede imaginar qué parte del cuerpo de los vertebrados es producto de la fusión y la especialización de segmentos?

Problemas científicos

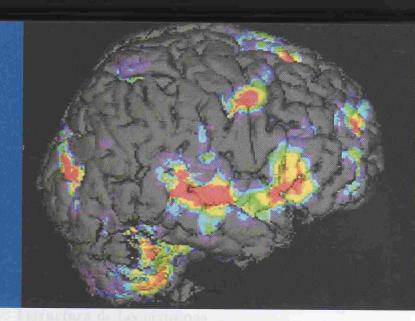
El "hocico" de un renacuajo de rana posee un aparato succionador. En esa misma zona el renacuajo de salamandra tiene una estructura en forma de bigote encargada del equilibrio. Usted decide realizar un experimento en el que trasplanta ectodermo del lateral de un embrión joven de salamandra en la boca de un embrión de rana y descubre que el renacuajo desarrolla un órgano del equilibrio. Cuando se trasplanta ectodermo del lateral de un embrión de una salamandra con una edad gestacional un poco más avanzada en la boca de un embrión de rana, el renacuajo desarrolla un parche de piel de salamandra en su boca. Sugiera una hipótesis que explique los resultados de este experimento en función del mecanismo de desarrollo. ¿Cómo podría confirmar su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

Muchos científicos creen que los trasplantes de tejido fetal ofrecen grandes posibilidades para tratar la enfermedad de Parkinson, la epilepsia, la diabetes, la enfermedad de Alzheimer y las lesiones medulares. ¿Por qué podrían los tejidos del feto ser más útiles para sustituir células enfermas o dañadas en estas condiciones? Algunas personas solo permiten que se use tejido procedente de abortos para la investigación sobre trasplantes fetales. Sin embargo, la mayoría de los investigadores prefieren usar tejidos de fetos, de abortos realizados quirúrgicamente (voluntarios). ¿Por qué? ¿Cuál es su posición con respecto a este tema controvertido y por qué?

48

Sistema nervioso



▲ Fig. 48-1. Resonancia magnética funcional de las áreas cerebrales activadas durante el procesamiento del lenguaje.

Conceptos clave

- **48-1** El sistema nervioso se compone de circuitos de neuronas y células de sostén
- **48-2** Las bombas y los canales iónicos mantienen el potencial de reposo de una neurona
- **48-3** Los potenciales de acción son las señales conducidas por los axones
- **48-4** Las neuronas se comunican con otras células en las sinapsis
- **48-5** El sistema nervioso de los vertebrados tiene una especialización regional
- **48-6** La corteza cerebral controla el movimiento voluntario y las funciones cognitivas
- **48-7** Las lesiones y las enfermedades del sistema nervioso central son el objetivo de muchas investigaciones

Panorama general

Centro de mando y control

ué sucede en su cerebro cuando usted representa algo con los "ojos de su mente"? Hasta hace poco tiempo, los científicos albergaban pocas esperanzas de responder esta pregunta. Se estima que el cerebro humano contiene 10¹¹ (cien mil millones) de células nerviosas o **neuronas**. Cada neurona se puede comunicar con otras miles de otras neuronas en circuitos complejos de procesamiento de la información que hacen que los ordenadores electrónicos más potentes parezcan primitivos. Un ingeniero que desea aprender cómo funciona un ordenador, sólo necesita abrir la cubierta del ordenador y rastrear los circuitos. Pero, con excepción de escasos destellos (como du-

rante la neurocirugía), el sistema de circuitos del cerebro humano vivo permanece siempre oculto a la vista.

Sin embargo, esto ha cambiado, en parte, gracias a las tecnologías recientes, que pueden registrar la actividad encefálica desde el exterior del cráneo de una persona. Una técnica es la resonancia magnética funcional (RMf). Durante la RMf, el individuo está acostado con la cabeza dentro de un gran imán con forma de "rosquilla" que registra el aumento del flujo sanguíneo en las áreas encefálicas con neuronas activas. Un ordenador utiliza los datos para construir un mapa tridimensional de la actividad cerebral del individuo, como el que se muestra en la **figura 48-1**. Estos registros se pueden hacer mientras el individuo realiza varias tareas, como hablar, mover una mano, observar dibujos o formar una imagen mental de un objeto o del rostro de una persona.

Los resultados de las imágenes del cerebro y otros métodos de investigación, como los descritos por Erich Jarvis en la entrevista de las páginas 818-819, ponen en evidencia que los grupos de neuronas funcionan en circuitos especializados dedicados a diferentes tareas. Estos circuitos son responsables de percibir estímulos y moverse (véase cap. 49) y de los muchos tipos de comportamiento animal (véase cap. 51).

La capacidad para percibir y reaccionar se originó hace miles de millones de años con los procariontes que podían detectar cambios en su entorno y responder en formas que aumentaban su supervivencia y su éxito reproductivo; por ejemplo, la localización de fuentes de alimentos mediante quimiotaxis (véase cap. 27). Más tarde, la modificación de este proceso simple proporcionó a los organismos multicelulares un mecanismo para la comunicación entre las células del cuerpo. En la época de la explosión cámbrica, hace más de 500 millones de años (véase cap. 32), los sistemas de neuronas que permitían a los animales percibir y moverse con rapidez ya habían evolucionado hasta alcanzar básicamente sus formas actuales.

En este capítulo explicaremos la organización de los sistemas nerviosos de los animales y los mecanismos por los cuales las neuronas transmiten información. También investigaremos algunas de las funciones que realizan algunas partes específicas del cerebro de los vertebrados. Por último, examinaremos varias enfermedades mentales y trastornos neurológicos que, en la actualidad, son objeto de una intensa investigación.

Concepto 48-1

El sistema nervioso se compone de circuitos de neuronas y células de sostén

Todos los animales excepto las esponjas tienen algún tipo de sistema nervioso. Lo que distingue al sistema nervioso de los diferentes grupos de animales no son tanto sus bloques básicos de construcción —las neuronas propiamente dichas— sino cómo se organizan éstas en circuitos.

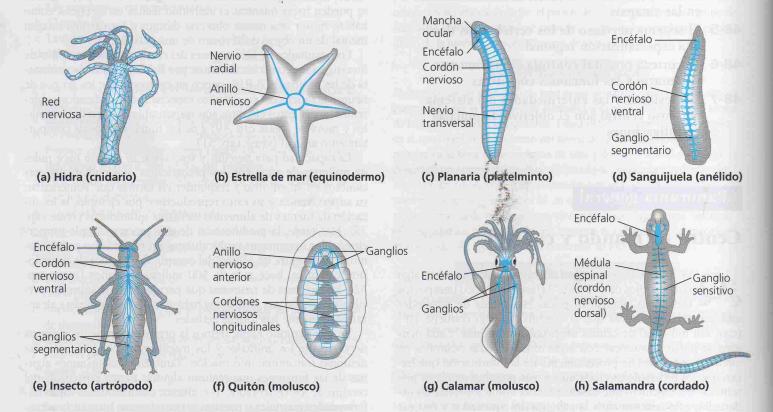
Organización de los sistemas nerviosos

Los animales más sencillos que tienen sistemas nerviosos, los cnidarios, tienen cuerpos radialmente simétricos organizados alrededor de una cavidad gastrovascular (fig. 33-5). En algunos cnidarios, como la hidra, que se muestra en la **figura 48-2a**, las neuronas que controlan la contracción y la expansión de la cavidad gastrovascular están dispuestas en **redes nerviosas** difusas. Los sistemas nerviosos de los animales más complejos contienen redes nerviosas y **nervios**, que son haces de extensiones neuronales similares a fibras. Por ejemplo, las estrellas de mar poseen una red nerviosa en cada brazo, conectada mediante nervios radiales a un anillo nervioso central **(fig. 48-2b)**; esta organización es más apropiada que una red nerviosa difusa para controlar movimientos más complejos.

La mayor complejidad de los sistemas nerviosos y el compor-

tamiento más complejo evolucionaron con la cefalización, que incluyó el agrupamiento de las neuronas en un cerebro cercano al extremo anterior (frontal) en los animales con cuerpos alargados y bilateralmente simétricos. En los platelmintos, como la planaria que se muestra en la **figura 48-2c**, un encéfalo pequeño y cordones nerviosos longitudinales constituyen el **sistema nervioso central (SNC)** más sencillo. En los invertebrados más complejos, como los anélidos (**fig. 48-2d**) y los artrópodos (**fig. 48-2e**), el comportamiento está regulado por encéfalos más complicados y cordones nerviosos ventrales que contienen agrupamientos segmentarios de neuronas denominados **ganglios**. Los nervios que conectan el SNC con el resto del cuerpo de un animal constituyen el **sistema nervioso periférico (SNP)**.

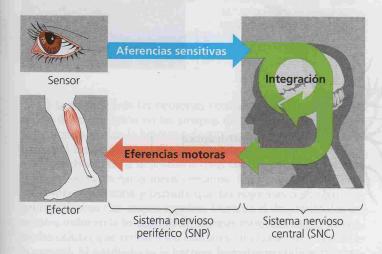
Los moluscos son buenos ejemplos de cómo se correlaciona la organización del sistema nervioso con el estilo de vida de un animal. Los moluscos sésiles o de movimiento lento, como las almejas y los quitones tienen poca o ninguna cefalización y órganos de los sentidos relativamente simples (fig. 48-2f). Por el contrario, los moluscos cefalópodos (calamares y pulpos) tienen los sistemas nerviosos más sofisticados de todos los invertebrados, e incluso rivalizan incluso con los de algunos vertebrados. El cerebro grande de los cefalópodos, acompañado por los ojos grandes y formadores de imágenes y una rápida señalización a lo largo de los nervios, sostiene la vida activa y depredadora de estos animales (fig. 48-2g). Algunos investigadores han demostrado que los pulpos son capaces de aprender a discriminar entre los patrones visuales y realizar tareas complejas. En los vertebrados, el SNC se compone del cerebro y la médula espinal, que discurre a lo largo de la cara dorsal (dorso) del cuerpo; los nervios y los ganglios forman el SNP (fig. 48-2h). En otro apartado de este capítulo examinaremos el sistema nervioso de los vertebrados.



▲ Fig. 48-2. Organización de algunos sistemas nerviosos.

Procesamiento de la información

En general, existen tres etapas en el procesamiento de la información por los sistemas nerviosos: aferencias sensitivas, integración y eferencias motoras (fig. 48-3). Estas tres etapas son controladas por poblaciones especializadas de neuronas. Las neuronas sensitivas transmiten información desde los sensores que

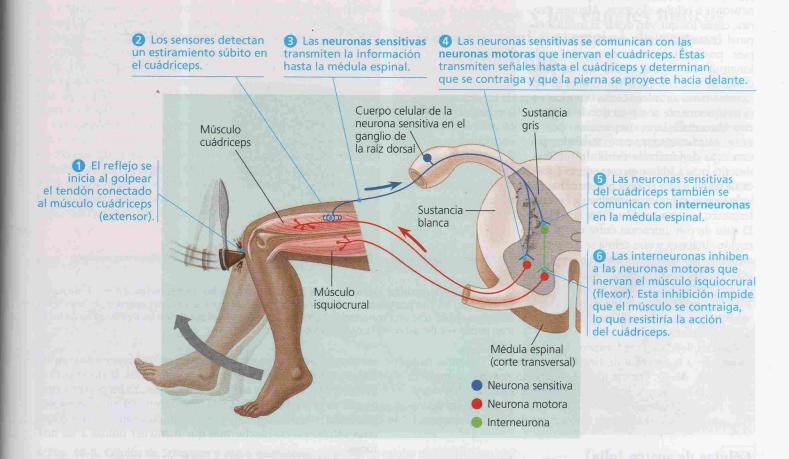


▲ Fig. 48-3. Panorama general del procesamiento de la información por los sistemas nerviosos.

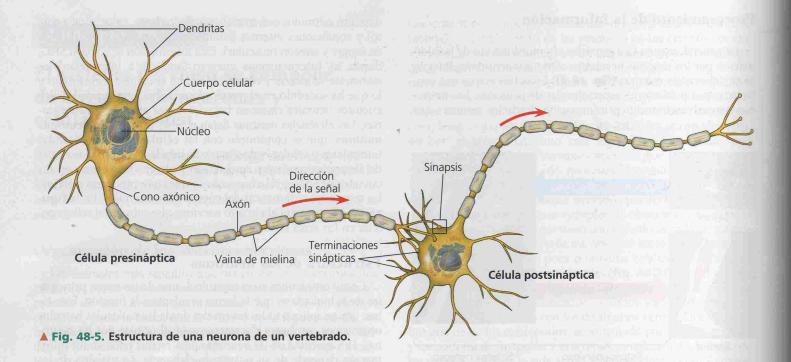
detectan estímulos externos (luz, sonido, tacto, calor, olor y gusto) y condiciones internas (como presión arterial, nivel de CO₂ en sangre y tensión muscular). Esta información se envía al SNC, donde las **interneuronas** integran (analizan e interpretan) las aferencias sensitivas y tienen en cuenta el contexto inmediato y lo que ha sucedido en el pasado. La máxima complejidad de los circuitos neurales existe en las conexiones entre las interneuronas. Las eferencias motoras dejan el SNC a través de **neuronas motoras**, que se comunican con las **células efectoras** (células musculares o células endocrinas). Es más fácil estudiar las etapas de aferencias sensitivas, integración y eferencias motoras en los circuitos nerviosos relativamente simples que producen **reflejos**, las respuestas automáticas del cuerpo a los estímulos. En la **figura 48-4** se muestra el circuito nervioso que subyace al reflejo patelar en los seres humanos.

Estructura de las neuronas

Como estudiamos en el capítulo 1, uno de los temas principales de la biología es que la forma se adapta a la función. Este tema, que se aplica a todos los niveles desde las moléculas hasta los organismos, se ilustra claramente a nivel celular por las neuronas. La capacidad de las neuronas para recibir y transmitir información depende de su estructura elaborada. La mayoría de los orgánulos de una neurona, incluido su núcleo, se localizan en el cuerpo celular (fig. 48-5). Desde el cuerpo celular surgen dos tipos de extensiones: numerosas dendritas y un único axón. Las dendritas (del griego dendron, árbol) son extensiones muy rami-



▲ Fig. 48-4. Reflejo patelar. Muchas neuronas participan en el reflejo, pero se muestra sólo una neurona de cada tipo.

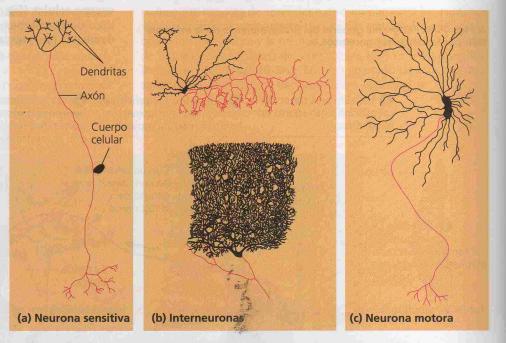


ficadas que reciben señales de otras neuronas. En los casos típicos, el axón es una extensión mucho más larga que transmite señales a otras células, que pueden ser neuronas o células efectoras. Algunos axones, como los que van desde la médula espinal hasta las células musculares de los pies, pueden tener más de un metro de longitud. La región cónica de un axón donde se une con el cuerpo celular se denomina cono axónico; como veremos, ésta es típicamente la región donde se generan las señales que descienden por el axón. Muchos axones están rodeados por una capa denominada vaina de mielina, descrita más adelante en esta sección. Cerca de su extremo, el axón a menudo se divide en varias ramas, cada una de las cuales acaba en una terminación sináptica. El sitio de comunicación entre una terminación sináptica y otra célula se denomina sinapsis. En la mayoría de las sinapsis, la información pasa desde la neurona transmisora (célula presináptica) hasta la neurona receptora (célula postsináptica) por medio de mensajeros químicos denominados neurotransmisores.

La complejidad de la forma de las neuronas refleja la cantidad de sinapsis que presenta con otras neuronas **(fig. 48-6)**. Por ejemplo, la interneurona que se muestra en la parte inferior de la figura 48-6b tiene unas 100 000 sinapsis sobre sus dendritas muy ramificadas, mientras que las neuronas con dendritas más simples tienen muchas menos sinapsis.

Células de sostén (glía)

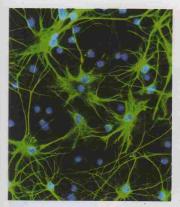
La glía (palabra derivada de un vocablo griego que significa "pegamento") son células de sostén esenciales para la integridad



▲ Fig. 48-6. Diversidad estructural de las neuronas de los vertebrados. En estos diagramas se muestran los cuerpos celulares y las dendritas en color negro; los axones aparecen en rojo. En a) el cuerpo celular sólo está conectado al axón, que transmite señales desde las dendritas hasta las ramas terminales del axón (en la parte inferior).

estructural del sistema nervioso y para el funcionamiento normal de las neuronas. En el cerebro de los mamíferos, la glía supera en número a las neuronas entre 10 y 50 veces. Existen varios tipos de glía en el cerebro y la médula espinal, que incluyen astrocitos, glía radial, oligodendrocitos y células de Schwann. Como grupo, estas células hacen mucho más que mantener unidas a las neuronas.

En el SNC, los **astrocitos** proporcionan apoyo estructural a las neuronas y regulan las concentraciones extracelulares de iones y neurotransmisores **(fig. 48-7)**. Algunos astrocitos respon-



▼Fig. 48-7. Astrocitos. En este corte a través de la corteza cerebral de un mamífero, los astrocitos se ven en color verde después de ser marcados con un anticuerpo fluorescente (MO). Los puntos azules son núcleos celulares, marcados con un anticuerpo diferente. El término "astrocito" se refiere a la forma estrellada de las células.

50 um

den a la actividad de las neuronas vecinas, al facilitar la transferencia de información en las sinapsis de esas neuronas. Algunos científicos postulan la hipótesis de que esta facilitación puede ser parte del mecanismo celular de aprendizaje y memoria. Los astrocitos adyacentes a neuronas activas también producen dilatación de los vasos sanguíneos cercanos, lo que aumenta el flujo sanguíneo en la zona y permite que las neuronas obtengan oxígeno y glucosa con mayor rapidez. Durante el desarrollo, los astrocitos inducen la formación de uniones estrechas (fig. 6-31) entre las células que revisten los capilares en el cerebro y la médula espinal. El resultado es la barrera hematoencefálica, que restringe el paso de la mayoría de las sustancias al SNC y permite un control riguroso del entorno químico extracelular del SNC.

En un embrión, la **glía radial** forma recorridos a lo largo de los cuales migran las neuronas recién formadas desde el tubo neural, la estructura que da origen al SNC (figs. 47-14 y 47-15). La glía radial y los astrocitos también pueden actuar como células madre y generar neuronas y otras células gliales. Algunos investigadores consideran que estos precursores multipotenciales son una fuente potencial de sustituir neuronas y células gliales que se pierden por traumatismo o enfermedad, tema que se explora en el concepto 48-7.

Los **oligodendrocitos** (en el SNC) y las **células de Schwann** (en el SNP) constituyen las células gliales que forman las vainas de mielina que rodean a los axones de las neuronas de muchos vertebrados. En la **figura 48-8** se muestra la estructura de un axón mielínico del SNP. Las neuronas se recubren de mielina durante el desarrollo cuando proliferan células de Schwann y oligodendrocitos alrededor de los axones, envolviéndolos en muchas

capas de membranas, formando algo parecido a un rollo gelatinoso. Estas membranas son, principalmente, lipídicas y son conductores deficientes de la corriente eléctrica. Por tanto, la vaina de mielina proporciona aislamiento eléctrico al axón, igual que el aislamiento plástico que cubre muchos alambres eléctricos. En la esclerosis múltiple, las vainas de mielina se deterioran gradualmente y esto produce una pérdida progresiva de la función corporal debido a la interrupción de la transmisión de las señales eléctricas.

Evaluación de conceptos

48-1

- 1. a. Ordene las siguientes neuronas en la secuencia correcta para el flujo de información durante el reflejo patelar: interneurona, neurona sensitiva, neurona motora.
 - **b.** ¿Qué tipo de neurona se localiza totalmente dentro del SNC?
- 2. La sección del axón de una neurona impediría que ésta reciba o transmita información?

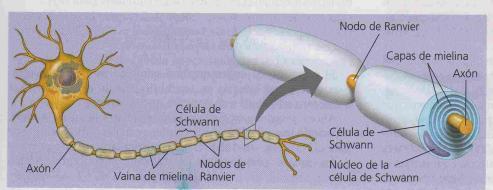
 Justifique su respuesta.
- 3. ¿Cuál sería la anomalía estructural más obvia en el sistema nervioso de un ratón que carece de oligodendrocitos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

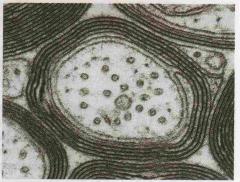
Concepto 48-2

Las bombas y los canales iónicos mantienen el potencial de reposo de una neurona

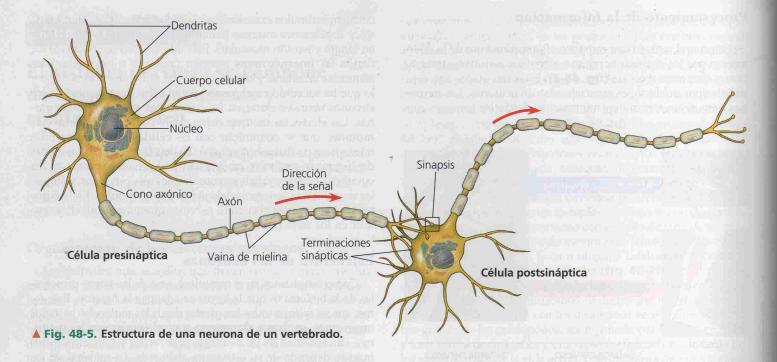
Señalamos en el capítulo 7 que todas las células tienen una diferencia de potencial eléctrico (voltaje) a través de su membrana plasmática. Este voltaje se denomina **potencial de membrana**. En las interneuronas, el potencial de membrana generalmente se encuentra entre – 60 y – 80 mV (milivoltios) cuando la célula no está transmitiendo señales. El signo menos indica que el interior de la célula es negativo en relación con el exterior. La **figura 48-9** explica el modo en que los electrofisiólogos miden el potencial de membrana de una célula.



▲ Fig. 48-8. Células de Schwann y vaina de mielina. En el SNP las células gliales denominadas células de Schwann se envuelven alrededor de los axones, para formar capas de mielina. Las brechas entre las células de Schwann adyacentes se denominan nodos de Ranvier. La MET muestra un corte transversal a través de un axón mielínico.



0,1 μm

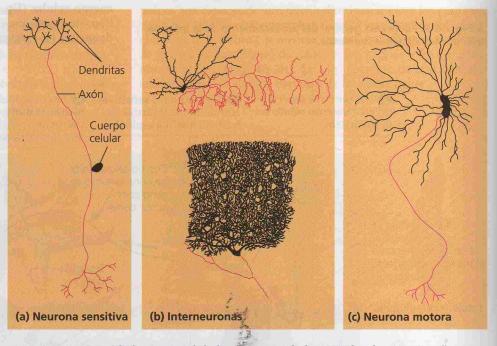


ficadas que reciben señales de otras neuronas. En los casos típicos, el axón es una extensión mucho más larga que transmite señales a otras células, que pueden ser neuronas o células efectoras. Algunos axones, como los que van desde la médula espinal hasta las células musculares de los pies, pueden tener más de un metro de longitud. La región cónica de un axón donde se une con el cuerpo celular se denomina cono axónico; como veremos, ésta es típicamente la región donde se generan las señales que descienden por el axón. Muchos axones están rodeados por una capa denominada vaina de mielina, descrita más adelante en esta sección. Cerca de su extremo, el axón a menudo se divide en varias ramas, cada una de las cuales acaba en una terminación sináptica. El sitio de comunicación entre una terminación sináptica y otra célula se denomina sinapsis. En la mayoría de las sinapsis, la información pasa desde la neurona transmisora (célula presináptica) hasta la neurona receptora (célula postsináptica) por medio de mensajeros químicos denominados neurotransmisores.

La complejidad de la forma de las neuronas refleja la cantidad de sinapsis que presenta con otras neuronas **(fig. 48-6)**. Por ejemplo, la interneurona que se muestra en la parte inferior de la figura 48-6b tiene unas 100 000 sinapsis sobre sus dendritas muy ramificadas, mientras que las neuronas con dendritas más simples tienen muchas menos sinapsis.

Células de sostén (glía)

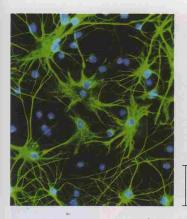
La glía (palabra derivada de un vocablo griego que significa "pegamento") son células de sostén esenciales para la integridad



▲ Fig. 48-6. Diversidad estructural de las neuronas de los vertebrados. En estos diagramas se muestran los cuerpos celulares y las dendritas en color negro; los axones aparecen en rojo. En a) el cuerpo celular sólo está conectado al axón, que transmite señales desde las dendritas hasta las ramas terminales del axón (en la parte inferior).

estructural del sistema nervioso y para el funcionamiento normal de las neuronas. En el cerebro de los mamíferos, la glía supera en número a las neuronas entre 10 y 50 veces. Existen varios tipos de glía en el cerebro y la médula espinal, que incluyen astrocitos, glía radial, oligodendrocitos y células de Schwann. Como grupo, estas células hacen mucho más que mantener unidas a las neuronas.

En el SNC, los **astrocitos** proporcionan apoyo estructural a las neuronas y regulan las concentraciones extracelulares de iones y neurotransmisores **(fig. 48-7)**. Algunos astrocitos respon-



◀ Fig. 48-7. Astrocitos. En este corte a través de la corteza cerebral de un mamífero, los astrocitos se ven en color verde después de ser marcados con un anticuerpo fluorescente (MO). Los puntos azules son núcleos celulares. marcados con un anticuerpo diferente. El término "astrocito" se refiere a la forma estrellada de las células.

den a la actividad de las neuronas vecinas, al facilitar la transferencia de información en las sinapsis de esas neuronas. Algunos científicos postulan la hipótesis de que esta facilitación puede ser parte del mecanismo celular de aprendizaje y memoria. Los astrocitos adyacentes a neuronas activas también producen dilatación de los vasos sanguíneos cercanos, lo que aumenta el flujo sanguíneo en la zona y permite que las neuronas obtengan oxígeno y glucosa con mayor rapidez. Durante el desarrollo, los astrocitos inducen la formación de uniones estrechas (fig. 6-31) entre las células que revisten los capilares en el cerebro y la médula espinal. El resultado es la barrera hematoencefálica, que restringe el paso de la mayoría de las sustancias al SNC y permite un control riguroso del entorno químico extracelular del SNC.

En un embrión, la glía radial forma recorridos a lo largo de los cuales migran las neuronas recién formadas desde el tubo neural, la estructura que da origen al SNC (figs. 47-14 y 47-15). La glía radial y los astrocitos también pueden actuar como células madre y generar neuronas y otras células gliales. Algunos investigadores consideran que estos precursores multipotenciales son una fuente potencial de sustituir neuronas y células gliales que se pierden por traumatismo o enfermedad, tema que se explora en el concepto 48-7.

Los oligodendrocitos (en el SNC) y las células de Schwann (en el SNP) constituyen las células gliales que forman las vainas de mielina que rodean a los axones de las neuronas de muchos vertebrados. En la figura 48-8 se muestra la estructura de un axón mielínico del SNP. Las neuronas se recubren de mielina durante el desarrollo cuando proliferan células de Schwann y oligodendrocitos alrededor de los axones, envolviéndolos en muchas

capas de membranas, formando algo parecido a un rollo gelatinoso. Estas membranas son, principalmente, lipídicas y son conductores deficientes de la corriente eléctrica. Por tanto, la vaina de mielina proporciona aislamiento eléctrico al axón, igual que el aislamiento plástico que cubre muchos alambres eléctricos. En la esclerosis múltiple, las vainas de mielina se deterioran gradualmente y esto produce una pérdida progresiva de la función corporal debido a la interrupción de la transmisión de las señales eléctricas.

Evaluación de conceptos •

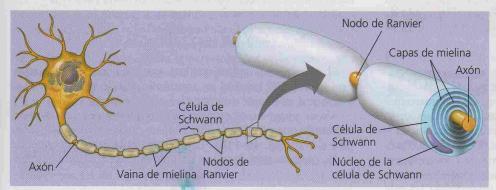
- 1. a. Ordene las siguientes neuronas en la secuencia correcta para el flujo de información durante el reflejo patelar: interneurona, neurona sensitiva, neurona motora,
 - b. ¿Qué tipo de neurona se localiza totalmente dentro del
- 2. La sección del axón de una neurona impediría que ésta reciba o transmita información? Justifique su respuesta.
- 3. ¿Cuál sería la anomalía estructural más obvia en el sistema nervioso de un ratón que carece de oligodendrocitos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

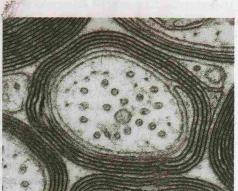
Concepto 4

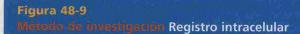
Las bombas y los canales iónicos mantienen el potencial de reposo de una neurona

Señalamos en el capítulo 7 que todas las células tienen una diferencia de potencial eléctrico (voltaje) a través de su membrana plasmática. Este voltaje se denomina potencial de membrana. En las interneuronas, el potencial de membrana generalmente se encuentra entre – 60 y – 80 mV (milivoltios) cuando la célula no está transmitiendo señales. El signo menos indica que el interior de la célula es negativo en relación con el exterior. La figura 48-9 explica el modo en que los electrofisiólogos miden el potencial de membrana de una celula.



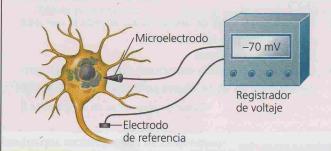
🛦 Fig. 48-8. Células de Schwann y vaina de mielina. En el SNP las células gliales denominadas células de Schwann se envuelven alrededor de los axones, para formar capas de mielina. Las brechas entre las células de Schwann adyacentes se denominan nodos de Ranvier. La MET muestra un corte transversal a través de un axón mielínico.





APLICACIÓN Los electrofisiólogos utilizan el registro intracelular para medir el potencial de membrana de las neuronas y otras células.

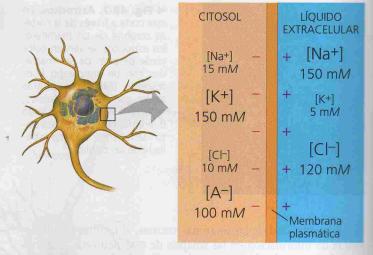
TÉCNICA Un microelectrodo está formado por un tubo capilar de vidrio lleno con una solución salina conductora de la electricidad. Un extremo del tubo se estrecha hasta llegar a una punta extremadamente fina (diámetro <1 mm). Mientras mira a través de un microscopio, el experimentador utiliza un micromanipulador para insertar el extremo del microelectrodo en una célula. Un registrador de voltaje (habitualmente, un osciloscopio o un sistema computarizado) mide el voltaje entre el extremo del microelectrodo en el interior de la célula y un electrodo de referencia colocado en la solución afuera de la célula.



Potencial de reposo

El potencial de membrana de una neurona que no está transmitiendo señales se denomina potencial de reposo. En todas las neuronas, el potencial de reposo depende de los gradientes iónicos que existen a través de la membrana plasmática. (fig. 48-10). En los mamíferos, por ejemplo, el líquido extracelular tiene una concentración de ion sodio (Na+) de 150 milimolar (mM) y una concentración de ion potasio (K+) de 5 mM (1 milimolar = 1 milimol/litro = 10-3 mol/l). En el citoplasma, la concentración de Na+ es de 15 mM y la concentración de K+ es de 150 mM. Por tanto, el gradiente de concentración del Na+, expresado como la relación entre concentración exterior/concentración interior, es de 150/15, o 10. El gradiente de concentración del K+ es de 5/150 o 1/30 (también existen gradientes de los aniones, pero, por el momento, los ignoraremos). Los gradientes del Na+y del K+ se mantienen por la bomba sodio-potasio (fig. 7-16). El hecho de que los gradientes sean responsables del potencial de reposo se demuestra mediante un experimento simple: si se desactiva la bomba por el agregado de un veneno específico, los gradientes desaparecen en forma gradual y también desaparece el potencial de reposo.

Es particularmente difícil conocer cómo se origina el potencial de reposo en los gradientes iónicos, pero es un paso esencial para aprender cómo funcionan las neuronas, incluidas las nuestras. Comenzamos con un modelo de una neurona de mamífero que se compone de dos cámaras separadas por una membrana artificial (fig. 48-11a). La membrana contiene muchos canales iónicos (véase cap. 7) que solo permiten que se difunda K+ a través de la membrana. Para producir un gradiente de concentración para el K+ similar al de una neurona de mamífero, agregamos cloruro de potasio (KCl) 150 mM a la cámara interna y KCl 5 mM a la cámara interna. Al igual que cualquier soluto, el K+ tiende a difundirse a favor de su gradiente de concentración, desde un área de mayor concentración (cámara interna) hacia un área de menor concentración (cámara externa). Pero como los canales



▲ Fig. 48-10. Gradientes iónicos a través de la membrana plasmática de una neurona de mamífero. Las concentraciones de Na+ y Cl⁻ son más altas en el líquido extracelular que en el citosol. Lo contrario ocurre para el K+. El citosol también contiene distintos aniones orgánicos [A⁻], que incluyen aminoácidos con carga.

son selectivos para el K+, los iones cloruro (Cl-) no pueden atravesar la membrana. En consecuencia, se desarrolla una separación de carga (voltaje) en el lado de la membrana que enfrenta la cámara interna. El voltaje de la membrana en desarrollo se opone a la salida de K+ porque el exceso de cargas negativas atrae al K+ con carga positiva. Por consiguiente, se desarrolla un gradiente eléctrico cuya dirección es opuesta a la del gradiente de concentración. Cuando el gradiente eléctrico equilibra con exactitud el gradiente de concentración, se establece un equilibrio. En estado de equilibrio no hay difusión neta de K+ a través de la membrana*.

La magnitud del voltaje de la membrana en equilibrio, denominado **potencial de equilibrio** (E_{ion}), viene dada por una fórmula denominada ecuación de Nernst. Para un ion con una carga neta de +1, como el K^+ , a 37 °C, la ecuación de Nernst es:

$$E_{\text{ion}} = 62 \text{ mV} \left(\log \frac{[\text{ion}]_{\text{exterior}}}{[\text{ion}]_{\text{interior}}} \right)$$

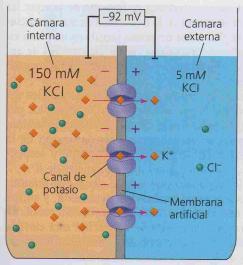
La ecuación de Nernst se aplica a cualquier membrana que sea permeable a un solo tipo de ion. En nuestro modelo, la membrana solo es permeable al K+ y la ecuación de Nernst se puede utilizar para calculant, el potencial de equilibrio para el K+:

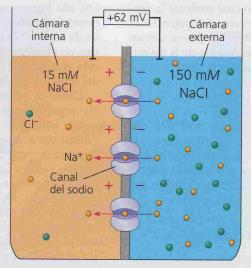
$$E_{\rm K} = 62 \,\text{mV} \left(\log \frac{5 \,\text{mM}}{150 \,\text{mM}} \right) = -92 \,\text{mV} \,(\text{a} \,37^{\circ}\text{C})$$

El signo menos indica que con este gradiente de concentración de K+, este ion está en equilibrio cuando el interior de la membrana es 92 mV más negativo que el exterior.

Ahora, imaginemos que cambiamos nuestra neurona modelo, utilizando una membrana que contiene canales iónicos selectivos para el Na+ (fig. 48-11b). También reemplazamos el contenido de las cámaras para producir un gradiente de concentración pa-

^{*}La separación de cargas necesarias para generar el potencial de reposo es extremadamente pequeña: de unos 10-12 mol/cm² de membrana. Por tanto, la difusión iónica que conduce al potencial de reposo no modifica de manera apreciable las concentraciones de iones a cada lado de la membrana.





(a) Membrana selectivamente permeable al K+

(b) Membrana selectivamente permeable al Na⁺

tan el estiramiento (fig. 48-4) y se abren cuando la membrana se deforma mecánicamente. Los **canales iónicos regulados por ligando** se encuentran en las sinapsis y se abren o se cierran cuando una sustancia química específica, como un neurotransmisor, se une al canal. Los **canales iónicos regulados por voltaje** se encuentran en los axones (y en las dendritas y en el cuerpo celular de algunas neuronas, así como en otros tipos de células) y se abren o se cierran cuando cambia el potencial de membrana. Como explicaremos en la siguiente sección, los canales iónicos regulados son responsables de la generación de las señales del sistema nervioso.

◀ Fig. 48-11. Modelo de una neu-

rona de mamífero. Cada vaso está

dividido en dos cámaras por una membrana artificial. (a) La membrana es selectivamente permeable al K+ y la cá-

mara interna contiene una concentra-

ción 30 veces mayor de K+ que la cámara externa; en equilibrio, el interior de la célula es de –92 mV en relación con el exterior. **(b)** La membrana es selectivamente permeable al Na+ y la cámara interna contiene una concentra-

ción diez veces menor de Na+ que la

cámara externa; en equilibrio, el inte-

rior de la membrana es de +62 mV en

relación con el exterior.

 $E_{\text{Na}} = 62 \text{ mV} \left(\log \frac{150 \text{ mM}}{15 \text{ mM}} \right) = +62 \text{ mV} \text{ (a 37 °C)}$

ra el Na+ similar al de una neurona de mamífero: 15 mM de clo-

ruro de sodio (NaCl) en la cámara interior y 150 mM de NaCl en

la cámara exterior. En estas condiciones se puede utilizar la ecua-

ción de Nernst para calcular el E_{Na}, el potencial de equilibrio pa-

El signo más indica que con este gradiente de concentración de Na+ este ion se encuentra en equilibrio cuando el interior de

la membrana es 62 mV más positivo que el exterior.

¿De qué modo difiere una neurona real de un mamífero de estas neuronas modelos? La membrana plasmática de una neurona real en reposo tiene muchos canales de potasio que están abiertos, pero también presenta una cantidad relativamente pequeña de canales de sodio abiertos. En consecuencia, el potencial de reposo es de alrededor de -60 a -80 mV, entre el E_{Na} y el E_{K} . Dado que ni el Na+ ni el K+ se encuentran en equilibrio existe un flujo neto de cada ion (una corriente) a través de la membrana en reposo. El potencial de reposo se mantiene constante, lo que significa que las corrientes de K+ y de Na+ son iguales y opuestas. La razón para que el potencial de reposo se encuentre más cerca del $E_{
m K}$ que del $E_{
m Na}$ es que la membrana es más permeable al K+ que al Na. Si algo determina que aumente la permeabilidad de la membrana al Na $^+$, el potencial de membrana se mueve hacia el $E_{\rm Na}$ y se aleja del $E_{\rm K}$. Ésta es la base de casi todas las señales eléctricas en el sistema nervioso: el potencial de membrana puede cambiar desde su valor de reposo cuando cambia la permeabilidad de la membrana a determinados iones. Los iones sodio y potasio desempeñan papeles importantes, pero existen también papeles importantes para los iones cloruro (Cl-) y calcio (Ca2+); ellos siguen las mismas reglas (descritas en la ecuación de Nernst).

Canales iónicos regulados

El potencial de reposo es el resultado de la difusión de K+ y Na+ a través de canales iónicos que siempre están abiertos; se dice que estos canales son *no regulados*. Las neuronas también tienen canales iónicos regulados, que se abren o se cierran en respuesta a uno de tres tipos de estímulos. Los canales iónicos activados por estiramiento se encuentran en células que detec-

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Cuál es el potencial de equilibrio ($E_{\tilde{X}}$) a 37 °C para un ion X+ si [X+]_{exterior} = 10 mM y [X+]_{interior} = 100 mM?
- 2. Supongamos que el potencial de membrana de una célula se desplaza desde –70 mV hasta –50 mV. ¿Qué cambios en la permeabilidad de la célula al K+ o al Na+ podrían producir ese desplazamiento?
- 3. Compare los canales iónicos regulados por ligando y regulados por voltaje en función de los estímulos que los abren.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 48-3

Los potenciales de acción son las señales conducidas por los axones

Si una célula tiene canales iónicos regulados, su potencial de membrana puede cambiar en respuesta a los estímulos que abran o cierran esos canales. Algunos de estos estímulos desencadenan una hiperpolarización (fig. 48-12a), un aumento de la magnitud del potencial de membrana (el interior de la membrana se hace más negativo). Las hiperpolarizaciones pueden deberse a la

apertura de los canales de K+ regulados, lo cual aumenta la permeabilidad de la membrana al K+ y determina que el potencial se aproxime al $E_{\rm K}$ (-92 mV a 37 °C). Otros estímulos desencadenan una **despolarización (fig. 48-12b)**, una reducción de la magnitud del potencial de membrana (el interior de la membrana se hace menos negativo). Las despolarizaciones pueden deberse a la apertura de los canales de Na+ regulados, lo que aumenta la permeabilidad de la membrana al Na+ y hace que el potencial se aproxime al $E_{\rm Na}$ (+62 mV a 37 °C). Estos cambios en el potencial de membrana se denominan **potenciales graduados** porque la magnitud de la hiperpolarización o la despolarización varía con la fuerza del estímulo. Un estímulo mayor produce un cambio mayor en la permeabilidad y, como consecuencia, un cambio mayor en el potencial de membrana.

Producción de potenciales de acción

En la mayoría de las neuronas, las despolarizaciones son graduadas sólo hasta cierto voltaje de la membrana, denominado umbral. Un estímulo suficientemente fuerte como para producir una despolarización que alcanza el umbral desencadena un tipo diferente de respuesta, denominada potencial de acción (fig. 48-12c). Un potencial de acción es un fenómeno de todo o nada: una vez desencadenado posee una magnitud que es independiente de la fuerza del estímulo desencadenante. Los potenciales de acción son las señales que transportan información a lo largo de los axones, a veces recorriendo largas distancias, como desde los dedos del pie hasta la médula espinal.

Los potenciales de acción de la mayoría de las neuronas son muy breves, de sólo 1-2 milisegundos (ms) de duración. Tener potenciales de acción breves permite a la neurona producirlos

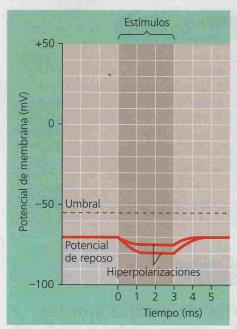
con alta frecuencia. Esta característica es importante porque las neuronas codifican información en la frecuencia de sus potenciales de acción. Por ejemplo, en las neuronas sensitivas que funcionan en el reflejo patelar, la frecuencia de los potenciales de acción se relaciona con la magnitud y con el estiramiento brusco del músculo cuádriceps.

Como se muestra en la **figura 48-13**, tanto los canales del Na+ regulados por voltaje como los canales de K+ regulados por voltaje participan en la producción de un potencial de acción. Ambos tipos de canales se abren por la despolarización de la membrana, pero responden de forma independiente y secuencial: los canales de Na+ se abren antes que los canales de K+.

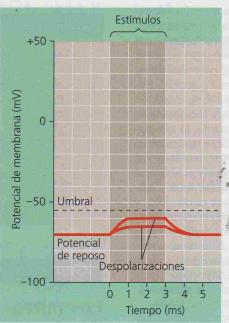
Cada canal de Na⁺ regulado por voltaje tiene dos puertas, una puerta de activación y una puerta de inactivación, y ambas se deben abrir para que el Na⁺ se difunda a través del canal. Den el potencial de reposo, la puerta de activación está cerrada y la puerta de inactivación está abierta en la mayoría de los canales del Na⁺. La despolarización de la membrana abre rápidamente la puerta de activación y cierra lentamente la puerta de inactivación.

Cada canal del K+ regulado por voltaje tiene sólo una puerta, una puerta de activación. En el potencial de reposo se cierra la puerta de activación en la mayoría de los canales de K+. La despolarización de la membrana abre lentamente la puerta de activación del canal de K+.

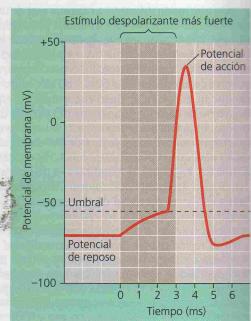
¿De qué modo estas propiedades del canal contribuyen a la producción de un potencial de acción? 2 Cuando un estímulo despolariza la membrana, se abren las puertas de activación sobre ciertos canales de Na+, permitiendo que se difunda más Na+ en la célula. El influjo de Na+ produce una mayor despolarización, que abre las puertas de activación en aún más canales de



(a) Hiperpolarizaciones graduadas producidas por dos estímulos que aumentan la permeabilidad de la membrana al K⁺. El estímulo mayor produce una hiperpolarización mayor.

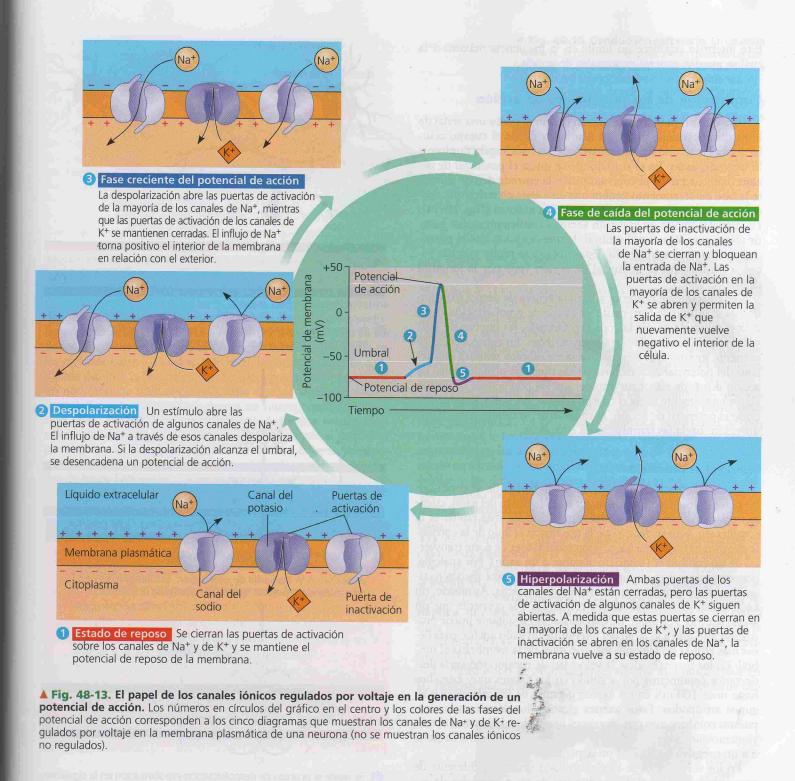


(b) Despolarizaciones graduadas producidas por dos estímulos que aumentan la permeabilidad de la membrana al Na⁺. El estímulo más grande produce una mayor despolarización.



(c) Potencial de acción desencadenado por una despolarización que alcanza el umbral.

▲ Fig. 48-12. Potenciales graduados y potencial de acción de una neurona.



Na+ y permite que se difunda más Na+ en la célula y así sucesivamente. Una vez cruzado el umbral, este ciclo de retroalimentación positiva lleva rápidamente al potencial de membrana hasta casi el $E_{\rm Na}$ durante la *fase de crecimiento*. Sin embargo, dos acontecimientos impiden que el potencial de membrana alcance realmente el $E_{\rm Na}$: a) se cierran las puertas de inactivación en la mayoría de los canales de Na+, lo que detiene la entrada de Na+, y b) se abren las puertas de activación en la mayoría de los canales de K+, lo que produce una rápida salida de K+. Ambos acontecimientos rápidamente vuelven a conducir el potencial de membrana hacia el $E_{\rm K}$ durante la *fase de caída*. De hecho, en la fase final de un potencial de acción, denominada *hiperpolariza*-

ción, la permeabilidad de la membrana al K^* es más alta que en reposo, de modo que el potencial de membrana está más próximo al $E_{\rm k}$ que durante el potencial de reposo. Las puertas de activación de los canales del K^* , finalmente, se cierran y el potencial de membrana regresa al potencial de reposo.

Las puertas de inactivación de los canales del Na+ se mantienen cerradas durante la fase de caída y la primera fase de la hiperpolarización. En consecuencia, si se desarrolla un segundo estímulo despolarizante durante este período, no podrá desencadenarse un potencial de acción. El "tiempo de inactivación", que sigue a un potencial de acción cuando no se puede iniciar un segundo potencial de acción, se denomina período refractario. Este intervalo establece un límite en la frecuencia máxima a la cual se pueden generar potenciales de acción.

Conducción de los potenciales de acción

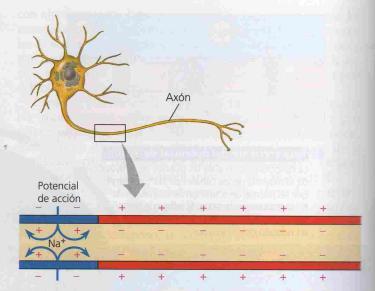
Para que un potencial de acción funcione como una señal de larga distancia debe viajar sin disminuir desde el cuerpo celular hasta las terminaciones sinápticas. Lo hace regenerándose a lo largo del axón. En el sitio donde se inicia el potencial de acción (habitualmente el cono axónico), la entrada de Na⁺ durante la fase de crecimiento genera una corriente eléctrica que despolariza la región vecina de la membrana axónica (fig. 48-14). La despolarización en la región vecina es suficientemente grande como para alcanzar el umbral, lo que ocasiona que el potencial de acción se reinicie allí. Este proceso se repite muchas veces, a medida que el potencial de acción viaja por la longitud del axón.

Inmediatamente posterior a la zona viajera de despolarización debida al influjo de Na+, existe una zona de repolarización debida a la salida de K+. En la zona repolarizada, las puertas de activación de los canales de Na+ siguen cerradas. En consecuencia, la corriente interior que despolariza la membrana axónica por delante del potencial de acción no puede producir otro potencial de acción detrás de ella. Esto impide que los potenciales de acción viajen nuévamente hacia el cuerpo celular. Por tanto, una vez iniciado el potencial de acción, normalmente, se mueve sólo en una dirección: hacia las terminaciones sinápticas.

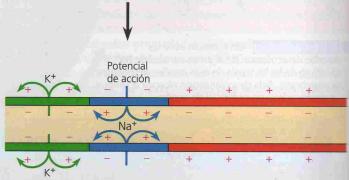
Velocidad de conducción

Varios factores afectan a la velocidad con la que se conducen los potenciales de acción. Un factor es el diámetro del axón: cuanto mayor (más ancho) es el diámetro del axón, más rápida es la conducción. Esto se debe a que la resistencia al flujo de la corriente eléctrica es inversamente proporcional al área de corte transversal de un conductor (como un alambre o un axón). Por analogía, pensemos de qué modo una manguera ancha ofrece menos resistencia al flujo de agua que una manguera estrecha. Asimismo, un axón ancho proporciona menos resistencia a la corriente que un axón estrecho. Por tanto, la despolarización resultante puede propagarse aun más a lo largo del interior de un axón ancho, para llevar más rápido las regiones más distantes de la membrana al umbral. En los invertebrados, la velocidad de conducción varía desde varios centímetros por segundo en los axones muy estrechos hasta unos 100 m/s en los axones gigantes de los calamares y algunos artrópodos. Estos axones gigantes funcionan en las respuestas conductuales que requieren gran velocidad, como el movimiento súbito de la cola hacia atrás que permite a una langosta o a un cangrejo escapar de un depredador.

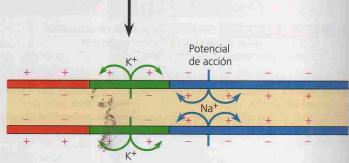
En los vertebrados se ha desarrollado un medio diferente de aumentar la velocidad de conducción de los potenciales de acción. Recordemos que los axones de muchos vertebrados están rodeados por una vaina de mielina (fig. 48-8). La mielina aumenta la velocidad de conducción de los potenciales de acción, al aislar la membrana axónica. El aislamiento tiene el mismo efecto que aumentar el diámetro del axón: determina que la corriente de despolarización asociada con un potencial de acción se propague más lejos a lo largo del interior de un axón y conduzca con mayor rapidez a las regiones más distantes de la membrana hasta el umbral. La gran ventaja de la mielinización es la eficiencia de espacio. Un axón mielínico de 20 µm de diámetro tiene, aproximadamente, la misma velocidad de conducción que un axón de calamar gigante (diámetro 1 mm), pero más de 2000 de esos



1 Se genera un potencial de acción a medida que el Na⁺ fluye a través de la membrana en un lugar determinado.

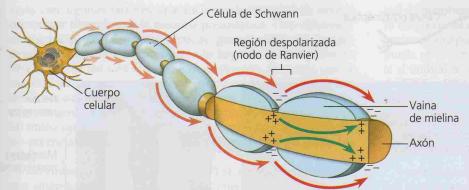


2 La despolarización del potencial de acción se propaga hasta la región vecina de la membrana, lo que reinicia allí el potencial de acción. A la izquierda de esta región, la membrana se está repolarizando a medida que el K+ fluye hacia el exterior.



3 Se repite el proceso de despolarización-repolarización en la siguiente región de la membrana. De esta forma, las corrientes locales de iones a través de la membrana plasmática determinan que el potencial de acción se propague a lo largo de la longitud del axón.

▲ Fig. 48-14. Conducción de un potencial de acción. Las tres partes de esta figura muestran los acontecimientos que se desarrollan en un axón en tres momentos sucesivos a medida que un potencial de acción pasa de izquierda a derecha. En cada punto a lo largo del axón, los canales iónicos regulados por voltaje atraviesan la secuencia de cambios descritos en la figura 48-13. Los colores de las regiones de la membrana que se muestran aquí corresponden a las fases del potencial de acción de la figura 48-13.



▼Fig. 48-15. Conducción saltatoria. En un axón mielínico, la corriente despolarizante durante un potencial de acción en un nodo de Ranvier se propaga a lo largo del interior del axón hasta el nodo siguiente (flechas azules), donde se reinicia por sí mismo. Por tanto, el potencial de acción salta de un nodo al otro a medida que viaja a lo largo del axón (flechas rojas).

axones mielínicos pueden hallarse empaquetados en el espacio ocupado tan sólo por un axón gigante.

En un axón mielínico, los canales de Na+ y de K+ regulados por voltaje están concentrados en brechas de la vaina de mielina denominadas nodos de Ranvier (fig. 48-8). El líquido extracelular se encuentra en contacto con la membrana axónica sólo en los nodos. En consecuencia, no se generan potenciales de acción en las regiones entre los nodos. Más bien, la corriente interior producida durante la fase de crecimiento del potencial de acción en un nodo recorre todo el camino hasta el nodo siguiente, donde despolariza a la membrana y genera un nuevo potencial de acción (fig. 48-15). Este mecanismo se denomina conducción saltatoria (del latín saltare, saltar) porque el potencial de acción parece saltar a lo largo del axón de un nodo al otro. La conducción saltatoria puede transmitir potenciales de acción a velocidades de hasta 120 m/s en los axones mielínicos.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿En qué se diferência un potencial de acción de un potencial graduado?
- 2. Imagine una mutación causada porque las puertas de inactivación sobre los canales del Na* permanecen cerradas más tiempo después de un potencial de acción. ¿De qué modo afectaría esto a la máxima frecuencia en la cual se pueden generar potenciales de acción?
- 3. Ordene estos elementos desde la velocidad de conducción más baja hasta la más alta: a) axón mielínico de pequeño diámetro; b) axón mielínico de gran diámetro; c) axón amielínico de pequeño diámetro.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 48-4

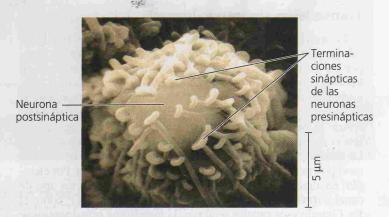
Las neuronas se comunican con otras células en las sinapsis

Cuando un potencial de acción alcanza las terminaciones de un axón, en general, se detiene allí. En la mayoría de los casos, los potenciales de acción no se transmiten de las neuronas a otras células. Sin embargo, se transmite la información, y esta transmi-

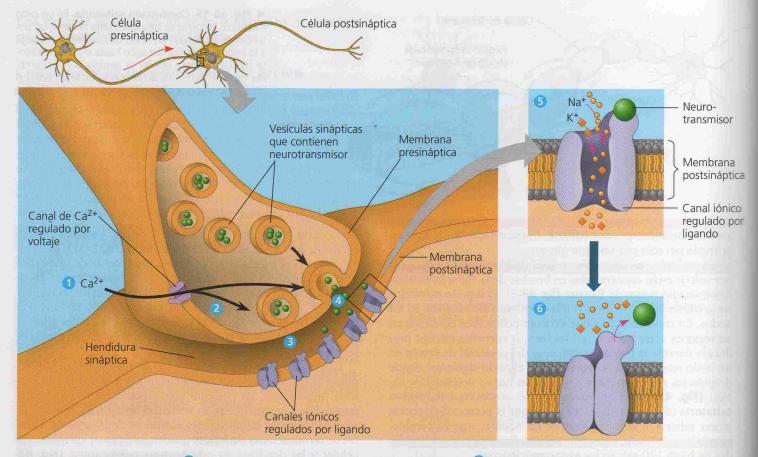
sión ocurre en las sinapsis. Algunas sinapsis, llamadas sinapsis eléctricas, contienen uniones comunicantes (fig. 6-31), que permiten que la corriente eléctrica fluya directamente de una célula a otra. Tanto en los vertebrados como en los invertebrados, las sinapsis eléctricas sincronizan la actividad de las neuronas responsables de ciertos comportamientos estereotipados rápidos. Por ejemplo, las sinapsis eléctricas asociadas con los axones gigantes de las langostas y otros crustáceos facilitan la ejecución rápida de respuestas para la huida.

La gran mayoría de las sinapsis son sinapsis químicas, que implican la liberación de un neurotransmisor químico por la neurona presináptica. La neurona presináptica sintetiza el neurotransmisor y lo empaqueta en vesículas sinápticas, que son almacenadas en las terminaciones sinápticas de la neurona. Cientos de terminaciones sinápticas pueden interactuar con el cuerpo celular y las dendritas de una neurona postsináptica (fig. 48-16). Cuando un potencial de acción alcanza una terminación sináptica, despolariza la membrana de la terminación y abre los canales de calcio regulados por voltaje en la membrana (fig. 48-17). Así los iones calcio (Ca²⁺) se difunden dentro de la terminación y esta elevación en la concentración de Ca²⁺ en la terminación hace que algunas de las vesículas sinápticas se fusionen con la membrana, liberando el neurotransmisor por exocitosis (véase cap. 7). El neurotransmisor difunde a través de la hendidura sináptica, una brecha estrecha que separa la neurona presináptica de la célula postsináptica. El efecto del neurotransmisor sobre la célula postsináptica puede ser directo o indirecto (descrito a continuación).

La transmisión de información es mucho más modificable en las sinapsis químicas que en las sinapsis eléctricas. Distintos fac-



▲ Fig. 48-16. Terminaciones sinápticas sobre el cuerpo celular de una neurona postsináptica (MEB en color).



▲ Fig. 48-17. Sinapsis química. ① Cuando un potencial de acción despolariza la membrana plasmática de la terminación sináptica, ② abre los canales de Ca²+ regulados por voltaje en la membrana y desencadena la entrada de Ca²+. ③ La concentración elevada de Ca²+ en la terminación hace que las vesículas sinápticas

se fusionen con la membrana presináptica. 49 Las vesículas liberan el neurotransmisor en la hendidura sináptica. 55 El neurotransmisor se une a la porción del receptor de los canales iónicos regulados por ligando en la membrana postsináptica y abre los canales. En la sinapsis que mostramos aquí se puede difundir tanto

Na+ como K+ a través de los canales. ⑤ El neurotransmisor se libera de los receptores y los canales se cierran. La transmisión sináptica termina cuando el neurotransmisor se difunde fuera de la hendidura sináptica, es captado por la terminación sináptica u otra célula o es degradado por una enzima.

tores pueden afectar a la cantidad de neurotransmisor que se libera o la capacidad de respuesta de la célula postsináptica. Estas modificaciones subyacen a la capacidad de un animal de alterar su comportamiento en respuesta al cambio y forman la base del aprendizaje y la memoria.

Transmisión sináptica directa

En muchas sinapsis químicas, los canales iónicos regulados por ligando, con capacidad de fijar el neurotransmisor, se agrupan en la membrana de la célula postsináptica, directamente en frente a la terminación sináptica (fig. 48-17). La unión del neurotransmisor a una parte particular del canal, el receptor, abre el canal y permite que algunos iones específicos se difundan a través de la membrana postsináptica. Este mecanismo de transferencia de información se denomina *transmisión sináptica directa*. En general, el resultado es un *potencial postsináptica*, un cambio en el potencial de membrana de la célula postsináptica. Por ejemplo, en algunas sinapsis, el neurotransmisor se une a un tipo de canal a través del cual se pueden difundir tanto el Na+ como el K+. Cuando esos canales se abren, la membrana postsináptica se despolariza a medida que el potencial de membrana se aproxima a un valor más o menos intermedio entre $E_{\rm K}$ y $E_{\rm Na}$. Como estas

despolarizaciones llevan al potencial de membrana hacia el umbral, se las denomina potenciales postsinápticos excitatorios (PPSE). En otras sinapsis, un neurotransmisor diferente se une a los canales que son selectivos sólo para K*. Cuando esos canales se abren, la membrana postsináptica se hiperpolariza. Las hiperpolarizaciones producidas de esta forma se denominan potenciales postsinápticos inhibitorios (PPSI) porque alejan el potencial de membrana del umbral.

Hay distintos mecanismos que terminan el efecto de los neurotransmisores sobre las células postsinápticas. En muchas sinapsis, el neurotransmisor simplemente se difunde fuera de la hendidura sináptica. En otras, el neurotransmisor es captado por la neurona presináptica mediante transporte activo y es reempaquetado en las vesículas sinápticas. Las células gliales captan activamente el neurotransmisor en algunas sinapsis y lo metabolizan como combustible. El neurotransmisor acetilcolina (explicado brevemente) se degrada por una enzima, la acetilcolinesterasa, que reside en la hendidura sináptica.

Suma de los potenciales postsinápticos

A diferencia de los potenciales de acción, que son todo o nada, los potenciales postsinápticos son graduados; su magnitud varía con algunos factores, que incluyen la cantidad de neurotransmisor liberado por la neurona presináptica. Otra diferencia es que los potenciales postsinápticos, generalmente, *no* se regeneran a medida que se propagan a lo largo de la membrana de una célula; se reducen al alejarse de la sinapsis. Recuerde que la mayoría de las sinapsis de una neurona se localizan sobre sus dendritas o el cuerpo celular, mientras que los potenciales de acción, en general, se inician en el cono axónico. Por tanto, un PP-SE único suele ser demasiado pequeño como para desencadenar un potencial de acción en una neurona postsináptica (fig. 48-18a).

Sin embargo, si se desarrollan dos PPSE en rápida sucesión en una sinapsis aislada, el segundo PPSE puede comenzar antes de que el potencial de membrana de la neurona postsináptica haya vuelto al potencial de reposo después del primer PPSE. Cuando eso sucede, los PPSE se unen, efecto denominado suma temporal (fig. 48-18b). Más aun, los PPSE producidos casi simultáneamente por diferentes sinapsis sobre la misma neurona postsináptica también pueden sumarse, con un efecto denominado suma espacial (fig. 48-18c). A través de la suma espacial y temporal, varios PPSE pueden despolarizar la membrana en el cono axónico hasta el umbral y determinar que la neurona postsináptica produzca un potencial de acción. La suma también se aplica a los PPSI: dos o más PPSI que se desarrollan de modo casi simultáneo o en rápida sucesión tienen un efecto hiperpolarizante mayor que un solo PPSI. A través de la suma, un PPSI también puede oponerse al efecto de un PPSE (fig. 48-18d).

Esta interacción entre las aferencias excitatorias e inhibitorias es la esencia de la integración en el sistema nervioso. El cono axónico es el centro integrador de la neurona, la región donde el potencial de membrana en cualquier instante representa el efecto sumado de todos los PPSE y los PPSI. Siempre que el poten-

cial de membrana en el cono axónico alcanza el umbral, se genera un potencial de acción y viaja a lo largo del axón en sus terminaciones sinápticas. Después del período refractario, la neurona puede producir otro potencial de acción si se alcanza nuevamente el umbral en el cono axónico. Por otra parte, el efecto sumado de PPSE y PPSI también puede mantener el potencial de membrana por debajo del umbral, impidiendo la producción de potenciales de acción.

Transmisión sináptica indirecta

Hasta ahora nos hemos concentrado en la transmisión sináptica directa, en la cual, un neurotransmisor se une directamente a un canal iónico y determina que el canal se abra. En la transmisión sináptica indirecta, un neurotransmisor se une a un receptor que no forma parte de un canal iónico. Esto activa una vía de transducción de señales que comprende un segundo mensajero en la célula postsináptica (véase cap. 11). En comparación con los potenciales postsinápticos producidos por transmisión sináptica directa, los efectos de la transmisión sináptica indirecta tienen un efecto más lento pero duran más (hasta varios minutos).

Distintas vías de transmisión de señales desempeñan un papel en la transmisión sináptica indirecta. Una de las vías mejor estudiadas afecta al AMP cíclico (cAMP) como segundo mensajero. Por ejemplo, cuando el neurotransmisor noradrenalina se une a su receptor, el complejo neurotransmisor-receptor activa a una proteína G, que, a su vez, activa a la adenililciclasa, la enzima que convierte el ATP en cAMP (véase cap. 11). El AMP cíclico activa a la proteincinasa A, que fosforila proteínas específicas de los canales en la membrana postsináptica, y hace que se abran o, en algunos casos, que se cierren. Debido al efecto amplificador de la vía de transducción de señales, la unión de una molécula de neu-

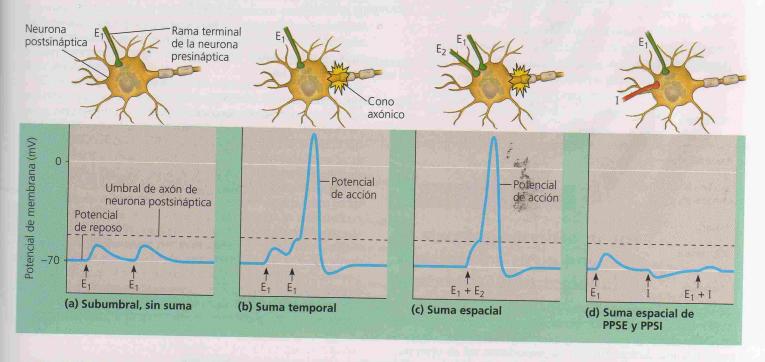


Fig. 48-18. Suma de potenciales postsinápticos. Estos gráficos trazan los cambios en el potencial de membrana en el cono axónico de una neurona postsináptica. Las flechas indican los momentos en que se desarrollan potenciales postsinápticos en dos sinapsis excitatorias (E₁ y E₂, verdes en los diagramas arriba de los gráficos) y en una sinapsis inhibitoria (I, roja). Al igual que la mayoría de los PPSE los producidos en E₁ y E₂ no alcanzan el umbral en el cono axónico sin suma.

rotransmisor a un único receptor puede abrir o cerrar muchos canales.

Neurotransmisores

El **cuadro 48-1** enumera algunos de los principales neurotransmisores conocidos. Cada neurotransmisor se une a su propio grupo de receptores; algunos neurotransmisores tienen docenas o más de receptores diferentes, que pueden producir efectos muy diferentes en las células postsinápticas. Los fármacos dirigidos a receptores específicos son poderosas herramientas para el tratamiento de las enfermedades del sistema nervioso.

Acetilcolina

La acetilcolina es uno de los neurotransmisores más comunes tanto en invertebrados como en vertebrados. En el SNC de los vertebrados puede ser inhibitoria o excitatoria, de acuerdo con el tipo de receptor. En la unión neuromuscular de los vertebrados, la sinapsis entre una neurona motora y una célula muscular es-

quelética, la acetilcolina liberada por la neurona motora se une a los receptores sobre los canales regulados por ligando en la célula muscular para producir un PPSE a través de transmisión sináptica directa. La nicotina se une a los mismos receptores, que también se encuentran en otros sitios en el SNP y en distintos sitios en el SNC. Los efectos fisiológicos y psicológicos de la nicotina son el resultado de su afinidad por este tipo de receptor colinérgico. En el músculo cardíaco (corazón) de los vertebrados, la acetilcolina liberada por las neuronas parasimpáticas (se explica más adelante) activa una vía de transducción de señales cuyas proteínas G tienen dos efectos: inhibición de la adenililciclasa y apertura de los canales del K⁺ en la membrana de la célula muscular. Ambos efectos reducen la fuerza y la frecuencia de contracción de las células del músculo cardíaco.

Aminas biógenas

Las aminas biógenas son neurotransmisores derivados de aminoácidos. Un grupo, conocido como catecolaminas, se compone de neurotransmisores producidos a partir del aminoácido tirosina. Este grupo incluye a la adrenalina y la noradrenalina.

Neurotransmisor	Estructura	Clase funcional	Sitios de secreción
Acetilcolina	$H_3C - C - O - CH_2 - CH_2 - N^+ - [CH_3]_3$	Excitatoria de los músculos esque- léticos de los vertebrados; excita- toria o inhibitoria en otros sitios	SNC; SNP; unión neuromuscular de los vertebrados
Aminas biógenas	НО		
Noradrenalina	HO—CH—CH ₂ —NH ₂ HO OH	Excitatoria o inhibitoria	SNC; SNP
Dopamina *	HO—CH ₂ —CH ₂ —NH ₂	Generalmente excitatoria; puede ser inhibitoria en algunos sitios	SNC; SNP
Serotonina	HO CH CH2 CH2 NH2	Generalmente inhibitoria	SNC class of two cases of the state of
Aminoácidos			
GABA (ácido gammaa- minobutírico)	H ₂ N — CH ₂ — CH ₂ — CH ₂ — COOH	Inhibitorio	SNC; unión neuromuscular de los invertebrados
Glicina	H ₂ N—CH ₂ —COOH	Inhibitoria	SNC
Glutamato	H ₂ N — CH — CH ₂ — CH ₂ — COOH COOH	Excitatorio	SNC; unión neuromuscular de los inver- tebrados
Aspartato	Н ₂ N — CH — CH ₂ — COOH СООН	Excitatorio	SNC
Neuropéptidos (un grup	o muy diverso, de los cuales sólo se m	uestran dos)	Produce a la company
	ı—Pro—Lys—Pro—Gln—Gln—Phe— □—Gly—Leu—Met	Excitatoria	SNC; SNP
Metaencefalina Tyr-	—Gly—Gly—Phe—Met	Generalmente inhibitoria	SNC

que también funcionan como hormonas (véase cap. 45) y un compuesto estrechamente relacionado denominado **dopamina**. Otra amina biógena, la **serotonina**, se sintetiza a partir del aminoácido triptófano. Las aminas biógenas participan, a menudo, en la transmisión sináptica directa, principalmente, en el SNC. Sin embargo, la noradrenalina también funciona en una rama del SNP denominada sistema nervioso autónomo, que se explica en el concepto 48-5.

La dopamina y la serotonina se liberan en muchos sitios del cerebro y afectan al sueño, al estado de ánimo, a la atención y al aprendizaje. Los desequilibrios de estos neurotransmisores se asocian con varios trastornos. Por ejemplo, el trastorno degenerativo enfermedad de Parkinson se asocia con la ausencia de dopamina en el cerebro (véase concepto 48-7). Al parecer, algunos compuestos psicoactivos, como el LSD y la mescalina, producen sus efectos alucinatorios al unirse a receptores del cerebro para la serotonina y la dopamina. La depresión a menudo se trata con fármacos que aumentan las concentraciones en el cerebro de aminas biógenas, como noradrenalina o serotonina. Por ejemplo, el Prozac (fluoxetina) eleva la concentración de serotonina al inhibir su captación después de su liberación.

Aminoácidos y péptidos

Se sabe que cuatro aminoácidos funcionan como neurotransmisores en el SNC: el ácido gamma aminobutírico (GABA), la glicina, el glutamato y el aspartato. El GABA, del cual se cree que es el neurotransmisor de la mayoría de las sinapsis inhibitorias del cerebro, produce PPSI al aumentar la permeabilidad de la membrana postsináptica al Cl-.

Algunos neuropéptidos, cadenas de aminoácidos relativamente cortas, sirven como neurotransmisores. La mayoría de las neuronas liberan uno o más neuropéptidos y un neurotransmisor no peptídico. Muchos neuropéptidos se producen por modificación postraduccional de precursores proteicos mucho más grandes. Por ejemplo, la escisión del precursor proencefalina de 267 aminoácidos proporciona cuatro copias del pentapéptido metaencefalina y otros péptidos. Igual que las aminas biógenas, los neuropéptidos a menudo funcionan a través de vías de transducción de señales.

El neuropéptido sustancia P es un neurotransmisor excitatorio clave que media nuestra percepción del dolor, mientras que otros neuropéptidos, denominados endorfinas, funcionan como analgésicos naturales, disminuyendo la percepción del dolor. Los neuroquímicos Candace Pert y Solomon Snyder, de la John Hopkins University, descubrieron las endorfinas en la década de 1970 cuando buscaban receptores específicos para los opiáceos morfina y heroína en las neuronas cerebrales. Una investigación más profunda demostró que los opiáceos se unen a estos receptores, imitando a las endorfinas (fig. 23-17) que se producen en el cerebro durante los períodos de estrés físico o emocional, como el parto. Además de aliviar el dolor, las endorfinas también disminuyen la producción de orina al estimular la secreción de ADH (véase cap. 45), reducen la respiración, producen euforia y tienen otros efectos emocionales. Una endorfina liberada de la hipófisis anterior como hormona también afecta a regiones específicas del cerebro, y proporciona un ejemplo de la superposición entre el control endocrino y nervioso.

Gases

Como muchos otros tipos de células, algunas neuronas del SNP y del SNC de los vertebrados liberan gases disueltos, especialmente óxido nítrico (NO; véase cap. 45) y monóxido de car-

bono (CO), como reguladores locales. Por ejemplo, durante las relaciones sexuales de los hombres, algunas neuronas liberan NO en el tejido eréctil del pene. En respuesta, las células del músculo liso en las paredes de los vasos sanguíneos se dilatan y llenan el tejido eréctil esponjoso con sangre, lo que produce la erección. Como leímos en el capítulo 45, el fármaco contra la impotencia masculina Viagra aumenta la capacidad para lograr y mantener la erección, al inhibir una enzima que retrasa los efectos relajantes musculares del NO.

El monóxido de carbono se sintetiza por la enzima hemooxigenasa, una de la cual forma se localiza en ciertas poblaciones de neuronas en el cerebro y el SNP. En el cerebro, el CO regula la liberación de hormonas hipotalámicas. En el SNP actúa como neurotransmisor inhibitorio que hiperpolariza las células del músculo liso intestinal.

Al contrario de los neurotransmisores típicos, el NO y el CO no se almacenan en vesículas citoplasmáticas; las células los sintetizan a demanda. Estas sustancias se difunden en las células diana vecinas, producen un cambio y son degradadas, todo en solo algunos segundos. En muchas de sus estructuras diana, que incluyen las células de músculo liso, el NO funciona como muchas otras hormonas, estimulando a una enzima ligada a la membrana para sintetizar un segundo mensajero que afecta directamente al metabolismo celular.

En el resto de este capítulo consideraremos el modo en que los mecanismos celulares y bioquímicos que hemos explicado hasta ahora contribuyen a la función nerviosa a nivel del sistema.

Evaluación de conceptos 4



- 1. Los caracoles cónicos producen una toxina que bloquea los canales de calcio regulados por voltaje. ¿Cuál de los dos tipos de sinapsis sería más afectado por la toxina? ¿Por qué?
- 2. Los pesticidas organofosforados actúan inhibiendo a la acetilcolinesterasa, la enzima que degrada al neurotransmisor acetilcolina. Explique de qué modo estas toxinas afectarían a los PPSE producidos por la acetilcolina.
- 3. ¿Cómo es posible que un neurotransmisor determinado produzca efectos opuestos en diferentes tejidos?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.



El sistema nervioso de los vertebrados tiene una especialización regional

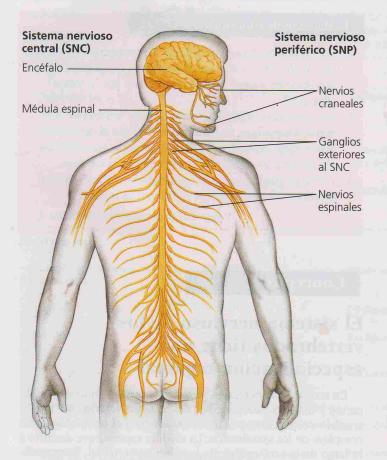
En todos los vertebrados, el sistema nervioso muestra cefalización y distintos componentes del SNC y SNP (fig. 48-19). El encéfalo proporciona poder integrador para el comportamiento complejo de los vertebrados. La médula espinal, que discurre a lo largo de la cara interna de la columna vertebral, integra respuestas simples a ciertos tipos de estímulos (como el reflejo patelar) y transmite información hacia el encéfalo y desde él. A diferencia del cordón nervioso ventral de muchos invertebrados, la médula espinal de los vertebrados discurre a lo largo del lado

dorsal del cuerpo y no contiene ganglios segmentarios. Sin embargo, existen ganglios segmentarios inmediatamente por fuera de la médula espinal (figs. 48-2h y 48-19) y la disposición de las neuronas en el interior de la médula espinal muestra claramente

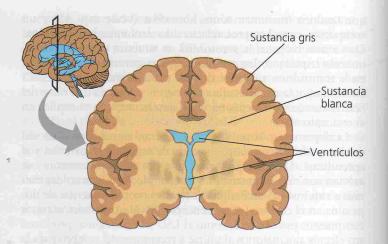
una organización segmentaria subyacente.

El SNC de los vertebrados deriva del cordón nervioso embrionario dorsal, que es hueco; una de las características filogenéticas de los cordados (véase cap. 34). En el adulto, esta característica persiste como el **epéndimo** de la médula espinal y los cuatro **ventrículos** del cerebro **(fig. 48-20)**. Tanto el epéndimo como los ventrículos están llenos de **líquido cefalorraquídeo**, que se forma en el cerebro por la filtración de la sangre. El líquido cefalorraquídeo circula lentamente a través del epéndimo y los ventrículos y luego drena en las venas, ayudando en el aporte de nutrientes y hormonas a diferentes partes del cerebro y en la eliminación de desechos. En los mamíferos, el líquido cefalorraquídeo también sirve de amortiguador en el cerebro y en la médula espinal, al circular entre dos de las meninges, capas de tejido conjuntivo que rodean al SNC.

Los axones en el interior del SNC a menudo se encuentran en haces bien definidos o tractos, cuyas vainas de mielina les proporcionan un aspecto blancuzco. En cortes transversales del cerebro y la médula espinal, esta **sustancia blanca** es claramente distinguible de la **sustancia gris**, que se compone sobre todo de dendritas, axones amielínicos y cuerpos neuronales (figs. 48-4 y 48-20).



▲ Fig. 48-19. Sistema nervioso de los vertebrados. El sistema nervioso central se compone del encéfalo y la médula espinal. Los nervios craneales, los nervios espinales y los ganglios fuera del sistema nervioso central forman el sistema nervioso periférico.



▲ Fig. 48-20. Ventrículos, sustancia gris y sustancia blanca. Los ventrículos en la profundidad del interior del cerebro contienen líquido cefalorraquídeo. La mayor parte de la sustancia gris se encuentra en la superficie del cerebro, rodeando a la sustancia blanca.

Sistema nervioso periférico

El SNP transmite información hacia y desde el SNC y desempeña un papel importante en la regulación del movimiento y el medio interno de los vertebrados. Desde el punto de vista estructural, el SNP de los vertebrados consiste en pares de nervios craneales y espinales y sus ganglios asociados (fig. 48-19). Los nervios craneales se originan en el cerebro y terminan, principalmente, en los órganos de la cabeza y de la parte superior del cuerpo. Los nervios raquídeos se originan en la médula espinal y se extienden hasta las partes del cuerpo que están por debajo de la cabeza. Los mamíferos poseen 12 pares de nervios craneales y 31 pares de nervios raquídeos. La mayoría de los nervios craneales y todos los nervios raquídeos contienen axones de neuronas sensitivas y motoras; algunos de los nervios craneales (por ejemplo, los nervios olfatorio y óptico) son sólo sensoriales.

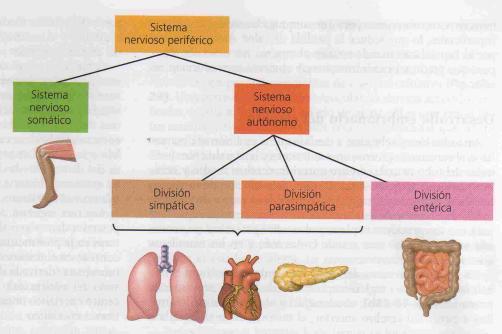
El SNP puede dividirse en dos componentes funcionales: el sistema nervioso somático y el sistema nervioso autónomo (fig. 48-21). El sistema nervioso somático transmite señales hacia los músculos esqueléticos, y desde ellos, principalmente, en respuesta a estímulos externos. A menudo se considera voluntario porque está sometido al control consciente, pero gran parte de la actividad muscular esquelética, en realidad, se controla por los reflejos mediados por la médula espinal o por una parte del encéfalo denominada tronco encefálico. El sistema nervioso autónomo regula el medio interno, al controlar los músculos liso y cardíaco y los órganos de los sistemas digestivo, cardiovascular, excretor y endocrino. Este control, en general, es involuntario. Tres divisiones –simpática, parasimpática y entérica– forman, en conjunto, el sistema nervioso autónomo.

La **figura 48-22** compara la organización y las acciones de las divisiones simpática y parasimpática. La activación de la **división simpática** corresponde al despertar y a la generación de energía (la respuesta "lucha o huida"). Por ejemplo, el corazón late más rápido, el hígado convierte el glucógeno en glucosa, los bronquios de los pulmones se dilatan y aumentan el intercambio de gases, se inhibe la digestión y se estimula la secreción de adrenalina (epinefrina) de la médula suprarrenal. La activación de la **división parasimpática** generalmente produce respuestas opuestas que promueven la calma y el retorno a las funciones de

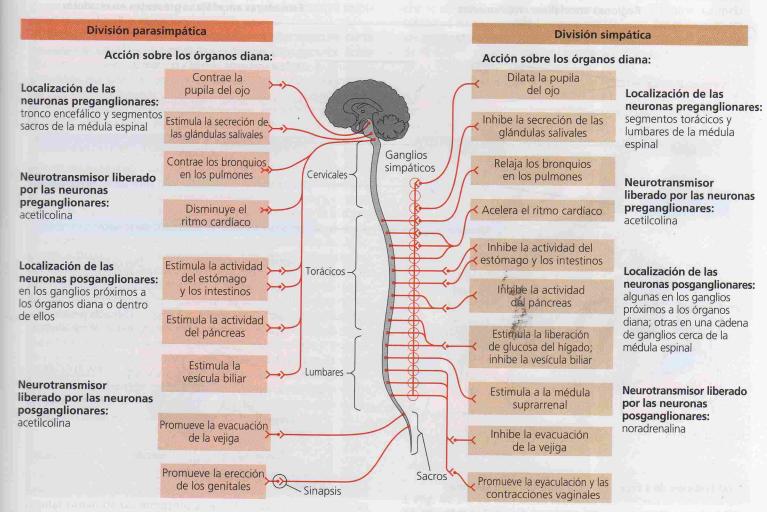
automantenimiento ("descanso y digestión"). Por ejemplo, el aumento de actividad en la división parasimpática disminuye la frecuencia cardíaca, aumenta la producción de glucógeno y estimula la digestión. Cuando las neuronas simpáticas y parasimpáticas inervan el mismo órgano, a menudo (pero no siempre). tienen efectos antagónicos (opuestos).

La división entérica consiste en redes de neuronas en el tracto digestivo, el páncreas y la vesícula biliar; estas neuronas controlan las secreciones de estos órganos y la actividad de los músculos lisos que producen peristaltismo (véase cap. 41). Aunque fa rama entérica puede funcionar de forma independiente, normalmente está regulada por las divisiones simpática y parasimpática.

Los sistemas nerviosos somático y autónomo, a menudo cooperan para mantener la homeostasis. Por ejemplo, en respuesta a una caída de la temperatura corporal, el hipotálamo manda señales al sis-



▲ Fig. 48-21. Jerarquía funcional del sistema nervioso periférico de los vertebrados.



▲ Fig. 48-22. Divisiones parasimpática y simpática del sistema nervioso autónomo. La mayoría de las vías en cada división se componen de neuronas preganglionares (con los cuerpos celulares en el SNC) y neuronas posganglionares (con los cuerpos celulares en los ganglios del SNP).

tema nervioso autónomo para que contraiga los vasos sanguíneos superficiales, lo que reduce la pérdida de calor. Al mismo tiempo, el hipotálamo manda señales al sistema nervioso somático para que produzca escalofríos, lo que aumenta la producción de calor.

Desarrollo embrionario del cerebro

En todos los vertebrados, a medida que el embrión se desarrolla se observan tres protrusiones anteriores y bilateralmente simétricas del tubo neural: cerebro anterior, cerebro medio y cerebro posterior (fig. 48-23a). Durante la evolución de los vertebrados el cerebro se dividió a su vez desde el punto de vista estructural y funcional. Esta regionalización aumentó la capacidad para una integración compleja, y el cerebro anterior o prosencéfalo se hizo mucho más grande en las aves y en los mamíferos que en otros vertebrados.

En la quinta semana del desarrollo embrionario humano se han formado cinco regiones encefálicas de las tres protrusiones primarias (fig. 48-23b): el telencéfalo y el diencéfalo se desarrollan a partir del cerebro anterior; el mesencéfalo se desarrolla a partir del cerebro medio (y también se denomina mesencéfalo en el adulto) y el *metencéfalo* y el *mielencéfalo* se desarrollan a partir del cerebro posterior.

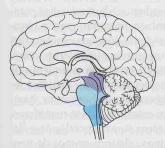
A medida que se desarrolla el cerebro humano, los cambios más profundos ocurren en el telencéfalo, la región del cerebro anterior que da origen al cerebro (fig. 48-23c). El crecimiento rápido y expansivo del telencéfalo durante el segundo y el tercer mes determina que la porción externa del cerebro, denominada corteza cerebral, se extienda sobre gran parte del resto del encéfalo y lo rodee. Los principales centros que se desarrollan a partir del diencéfalo —la división del cerebro anterior que evolucionó antes en la historia de los vertebrados— son el tálamo, el hipotálamo y el epitálamo.

Las tres regiones derivadas del cerebro medio y del cerebro posterior dan origen al tronco encefálico, un conjunto de estructuras en la profundidad del cerebro. El **tronco encefálico** adulto consiste en el mesencéfalo (derivado del cerebro medio), la protuberancia (derivada del metencéfalo) y el bulbo raquídeo (derivado del mielencéfalo). El metencéfalo también da origen a otro centro encefálico importante, el cerebelo, que no forma parte del tronco encefálico.

Regiones encefálicas embrionarias Estructuras encefálicas presentes en el adulto Cerebro (hemisferios cerebrales; se compone de corteza Telencéfalo cerebral sustancia blanca y núcleos basales) Cerebro anterior -Diencéfalo Diencéfalo (tálamo, hipotálamo, epitálamo) Cerebro medio Mesencéfalo Mesencéfalo (parte del tronco encefálico) Metencéfalo Protuberancia (parte del tronco encefálico), cerebelo Cerebro posterior Bulbo raquídeo (parte del tronco encefálico) Mielencéfalo Hemisferio cerebral Diencéfalo: Mesencéfalo Hipotálamo Metencéfalo Tálamo Cerebro medio Glándula pineal Mielencéfalo Cerebro posterior Diencéfalo (parte del epitálamo) Tronco encefálico: Mesencéfalo Protuberancia Médula Glándula Bulbo raquídeo espinal Telencéfalo Cerebro anterior hipófisis Médula espinal Cerebelo Epéndimo (a) Embrión de 1 mes (b) Embrión de 5 semanas (c) Adulto

▲ Fig. 48-23. Desarrollo del encéfalo humano.

Tronco encefálico



El tronco encefálico es una de las partes evolutivamente más antiguas del cerebro de los vertebrados. A veces denominado "cerebro inferior", consiste en un tallo con protrusiones parecidas a gorras en el extremo anterior y la médula espinal. Las tres partes del tronco encefálico —el bulbo raquídeo, la protuberancia y el

mesencéfalo— funcionan en la homeostasis, la coordinación del movimiento y la conducción de la información hasta los centros encefálicos superiores.

Varios centros en el tronco encefálico contienen cuerpos neuronales que envían axones hasta muchas áreas de la corteza cerebral y el cerebelo, y liberan neurotransmisores, como noradrenalina, dopamina, serotonina y acetilcolina. Las señales en estas vías producen cambios en la atención, el estado de alerta, el apetito y la motivación. El **bulbo raquídeo** (que a veces se denomina **médula oblongada**) contiene centros que controlan varias funciones viscerales (automática, homeostática), que incluyen respiración, actividad del corazón y los grandes vasos, deglución, vómitos y digestión. La **protuberancia** también participa en algunas de estas actividades; por ejemplo, regula los centros respiratorios en el bulbo raquídeo.

Todos los axones que transmiten información sensitiva hacia las regiones encefálicas superiores e información motora desde ellas atraviesan el tronco encefálico, lo que convierte la transmisión de la información en una de las funciones más importantes del bulbo raquídeo y la protuberancia. Estas dos regiones también ayudan a coordinar los movimientos corporales a gran escala, como, por ejemplo, la deambulación. La mayoría de los axones que transmiten instrucciones acerca del movimiento desde el cerebro medio y el cerebro anterior hasta la médula espinal cruzan de un lado a otro del SNC en el bulbo raquídeo. En consecuencia, el lado derecho del cerebro controla gran parte del movimiento del lado izquierdo del cuerpo y viceversa.

El mesencéfalo contiene centros para la recepción y la integración de varios tipos de información sensitiva. También envía información sensitiva codificada a lo largo de las neuronas hacia regiones específicas del cerebro anterior. Los centros importantes del mesencéfalo son los colículos inferiores y superiores, que forman parte de los sistemas auditivo y visual, respectivamente. Todos los axones sensoriales involucrados en la audición terminan en los colículos inferiores o los atraviesan en su camino hacia el cerebro. En los vertebrados no mamíferos, los colículos superiores adoptan la forma de lóbulos ópticos prominentes y pueden constituir los únicos centros visuales. En los mamíferos, la visión es integrada al cerebro, lo que permite que los colículos superiores coordinen los reflejos visuales, como girar automáticamente la cabeza cuando la visión periférica capta algo que se mueve hacia usted desde un costado.

Estado de alerta y sueño

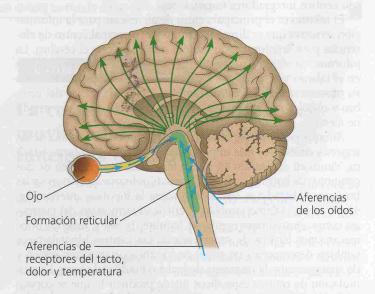
Como sabe cualquiera que haya asistido a una conferencia en una cálida tarde de primavera, la atención y el estado de alerta mental varían de un momento a otro. El estado de alerta es un estado de conciencia del mundo externo. La contrapartida de este estado es el sueño, cuando un individuo sigue recibiendo estímulos externos pero no es consciente de ellos. El estado de aler-

ta y el sueño se controlan por varios centros en el tronco encefálico y el cerebro.

En el centro del tronco encefálico se encuentra un red difusa de neuronas denominada formación reticular, que contiene más de 90 grupos independientes de cuerpos celulares (fig. 48-24). Una parte de la formación reticular, el sistema activador reticular, regula el sueño y el estado de alerta. Al actuar como filtro sensitivo, el sistema activador reticular selecciona qué información alcanza la corteza cerebral, y cuanto más información recibe, más alerta y consciente está una persona. Pero el estado de alerta no es sólo un fenómeno generalizado; ciertos estímulos pueden ser ignorados mientras el cerebro está procesando activamente otros estímulos aferentes. Además, el sueño y la vigilia se regulan por partes específicas del tronco encefálico: la protuberancia y el bulbo raquídeo contienen centros que producen sueño cuando son estimulados, y el mesencéfalo tiene un centro que produce el estado de alerta. La serotonina puede ser el neurotransmisor de los centros que producen sueño. Beber leche antes de acostarse produce sueño porque la leche contiene grandes cantidades de triptófano, el aminoácido a partir del cual se sintetiza la serotonina.

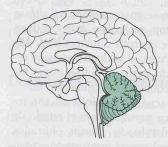
Todas las aves y los mamíferos tienen ciclos sueño/vigilia característicos y la melatonina, una hormona producida por la glándula pineal, también parece desempeñar un papel importante en estos ciclos. Como se explicó en el capítulo 45, por la noche se desarrolla el pico de la secreción de melatonina. La melatonina se ha recomendado como suplemento dietético para tratar los trastornos del sueño, como los asociados con el síndrome de desfase horario (jet lag), el insomnio, el trastorno afectivo estacional y la depresión.

El conocimiento de la función del sueño sigue siendo un tema importante de investigación. Una hipótesis es que el sueño participa en la consolidación del aprendizaje y la memoria, ya que algunos experimentos demuestran que las regiones del cerebro activadas durante una tarea de aprendizaje pueden volverse activas nuevamente durante el sueño.



▲ Fig. 48-24. La formación reticular. Este sistema de neuronas distribuido en todo el tronco encefálico filtra las aferencias sensitivas (flechas azules) y bloquea la información familiar y repetitiva que entra constantemente al sistema nervioso. El sistema envía las aferencias filtradas hacia la corteza cerebral (flechas verdes).

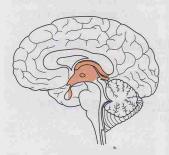
Cerebelo



El cerebelo se desarrolla a partir de parte del metencéfalo (fig. 48-3). Es importante para la coordinación y el control de los errores durante las funciones motoras, perceptivas y cognitivas (las funciones cognitivas incluyen aprendizaje, la toma de decisiones, la conciencia y un conocimiento sensitivo integrado de los

alrededores). Es probable que el cerebelo participe en el aprendizaje y el recuerdo de las habilidades motoras, como las que se usan para montar en bicicleta, porque este aprendizaje puede ser bloqueado por el daño de una de sus divisiones principales. El cerebelo recibe información sensitiva acerca de la posición de las articulaciones y la longitud de los músculos, así como información de los sistemas auditivo y visual. También recibe estímulos vinculados con los comandos motores procedentes del cerebro. El cerebelo integra esta información sensitiva y motora a medida que coordina los movimientos y el equilibrio. La coordinación oculomanual es un ejemplo de control cerebeloso; si el cerebelo se daña, los ojos pueden seguir un objeto en movimiento, pero no se detienen en el mismo lugar que el objeto.

Diencéfalo



El diencéfalo embrionario se desarrolla en tres regiones encefálicas del adulto: el epitálamo, el tálamo y el hipotálamo (fig. 48-23). El **epitálamo** incluye la glándula pineal y el plexo coroideo, uno de varios grupos de capilares que producen líquido cefalorraquídeo a partir de la sangre. El tálamo y el hipotálamo

son centros integradores importantes.

El tálamo es el principal centro de aferencias para la información sensitiva que se dirige al cerebro y el principal centro de eferencias para la información motora que abandona el cerebro. La información aferente proveniente de todos los sentidos se separa en el tálamo y se envía a los centros cerebrales apropiados para su procesamiento. El tálamo también recibe aferencias del cerebro y otras partes del encéfalo que regulan la emoción y estado de alerta.

Aunque pesa sólo algunos gramos, el hipotálamo es una de las regiones encefálicas más importantes en la regulación homeostática. Vimos en el capítulo 45 que el hipotálamo es el origen de dos conjuntos de hormonas, las hormonas hipofisarias posteriores y las hormonas liberadoras que actúan sobre la hipófisis anterior (fig. 45-8). El hipotálamo también contiene el termostato del cuerpo, así como centros para regular el hambre, la sed y muchos otros mecanismos básicos de supervivencia. Los centros hipotalámicos también desempeñan un papel en los comportamientos sexual y de apareamiento, la respuesta de lucha o huida y el placer. La estimulación de centros específicos puede producir lo que se conoce como comportamientos "puros". Por ejemplo, las ratas colocadas en una situación experimental donde puedan presionar una palanca para estimular un centro de "placer" lo harán incluso excluyendo la ingesta y la bebida. La estimulación de otra región hipotalámica puede producir rabia.

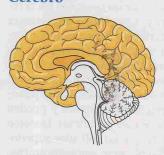
Ritmos circadianos

Ya hemos explicado los ritmos circadianos (diarios) en las plantas (véase cap. 39). Los animales también muestran ritmos circadianos, y un ejemplo es el ciclo sueño/vigilia. Muchos estudios han demostrado que los animales tienen un cronómetro interno, conocido como reloj biológico, que participa en el mantenimiento de los ritmos circadianos. Los relojes biológicos regulan distintos fenómenos fisiológicos, que incluyen liberación de hormonas, hambre y gran sensibilidad a los estímulos externos. En los mamíferos, el reloj biológico está en un par de estructuras hipotalámicas denominadas núcleos supraquiasmáticos (algunos grupos de neuronas en el SNC se denominan "núcleos"). Por el contrario, las moscas de la fruta (*Drosophila*) parecen tener muchos relojes biológicos en distintas partes de su cuerpo, como los bordes externos de sus alas.

En general, los relojes biológicos requieren señales externas para mantenerse sincronizados con los ciclos ambientales. Por ejemplo, la información visual sobre la intensidad de la luz transmitida al núcleo supraquiasmático sincroniza el reloj de los mamíferos con los ciclos naturales de la duración del día y la oscuridad (fig. 48-25). Algunos experimentos con roedores han puesto de manifiesto que las células del núcleo supraquiasmático producen proteínas específicas en respuesta a ciclos luz/oscuridad cambiantes.

Los ritmos circadianos humanos han sido tema de un estudio particularmente intenso porque su alteración puede producir trastornos del sueño. En una famosa serie de experimentos en la década de 1970, los investigadores alojaron a los individuos en habitaciones cómodas subterráneas, donde podían establecer sus propios horarios sin señales externas. Esos experimentos sugirieron que el reloj biológico humano tiene una duración del ciclo de unas 25 horas, con gran variación individual. Sin embargo, a finales de la década de 1990, un equipo de investigación en la Harvard University discrepó de esos hallazgos, al señalar que incluso la iluminación interior puede influir en los ritmos circadianos. Utilizando condiciones experimentales más rigurosas, los científicos de Harvard observaron que el reloj biológico humano tiene una duración del ciclo de 24 horas y 11 minutos, con muy poca variación entre los individuos.

Cerebro



El cerebro se desarrolla a partir del telencéfalo embrionario, una evaginación del cerebro anterior que surgió al comienzo de la evolución de los vertebrados como una región que sostiene la recepción olfatoria y el procesamiento auditivo y visual. El cerebro está dividido en dos hemisferios cerebrales, derecho e izquierdo. Cada

hemisferio se compone de una cubierta externa de sustancia gris, la corteza cerebral; la sustancia blanca interna y varios grupos de neuronas denominados en conjunto **núcleos basales** localizados en la profundidad de la sustancia blanca (**fig. 48-26**). Los núcleos basales son centros importantes para la planificación y el aprendizaje de secuencias de movimientos. El daño en esta región puede impedir que se envíen comandos motores a los músculos, lo que hace a una persona que se convierta en pasiva e inmóvil.

En los seres humanos, la parte más grande y más compleja del cerebro es la corteza cerebral. Es aquí donde se analiza la información sensitiva, se producen los comandos motores y se genera el

lenguaje. La corteza cerebral sufrió una expansión espectacular cuando los antepasados de los mamíferos se separaron de los reptiles. Lo más importante es que los mamíferos tienen una región de la corteza cerebral conocida como neocorteza. La neocorteza forma la parte más externa del cerebro de los mamíferos, que consiste en seis capas paralelas de neuronas que corren tangenciales a la superficie encefálica. Mientras la neocorteza de una rata es relativamente lisa, la neocorteza humana tiene muchas circunvoluciones (fig. 48-26). Las circunvoluciones permiten a la neocorteza tener una gran área superficial, y no obstante, se adaptan al interior del cráneo: aunque tiene un espesor inferior a 5 mm, la neocorteza humana tiene una superficie de 0,5 m² y constituye cerca del 80% de la masa encefálica total. Los primates no humanos y los cetáceos (por ejemplo, ballenas y marsopas) tienen también neocortezas excepcionalmente grandes y con muchas circunvoluciones. De hecho, la superficie (en relación con el tamaño corporal) de la neocorteza de una marsopa ocupa el segundo lugar después de la neocorteza humana.

Al igual que el resto del cerebro, la corteza cerebral está dividida en los lados derecho e izquierdo, cada uno de los cuales es responsable de la mitad opuesta del cuerpo. El lado izquierdo de la corteza recibe información del lado derecho del cuerpo y controla el movimiento de ese lado, y viceversa. Una gruesa banda de axones conocida como **cuerpo calloso** permite la comunicación entre las cortezas cerebrales derecha e izquierda (fig. 48-26).

El daño de un área del cerebro al comienzo del desarrollo a menudo produce un cambio de dirección de sus funciones normales hacia otras áreas. Tal vez el ejem-

plo más espectacular de este fenómeno se desarrolla después de extirpar la totalidad de un hemisferio cerebral en los lactantes como tratamiento de la epilepsia grave. De manera sorprendente, el hemisferio restante asume la mayor parte de las funciones que normalmente proporcionan ambos hemisferios. Incluso en adultos, el daño de una porción de la corteza cerebral puede desencadenar el desarrollo o el uso de nuevos circuitos cerebrales, lo que en algunos casos conduce a una recuperación de la función.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Qué parte de su sistema nervioso autónomo probablemente se activaría si usted llegara a la clase y se enterara de que ese día hay un examen programado que usted había olvidado? Justifique su respuesta.
- 2. Mencione al menos tres funciones del bulbo raquídeo.
- 3. Compare los papeles de la formación reticular y del tálamo en la transmisión de información sensitiva al cerebro.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

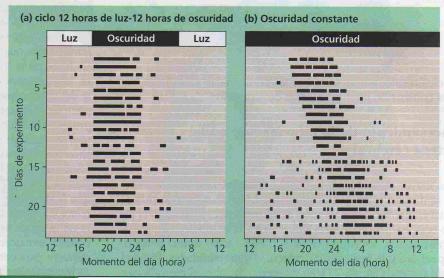
Figura 48-25

Investigación: ¿Los relojes biológicos de los mamíferos se ven influidos por las señales externas?

ENPERIMENTO

En la ardilla voladora del norte (*Glaucomys sabrinus*), la actividad normalmente comienza al anochècer y termina al alba, lo que sugiere que la luz es una señal externa importante para la ardilla. Para evaluar esta idea, los investigadores controlaron la actividad de ardillas cautivas durante 23 días bajo dos de condiciones: a) un ciclo regular de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad y b) oscuridad constante. Las ardillas tenían libre acceso a una rueda de ejercicio y a una jaula de descanso. Un registrador anotó automáticamente cuándo la rueda estaba rodando y cuándo estaba quieta.

Cuando las ardillas se expusieron a un ciclo regular de luz/oscuridad, su actividad de giro de la rueda (indicada por las barras oscuras) se desarrollaba más o menos al mismo tiempo cada día. Sin embargo, cuando se las mantuvo en una oscuridad constante, su fase de actividad comenzó, aproximadamente, 21 minutos más tarde cada día.



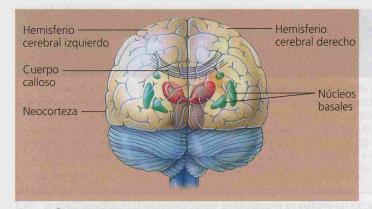
CONCLUSIÓN El reloj interno de la ardilla voladora del norte puede correr en la oscuridad, pero lo hace según su propio ciclo, que dura unas 24 horas y 21 minutos. Las señales externas (luz) mantienen el reloj corriendo en un ciclo de 24 horas.

Concepto 48-6

La corteza cerebral controla el movimiento voluntario y las funciones cognitivas

Se suelen describir cuatro lóbulos en cada lado de la corteza cerebral, denominados lóbulos frontal, temporal, occipital y parietal. Los investigadores han identificado algunas áreas funcionales dentro de cada lóbulo (fig. 48-27). Estas áreas incluyen las áreas sensitivas primarias, cada una de las cuales recibe y procesa un tipo específico de información sensitiva y las áreas de asociación, que integran la información de distintas partes del cerebro.

El principal aumento en el tamaño de la neocorteza durante la evolución de los mamíferos fue, sobre todo, una expansión de las áreas de asociación que integran las funciones cognitivas superiores y hacen posible un comportamiento y un aprendizaje más complejo. Aunque la neocorteza de la rata está ocupada,



▲ Fig. 48-26. El cerebro humano visto desde atrás. No se observan el cuerpo calloso ni los núcleos basales desde la superficie porque están completamente cubiertos por los hemisferios cerebrales izquierdo y derecho.

principalmente, por áreas sensitivas primarias, la neocorteza humana consiste en gran parte áreas de asociación.

Procesamiento de la información en la corteza cerebral

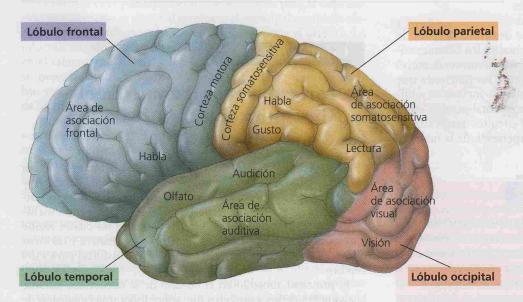
La mayor parte de la información sensitiva que llega a la corteza se dirige a través del tálamo hasta las áreas sensitivas primarias en el interior de los lóbulos: la información visual hacia el lóbulo occipital; las aferencias auditivas hacia el lóbulo temporal y la información somatosensitiva sobre el tacto, dolor, presión, temperatura y la posición de músculos y extremidades, hacia el lóbulo parietal (fig. 48-27). La información sobre el gusto llega a una región sensorial separada del lóbulo parietal. La información

olfatoria se envía primero a regiones "primitivas" de la corteza (es decir, regiones que son similares en los mamíferos y los reptiles) y luego a través del tálamo hasta una parte interior del lóbulo frontal.

Las áreas sensitivas primarias envían información a las áreas de asociación cercanas que pueden procesar determinadas características en las aferencias sensitivas. Por ejemplo, en la corteza visual primaria, algunas neuronas son sensibles a barras de luz de determinada anchura y cierta orientación. La información relacionada con estas características se combina en las áreas de asociación dedicadas a reconocer imágenes complejas, como rostros.

Basándose en la información sensitiva integrada, la corteza cerebral puede generar comandos motores que producen comportamientos específicos: por ejemplo, mover una extremidad o decir hola. Estos comandos consisten en potenciales de acción producidos por las neuronas de la corteza motora primaria, que está situada en la parte posterior del lóbulo frontal, adyacente a la corteza somatosensitiva primaria (fig. 48-27). Los potenciales de acción viajan a lo largo de los axones hasta el tronco encefálico y la médula espinal, donde excitan a las neuronas motoras, que, por su parte, excitan a las células de músculo esquelético.

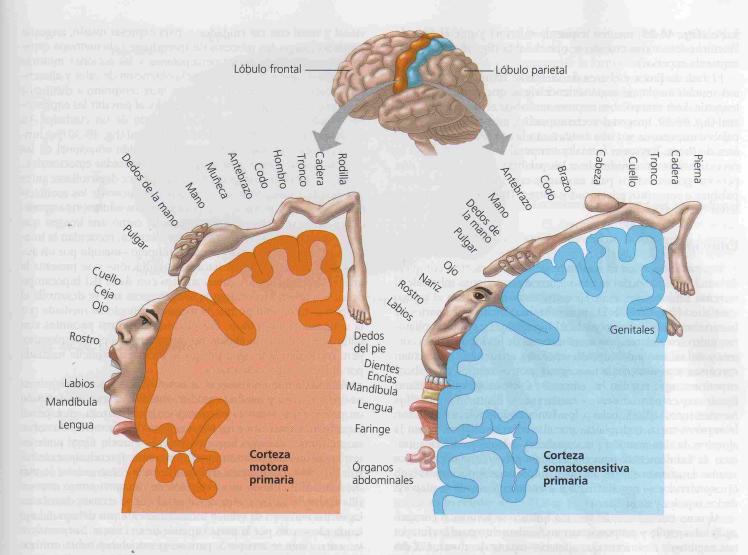
Tanto en la corteza somatosensitiva como en la corteza motora, las neuronas se distribuyen de forma ordenada según la parte del cuerpo que genera las aferencias sensitivas o recibe los comandos motores (fig. 48-28). Por ejemplo, las neuronas que procesan la información sensitiva proveniente de las piernas y los pies se localizan en la región de la corteza somatosensitiva que se sitúa más próxima a la línea media. Las neuronas que controlan los músculos de las piernas y los pies se localizan en la región correspondiente de la corteza motora. Obsérvese en la figura 48-28 que la superficie cortical dedicada a cada parte del cuerpo no se relaciona con el tamaño de esa parte; en cambio, se relaciona con la cantidad de neuronas sensitivas que inervan esa parte (para la corteza somatosensitiva) o con la cantidad de habilidad que se requiere para controlar los músculos en esa parte (para la corteza motora). Por tanto, la superficie dedicada al rostro es mucho mayor que la dedicada al tronco.



▲ Fig. 48-27. La corteza cerebral humana. Cada lado de la corteza cerebral se divide en cuatro lóbulos, y cada lóbulo tiene funciones especializadas. Algunas de las áreas de asociación del lado izquierdo (que se muestran aquí) tienen funciones diferentes que las del lado derecho.

Lateralización de la función cortical

Durante el desarrollo cerebral después del nacimiento, las funciones competitivas se segregan y desplazan en la corteza de los hemisferios cerebrales izquierdo y derecho, lo que produce la lateralización de las funciones. El hemisferio izquierdo se hace más hábil para el lenguaje, las matemáticas, las operaciones lógicas y el procesamiento seriado de secuencias de información, tiene un procesamiento serial de las actividades detalladas y optimizadas por velocidad necesarias para el control del músculo esquelético y de los detalles auditivos y visuales finos. El hemisferio derecho es más fuerte para el reconocimiento de patrones, de rostros, las relaciones espaciales, el pensamiento no verbal, el procesamiento emocional, en general, y el procesamiento simultáneo de muchos tipos de información. El co-



▲ Fig. 48-28. Representaciones corporales en las cortezas motora primaria y somatosensitiva primaria. En estos mapas de corte transversal de las cortezas, el área de la superficie cortical dedicada a cada parte del cuerpo está representada por el tamaño relativo de esa parte en los dibujos.

nocimiento y la generación de los patrones de estrés y de entonación del habla que transmiten su contenido emocional destacan la función del hemisferio derecho, como lo hace la música. El hemisferio derecho parece especializarse en percibir la relación entre las imágenes y el contexto total en el que se desarrollan, mientras que el izquierdo es mejor en la percepción enfocada. La mayoría de las personas diestras utilizan su mano izquierda (controlada por el hemisferio derecho) para las actividades de contexto o de sostén y utilizan su mano derecha (controlada por el hemisferio izquierdo) para el movimiento detallado y fino.

Los dos hemisferios, normalmente, funcionan juntos de forma armónica, enviando información una y otra vez a través de las fibras del cuerpo calloso. La importancia de este intercambio se pone de manifiesto en los pacientes en los que se ha seccionado el cuerpo calloso para controlar sus crisis epilépticas. Cuando estos pacientes con "cerebro dividido" ven una palabra familiar en su campo izquierdo de visión, no pueden leer la palabra porque la información sensitiva que viaja desde el campo izquierdo de visión hasta el hemisferio derecho no puede alcanzar los centros del lenguaje del hemisferio izquierdo. En estos pacientes, cada hemisferio funciona de forma independiente del otro.

Lenguaje y habla

El mapeo sistemático de las funciones cognitivas superiores en áreas encefálicas específicas comenzó en el siglo xix cuando los médicos aprendieron que el daño de regiones particulares de la corteza por traumatismos, accidentes cerebrovasculares o tumores puede producir cambios definidos en el comportamiento de una persona. El médico francés Pierre Broca hizo exámenes posmortem de pacientes que podían comprender el lenguaje pero no podían hablar. Broca descubrió que muchos de estos pacientes tenían defectos en una pequeña región del lóbulo frontal izquierdo. Esta región, conocida ahora como área de Broca, se localiza delante de la porción de la corteza motora primaria que controla los músculos del rostro. El médico alemán Karl Wernicke también llevó a cabo exámenes y observó que el daño de una porción posterior del lóbulo temporal, ahora llamada área de Wernicke, abolía de la capacidad para comprender el habla, pero dejaba intacta la generación del habla. Un siglo más tarde, algunos estudios de la actividad encefálica que utilizan RMf y tomografía por emisión de positrones (PET; véase cap. 2) han confirmado que el área de Broca está activa durante la generación del

habla (**fig. 48-29**; imagen izquierda inferior) y que el área de Wernicke está activa cuando se oye el habla (fig. 48-29, imagen

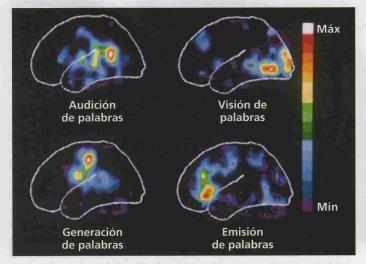
izquierda superior).

El área de Broca y el área de Wernicke forman parte de una red mucho mayor de regiones encefálicas que participan en el lenguaje. Leer una palabra impresa sin hablar activa la corteza visual (fig. 48-29, imagen derecha superior), mientras que leer una palabra impresa en voz alta activa tanto la corteza visual como el área de Broca. Las áreas frontal y temporal se activan cuando es necesario fijar un significado a las palabras, como cuando una persona genera verbos para asociarlos con sustantivos o agrupa palabras o conceptos relacionados entre sí (fig. 48-29, imagen inferior derecha).

Emociones

Las emociones son el resultado de una interacción compleja de muchas regiones del cerebro. Entre estas regiones sobresale el sistema límbico, un anillo de estructuras que rodean el tronco encefálico (fig. 48-30). El sistema límbico incluye tres partes de la corteza cerebral: la amígdala, el hipocampo y el bulbo olfatorio, junto con algunas porciones internas de los lóbulos de la corteza y del tálamo y del hipotálamo. Estas estructuras interactúan con áreas sensitivas de la neocorteza y otros centros encefálicos superiores, que regulan las emociones primarias, que se manifiestan en comportamientos como risa y llanto. También fija "sentimientos" emocionales a funciones básicas relacionadas con la supervivencia, controladas por el tronco encefálico, como la agresión, la alimentación y la sexualidad. Además, el sistema límbico es fundamental para algunos de estos comportamientos -como la crianza de los infantes y los lazos emocionales con otros individuos- que distinguen a los mamíferos de la mayoría de los reptiles y anfibios.

Algunas estructuras del sistema límbico se forman al comienzo del desarrollo y proporcionan un fundamento para las funciones cognitivas superiores que aparecen más tarde, durante el desarrollo de las áreas neocorticales. Nosotros nacemos con circuitos cerebrales preparados para reconocer los rasgos faciales básicos, para crear lazos con el cuidador, para interactuar de manera



▲ Fig. 48-29. Mapeo de las áreas del lenguaje en la corteza cerebral. Estas imágenes de PET muestran regiones con diferentes niveles de actividad en el encéfalo de una persona durante cuatro actividades, todas relacionadas con la palabra.

visual y vocal con ese cuidador, y para expresar miedo, angustia y enfado. Luego, los procesos de aprendizaje y de memoria construyen una historia de las percepciones y las acciones motoras particulares que son eficaces para la obtención de calor y alimentos. Nosotros también comenzamos muy temprano a distinguir lo correcto de lo incorrecto; por ejemplo, al percibir las expresiones faciales o vocales de alegría o enfado de un cuidador. La amígdala, una estructura del lóbulo temporal (fig. 48-30), es fundamental para el reconocimiento el contenido emocional de las expresiones faciales y para la fijación de recuerdos emocionales.

Este sistema de memoria emocional parece desarrollarse antes que el sistema que sostiene el recuerdo explícito de los acontecimientos, lo cual requiere el hipocampo. Los adultos que aprenden a evitar una situación desagradable, como una imagen que siempre va seguida por una descarga eléctrica, recuerdan la imagen y experimentan un despertar autónomo –medido por un aumento de la frecuencia cardíaca o la sudoración— si se presenta la imagen nuevamente. Algunos adultos con daño del hipocampo describen que no reconocen la imagen, pero aún se desarrolla el despertar autónomo porque la memoria emocional mediada por la amígdala sigue intacta. Por el contrario, otros pacientes con daño limitado a la amígdala no muestran despertar autónomo, pero recuerdan la imagen porque la memoria explícita mediada

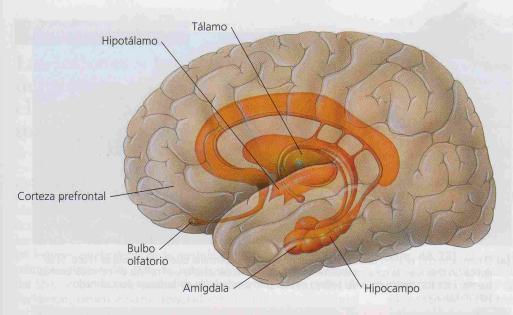
por el hipocampo está intacta.

A medida que los niños se desarrollan, las emociones primarias como placer y miedo se asocian con diferentes situaciones en un proceso que requiere porciones de la neocorteza, en especial la parte más anterior de los lóbulos frontales, denominada corteza prefrontal. El caso clínico notable de Phineas Gage pone en evidencia qué importancia puede tener este aprendizaje emocional. En 1848, Gage estaba trabajando en la construcción de vías del ferrocarril cuando una explosión de dinamita arrojó una varilla de hierro de un metro de longitud que le atravesó la cabeza. La varilla entró en su cráneo inmediatamente por debajo del ojo izquierdo y salió por la parte superior de su cabeza. Sorprendentemente, Gage se recuperó, pero su personalidad había cambiado de forma drástica. Antes era un capataz idóneo y eficiente, y después se había vuelto impaciente, irrespetuoso y caprichoso. A fines de la década de 1990, los científicos especialistas en neurociencia, estudiaron el cráneo de Gage y determinaron que la varilla había destruido porciones de su lóbulo frontal que median las emociones. En la actualidad, los pacientes con diagnóstico de tumores o lesiones en estas regiones a veces sufren la misma combinación de síntomas. Su intelecto y su memoria parecen intactos, pero su motivación, previsión, formación de objetivos y toma de decisiones son defectuosos. Sus emociones y sentimientos también están alterados.

La lobotomía frantal, un procedimiento quirúrgico en el que se interrumpe la conexión entre la corteza prefrontal y el sistema límbico, se realizó ampliamente en otra época para tratar los trastornos emocionales graves. Sin embargo, la docilidad resultante en el paciente, por lo general, se asociaba con una pérdida de la capacidad para concentrarse, planificar y trabajar para conseguir objetivos. Por tanto, el tratamiento farmacológico ha reemplazado a la lobotomía frontal para el tratamiento de estos individuos gravemente enfermos.

Memoria y aprendizaje

Aunque es posible que no seamos conscientes de ello, estamos comparando constantemente lo que está sucediendo en este momento con lo que acaba de suceder hace sólo algunos momentos. Nosotros mantenemos la información, la anticipación o los obje-



▲ Fig. 48-30. El sistema límbico.

tivos durante un período breve en regiones de memoria a corto plazo en los lóbulos frontales y luego las liberamos si se vuelven irrelevantes. Si quisiéramos retener el conocimiento de un rostro o de un número de teléfono, se activan los mecanismos de la memoria a largo plazo en un proceso que requiere el hipocampo. Si más tarde necesitamos recordar un nombre o un número, podemos ir a buscarlo en la memoria a largo plazo y traerlo a la memoria a corto plazo. La transferencia de información de la memoria a corto plazo a la de a largo plazo aumenta con el ensayo ("la práctica perfecciona"), los estados emocionales positivos o negativos mediados por la amígdala, y la asociación de nuevos datos con los datos aprendidos previamente y almacenados en la memoria a largo plazo. Por ejemplo, es más fácil aprender un nuevo juego de cartas si uno tiene "sentido de las cartas" por haber jugado a otros juegos.

Muchas áreas de asociación sensitiva y motora de la corteza cerebral aparte del área de Broca y el área de Wernicke, participan en el almacenamiento y la recuperación de palabras e imágenes. Algunos estudios de pacientes con lesiones cerebrales y estudios de imágenes en individuos sin deterioro sugieren, por ejemplo, que el reconocimiento de las personas se asocia con la porción anterior del lóbulo temporal izquierdo, el reconocimiento de animales con la porción inferior media de este lóbulo y el reconocimiento de herramientas con la porción posteroinferior.

La memorización de números de teléfono, hechos y lugares –que puede ser muy rápida y requerir sólo una exposición al elemento— puede basarse principalmente en cambios rápidos de la fuerza de las conexiones neurales existentes. Por el contrario, el aprendizaje y recuerdo lentos de habilidades y procedimientos, como los requeridos para mejorar el propio juego de tenis, parecen afectar a mecanismos celulares muy similares a los responsables del crecimiento y el desarrollo encefálicos. En estos casos, las neuronas realmente forman nuevas conexiones.

Las habilidades motoras, como caminar, atarse los cordones de los zapatos, montar en bicicleta o escribir, se suelen aprender por repetición. Se pueden realizar estas habilidades sin recordar conscientemente los pasos individuales necesarios para realizar estas tareas correctamente. Una vez que se aprende de memoria una habilidad es difícil olvidarla. Por ejemplo, una persona que

ha jugado al tenis con un revés malo y se ha autoenseñado tarda mucho más en aprender la forma correcta que un principiante que empieza a aprender el juego. Es difícil cambiar los hábitos, sean buenos o malos. Nuestra forma de andar, nuestros gestos y nuestro acento son individuales, y somos muy conscientes de estos rasgos en otras personas cuando interactuamos con ellas.

Mecanismos celulares del aprendizaje

El Premio Nobel Eric Kandel y sus colaboradores de la Columbia University estudiaron la base celular del aprendizaje, utilizando un animal pequeño y accesible a la experimentación, la babosa de mar (*Aplysia californica*). Los investigadores pudieron explicar el mecanismo de formas simples de aprendizaje en este molusco en función de cambios en la fuerza de la transmisión sináptica entre las neuronas sensitivas y motoras es-

pecíficas. La **figura 48-31** describe uno de sus experimentos.

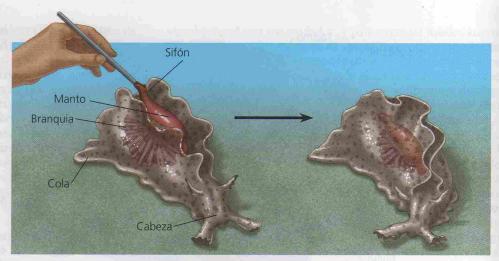
En el cerebro de los vertebrados, una forma de aprendizaje denominada potenciación a largo plazo (PLP) comprende un aumento en la fuerza de la transmisión sináptica que se desarrolla cuando las neuronas presinápticas producen una serie rápida y de alta frecuencia de potenciales de acción. Como la PLP puede durar días o semanas, puede ser un proceso fundamental por el cual se almacenan recuerdos o tiene lugar el aprendizaje. El mecanismo celular de la PLP se ha estudiado de forma más cuidadosa en las sinapsis del hipocampo, donde las neuronas presinápticas liberan el neurotransmisor excitador glutamato (fig. 48-32). Las neuronas postsinápticas poseen dos tipos de receptores de glutamato: receptores AMPA y receptores NMDA. Los receptores AMPA forman parte de los canales iónicos regulados por ligando; cuando el glutamato se une a ellos, el Na+ y el K+ se difunden a través de los canales, y la membrana postsináptica se despolariza. Los receptores NMDA forman parte de los canales regulados por ligando y por voltaje: los canales sólo se abren si el glutamato se une y la membrana está despolarizada. Como se detalla en la figura 48-32, la unión del glutamato a estos dos tipos de receptores puede conducir a la PLP a través de cambios tanto en las neuronas presinápticas como en las postsinápticas.

Conciencia

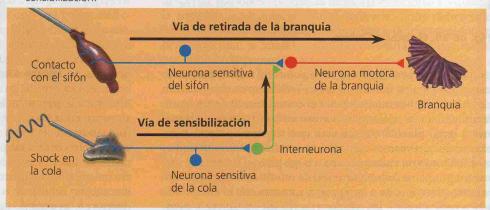
El estudio de la conciencia humana fue considerado durante mucho tiempo fuera del ámbito de las ciencias duras, siendo más apropiado como tema de la filosofía o de la religión. Una razón de este punto de vista es que la conciencia es tanto amplia –abarca nuestro conocimiento de nuestras personas y de nuestras propias experiencias– como subjetiva.

Sin embargo, en las últimas décadas, los científicos dedicados a la neurociencia han comenzado a estudiar la conciencia utilizando técnicas de imágenes encefálicas como RMf (fig. 48-1). Ahora es posible comparar la actividad del cerebro humano durante diferentes estados de conciencia; por ejemplo, antes y después de que una persona sea consciente de que ve un objeto. Estas técnicas de imágenes también se pueden utilizar para comparar el procesamiento consciente e inconsciente de la información

Fig. 48-31. Sensibilización en la babosa de mar (Aplysia californica).



(a) El contacto con el sifón desencadena un reflejo que determina que la branquia se retire. Si se aplica un shock en la cola inmediatamente antes de tocar el sifón, el reflejo de retirada es más fuerte. Este fortalecimiento del reflejo es una forma simple de aprendizaje denominado sensibilización



(b) La sensibilización involucra interneuronas que realizan sinapsis sobre las terminaciones sinápticas de las neuronas sensitivas del sifón. Cuando se aplica un shock en la cola, las interneuronas liberan serotonina, que activa una vía de transducción de señales que cierra los canales del K⁺ en las terminaciones sinápticas de las neuronas sensitivas del sifón. Como consecuencia, los potenciales de acción de las neuronas sensitivas del sifón producen una despolarización prolongada de las teraminaciones. Eso permite que difunda más Ca²⁺ en las terminaciones, lo que causa que éstas liberen más de su neurotransmisor excitatorio en las neuronas motoras de la branquia. En respuesta, las neuronas motoras generan potenciales de acción a una frecuencia mayor, lo que produce una retirada más forzada de la branquia.

sensitiva. Estos estudios no señalan la existencia de un "centro de la conciencia" en el cerebro; en su lugar, ofrecen un cuadro cada vez más detallado del modo en que se correlaciona la actividad neural con las experiencias conscientes. Existe un consenso cada vez mayor entre los expertos en neurociencia de que la conciencia es una propiedad emergente del cerebro (véase cap. 1), que recluta actividades en muchas áreas de la corteza cerebral. Varios modelos postulan la existencia de un tipo de "mecanismo de barrido" que recorre repetidas veces el cerebro, integrando la actividad difusa en un momento consciente y unificado.

No obstante, es probable que haya que esperar hasta que la tecnología de las imágenes encefálicas sea más sofisticada para sugerir una teoría de la conciencia basada en evidencias contundentes . El análisis de patrones dinámicos de actividad que abarquen la totalidad del encéfalo podría poner de manifiesto que estos patrones no tienen una relación más directa con las células nerviosas individuales que los maremotos con las moléculas de agua que los forman.

Evaluación de conceptos



- 1. Basándose en la figura 48-28, ¿qué puede deducir acerca de la cantidad relativa de neuronas sensitivas que inervan la mano y el cuello? Justifique su respuesta.
- 2. Si se le solicita a un hombre con el cuerpo calloso seccionado que observe una fotografía de un rostro familiar, primero en su campo visual izquierdo y luego en su campo visual derecho, ¿por qué tendría dificultad para darle un nombre al rostro que ve en cualquiera de los campos?
- **3.** Dos áreas cerebrales importantes para el habla son el área de Broca y el área de Wernicke. ¿De qué modo se relaciona la función de cada área con la localización del área en la corteza cerebral?
- **4.** Explique de qué modo la unión del glutamato a los receptores NMDA del hipocampo tiene propiedades tanto de transmisión sináptica directa como indirecta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 48-7

Las lesiones y las enfermedades del sistema nervioso central son el objetivo de muchas investigaciones

Al contrario que el SNP, el SNC de los mamíferos no puede repararse totalmente cuando es dañado o afectado por una enfermedad. Las neuronas supervivientes en el cerebro pueden establecer nuevas conexiones y a veces, compensar el daño, como ocurre en las recuperaciones notables de algunas víctimas de un accidente cerebrovascular. Sin embargo, en términos generales, las lesiones cerebrales y de la médula espinal, los accidentes cerebrovasculares y las enfermedades que destruyen las neuronas del SNC, como la enfermedad de Alzheimer y la enfermedad de Parkinson, tienen efectos devastadores. La investigación actual sobre el desarrollo de células nerviosas y el descubrimiento de células madre neurales aumenta nuestro conocimiento fundamental del sistema nervioso y es probable que algún día permita que los médicos reparen o sustituyan las neuronas dañadas.

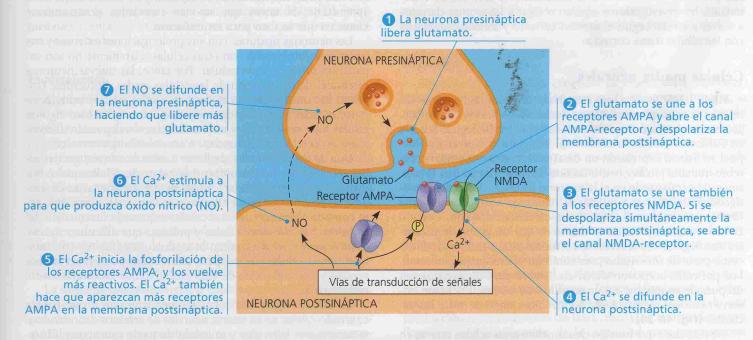
Desarrollo de células nerviosas

Entre las preguntas clave en neurobiología se encuentra la referente al modo en que se diferencian algunas células en un animal en desarrollo para formar neuronas y cómo migrar las neuronas a sus localizaciones correctas, crecen axones hasta lugares específicos y realizan sinapsis con las células postsinápticas correctas (células diana). En los laboratorios de Corey Goodman (University of California, Berkeley) y de Marc Tessier-Lavigne (University of California, San Francisco) se está estudiando el modo en que las neu-

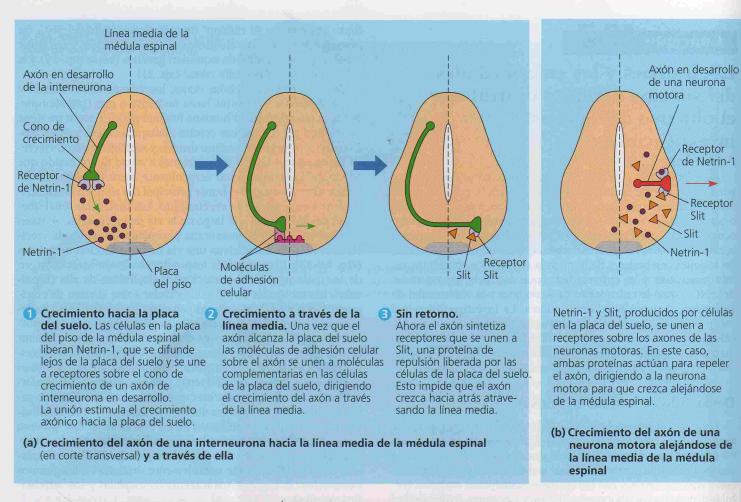
ronas "encuentran su camino" durante el desarrollo del SNC. Su investigación combina elementos de comunicación intercelular (véase cap. 11), control de expresión genética (véase cap. 19) y la base genética del desarrollo (véase cap. 21).

Para alcanzar sus células diana, los axones deben alargarse desde algunos micrómetros hasta un metro o más (por ejemplo, desde la médula espinal humana hasta el pie). Un axón no sigue un camino recto hasta sus células diana; más bien, señales moleculares a lo largo del camino dirigen y redirigen al axón en crecimiento en una serie de correcciones a mitad del recorrido que producen un alargamiento serpenteante, pero no aleatorio. La región de respuesta en el borde principal del axón en crecimiento se denomina cono de crecimiento. Las moléculas señal liberadas por las células a lo largo de la vía de crecimiento se unen a receptores sobre la membrana plasmática del cono de crecimiento, lo que desencadena una vía de transducción de señales (fig. 48-33). El axón puede responder creciendo hacia el origen de las moléculas señal (atracción) o alejándose de ella (repulsión). Las moléculas de adhesión celular sobre el cono de crecimiento axónico también desempeñan un papel; se unen a moléculas complementarias en las células circundantes que proporcionan trayectos para que siga el cono en crecimiento. El factor de crecimiento nervioso liberado por los astrocitos y las proteínas promotoras del crecimiento producidas por las neuronas propiamente dichas contribuyen al proceso, estimulando el alargamiento axónico. El axón en crecimiento expresa distintos genes en diferentes momentos durante su desarrollo, y se ve influido por las células circundantes de las que se aleja. Este proceso complejo se ha conservado durante millones de años de evolución porque los genes, los productos genéticos y los mecanismos de guía del axón son notablemente similares en los gusanos nematodos (C. elegans), los insectos (Drosophila) y los vertebrados estudiados.

La investigación continúa para descifrar los mecanismos de crecimiento axónico, con el objetivo final de reparar daños del



▲ Fig. 48-32. Mecanismo de potenciación a largo plazo en el cerebro de los vertebrados.



▲ Fig. 48-33. Las señales moleculares dirigen el crecimiento de los axones en desarrollo.

SNC. Utilizando la combinación correcta de atrayentes, repelentes, proteínas asociadas con el crecimiento y factores de crecimiento, los investigadores esperan obligar a los axones dañados a volver a crecer, seguir el camino correcto y formar conexiones con las células diana correctas.

Células madre neurales

Hasta 1998 "se creía" que nacíamos con todas las neuronas cerebrales con las que contaríamos durante toda la vida. Sin embargo, en ese año Fred Gage del Salk Institute for Biological Studies en California y Peter Ericksson del Sahlgrenska University Hospital en Suecia expresaron un descubrimiento asombroso: el cerebro humano produce neuronas nuevas en la vida adulta. Ericksson estaba trabajando en el laboratorio de Gage, donde los investigadores inyectaron a ratones el marcador bromodeoxiuridina (BrdU) para marcar el DNA de las células en división. Cuando Eriksson regresó a Suecia se enteró de que un grupo de pacientes oncológicos con enfermedad terminal estaba recibiendo BrdU como parte de un estudio para controlar el crecimiento tumoral. Los pacientes aceptaron donar su cerebro para la investigación después de su muerte. En un estudio posmortem, Ericksson observó neuronas recién divididas en el hipocampo de todos los pacientes (fig. 48-34).

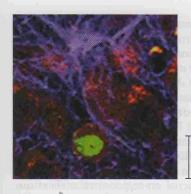
No está claro qué función desempeñan estas células nuevas en el cerebro humano. Sin embargo, los ratones que viven en am-

bientes estimulantes y corren en ruedas para hacer ejercicio tienen más neuronas nuevas en su hipocampo y rinden mejor en el aprendizaje de tareas que ratones enjaulados genéticamente idénticos que reciben poca estimulación.

Las neuronas maduras, con sus prolongaciones extensas y sus conexiones intrincadas con otras células, claramente no son capaces de sufrir división celular. Por tanto, las nuevas neuronas cerebrales deben piovenir de las células madre. Recuérdese (capítulo 21) que las células madre son células relativamente poco especializadas que se dividen de forma continua. Si bien algunas células hijas se mantienen indiferenciadas, otras pueden diferenciarse en células especializadas en las condiciones correctas.

Una de las dificultades de llevar a cabo una investigación sobre células madre es encontrar una fuente de células madre humanas. Se pueden obtener células madre embrionarias de embriones producidos por fertilización in vitro (véase cap. 46), pero como la obtención de estas células requiere la destrucción del embrión, hay cuestiones éticas y políticas que dificultan su uso. Ciertos tejidos adultos, como la médula ósea (fig. 42-16), también tienen células madre, pero esas células pueden ser menos versátiles desde el punto de vista evolutivo que las células madre embrionarias

En 2001, Gage y sus colaboradores anunciaron que habían cultivado células progenitoras neurales de cerebros de individuos recientemente fallecidos y muestras de tejido quirúrgico. El término *progenitor* se refiere al hecho de que estas células madre van



◀ Fig. 48-34. Neurona recién nacida en el hipocampo de un ser humano adulto. Todas las células rojas de esta MO son neuronas. La célula roja y verde es una neurona que ha incorporado BrdU, lo que indica que proviene de una división celular reciente.

a convertirse en neuronas o células gliales. En cultivo, las células se dividieron 30 a 70 veces y se diferenciaron en neuronas y astrocitos. Uno de los objetivos de la nueva investigación es encontrar una forma de inducir a las propias células neurales progenitoras del cuerpo a diferenciarse en tipos específicos de neuronas o células gliales cuándo y dónde sean necesarias. Otro objetivo es transplantar células progenitoras neurales cultivadas al SNC dañado.

Enfermedades y trastornos del sistema nervioso

Las enfermedades mentales, como la esquizofrenia y la depresión, y los trastornos neurológicos, como la enfermedad de Alzheimer y la enfermedad de Parkinson, suponen una carga enorme para la sociedad, tanto en la pérdida potencial de una vida productiva del paciente como en el alto coste de los cuidados médicos prolongados. También alteran gravemente las vidas de las familias de los pacientes. El descubrimiento de tratamientos correctos y curaciones es una prioridad para la investigación.

Durante muchos años, el único tratamiento para los pacientes con enfermedad mental era recluirlos en instituciones, donde la mayoría de ellos pasaban el resto de sus vidas. En la actualidad, con el descubrimiento de fármacos que pueden tratar (aunque no curar aún) muchos de estos trastornos, la estancia promedio en un hospital mental es de unas dos o tres semanas. Las actitudes hacia los enfermos mentales están cambiando lentamente, a medida que las personas toman más conciencia de que las enfermedades mentales son causadas por cambios químicos o anatómicos cerebrales.

Esquizofrenia

Alrededor del 1% de la población mundial sufre esquizofrenia, un trastorno mental grave caracterizado por episodios psicóticos, en los cuales los pacientes pierden la capacidad para distinguir la realidad. En los casos típicos, los síntomas de la esquizofrenia incluyen alucinaciones (generalmente, "voces", que le dicen al paciente que es inútil y malvado) e ideas delirantes (generalmente paranoides), así como embotamiento afectivo, falta de atención y de iniciativa y pobreza en el habla. A pesar de la idea que, por lo general, se tiene de ellos, los esquizofrénicos no siempre muestran una personalidad dividida. Parecen existir varias formas diferentes de esquizofrenia, y no está claro si representan trastornos diferentes o variaciones de la misma enfermedad subyacente.

La causa de la esquizofrenia se desconoce, aunque la enfermedad tiene un fuerte componente genético. Algunos estudios de gemelos idénticos demuestran que si uno de los gemelos tiene esquizofrenia, existe una posibilidad del 50% de que el otro gemelo también la presente. Como los gemelos idénticos tienen genes idénticos, el hecho de que esta probabilidad no sea del 100% implica que la esquizofrenia debe tener un componente ambiental igualmente fuerte, que no se ha identificado. Ahora que se ha secuenciado el genoma humano, se está realizando un esfuerzo enérgico para encontrar los genes mutantes que predisponen a una persona a la enfermedad. Este esfuerzo incluye la secuenciación del DNA de los individuos con familias con alta incidencia de esquizofrenia. Deben participar genes múltiples porque la herencia no sigue el patrón mendeliano esperado para una mutación de gen único.

Los tratamientos de la esquizofrenia se han concentrado principalmente en las vías cerebrales que utilizan dopamina como neurotransmisor. Dos líneas de evidencia apoyan este protocolo. Primero, la anfetamina ("speed"), que estimula la liberación de dopamina, puede producir síntomas indistinguibles de los de la esquizofrenia. Segundo, muchos de los fármacos que alivian los síntomas bloquean los receptores dopaminérgicos, sobre todo, una subforma denominada receptor D2. Sin embargo, otros neurotransmisores también pueden participar porque otros fármacos eficaces para el tratamiento de la esquizofrenia, denominados antipsicóticos atípicos, bloquean el receptor D2 muy débilmente pero tienen efectos más fuertes sobre los receptores serotonérgicos, noraderenérgicos o ambos. Además, existen indicaciones de que los receptores de glutamato pueden desempeñar un papel en la esquizofrenia: la droga "polvo de ángel", o PCP, bloquea el receptor glutamatérgico de tipo NMDA (pero no los receptores dopaminérgicos) e induce síntomas esquizofreniformes intensos.

Pese a su capacidad para aliviar los síntomas principales, muchos de los fármacos existentes tienen tantos efectos negativos que los pacientes a menudo los suspenden. Por ejemplo, los fármacos a menudo producen déficit motores semejantes a los de la enfermedad de Parkinson. En un 25% de los casos, el tratamiento farmacológico crónico produce un trastorno nuevo y a menudo irreversible denominado discinesia tardía, en el cual el paciente tiene movimientos faciales incontrolables de torsión. Los antipsicóticos atípicos, en su mayor parte, evitan estos efectos colaterales, pero algunos de estos fármacos producen un trastorno hematológico en algunos individuos. La identificación de las mutaciones genéticas responsables de la esquizofrenia puede arrojar nuevas ideas acerca de las causas de la enfermedad, lo que a su vez puede conducir a la obtención de nuevas terapias.

Depresión

Se conocen dos formas generales de enfermedad depresiva: trastorno bipolar y depresión mayor. El trastorno bipolar, o trastorno maníaco-depresivo, comprende oscilaciones del estado de ánimo que pasa de eufórico a depresivo y afecta a alrededor del 1% de la población mundial. Por el contrario, las personas con depresión mayor tienen un estado de ánimo depresivo la mayor parte del tiempo; ellas representan más o menos el 5% de la población.

En el trastorno bipolar la fase maníaca se caracteriza por autoestima elevada, aumento de la energía, fuga de ideas y conversación exagerada, así como comportamientos que a menudo conducen al desastre, como riesgos excesivos, promiscuidad y gastos descabellados. En sus formas más leves, esta fase, a veces, se asocia con una gran creatividad, y algunos artistas, músicos y figuras literarias famosas (como Keats, Tolstoy, Hemingway y Schumann, para nombrar sólo algunos) han tenido períodos de una producción intensa durante las fases maníacas. La fase depresiva llega con una disminución de la capacidad para experimentar placer, pérdida de interés, trastornos del sueño y sentimientos de

inutilidad. Algunas personas con trastorno bipolar intentan incluso cometer suicidio durante la fase depresiva. No obstante, algunos pacientes prefieren soportar el dolor de la fase depresiva en lugar de tomar medicamentos y correr el riesgo de perder el aumento de la producción creativa de su fase maníaca.

Tanto el trastorno bipolar como la depresión mayor tienen un componente genético, ya que los gemelos idénticos tienen una posibilidad del 50% de compartir esta enfermedad mental. Como sucede con la esquizofrenia, este porcentaje significa que también existe un fuerte componente ambiental y hay indicaciones de que el estrés, especialmente el estrés intenso en la infancia, puede ser un factor importante.

Existen varios tratamientos para la depresión, algunos de los cuales fueron identificados fortuitamente a partir de los cambios en el estado de ánimo producidos como efectos colaterales de fármacos o procedimientos en otros trastornos, como la hipertensión arterial y la tuberculosis. Muchos fármacos eficaces contra la depresión, como el Prozac, aumentan la actividad de las aminas biógenas en el cerebro. No se conocen bien los mecanismos de otros tratamientos distintos como el electroshock, la administración de litio y la terapia de charla.

Enfermedad de Alzheimer

La enfermedad de Alzheimer es un trastorno de deterioro mental o demencia, caracterizado por confusión, pérdida de memoria y otros síntomas. Su incidencia se relaciona con la edad y se eleva desde un 10% a los 65 años hasta un 35% a los 85 años. Por tanto, al ayudar a los seres humanos a vivir más, la medicina moderna está aumentando la proporción de pacientes con enfermedad de Alzheimer en la población. La enfermedad es progresiva, los pacientes van perdiendo sus habilidades y, finalmente, necesitan ser vestidos, bañados y alimentados por otros. También existen cambios de personalidad, casi siempre con un empeoramiento. Los pacientes a menudo pierden su capacidad de reconocer a las personas, incluida su familia inmediata y pueden actuar mostrando sospecha y hostilidad hacia ellos.

En la actualidad es difícil establecer un diagnóstico firme de enfermedad de Alzheimer mientras el paciente está vivo porque esta enfermedad es una de varias formas de demencia. Sin embargo, la enfermedad de Alzheimer produce una anatomía patológica característica del cerebro: las neuronas mueren en áreas enormes del cerebro y a menudo producen una retracción masiva del tejido encefálico. Esta retracción se puede observar con imágenes, pero no es suficiente para identificar de manera positiva el trastorno. Es diagnóstico el hallazgo posmortem de dos características del tejido encefálico restante: ovillos neurofibrilares y placas seniles (fig. 48-35). Los ovillos neurofibrilares son haces de prolongaciones neuronales y gliales degeneradas. Las placas seniles son agregados de β -amiloide, un péptido insoluble que se escinde de una proteína de membrana normalmente presente en las neuronas. No se conoce el papel de la proteína no escindida. Las enzimas de membrana, denominadas secretasas, catalizan la escisión y determinan que el \beta-amiloide se acumule fuera de las neuronas y se agregue en forma de placas. Las placas parecen desencadenar la muerte de las neuronas circundantes.

Se ha dedicado un enorme esfuerzo al desarrollo de un tratamiento para la enfermedad de Alzheimer. En 2004, un equipo de investigadores de la Northwestern University utilizó la ingeniería genética para eliminar una de las secretasas de una cepa de ratones propensos a la enfermedad de Alzheimer. Los ratones obtenidos mediante ingeniería genética acumularon mucho menos β -amiloide y no experimentaron déficit de memoria relacionados

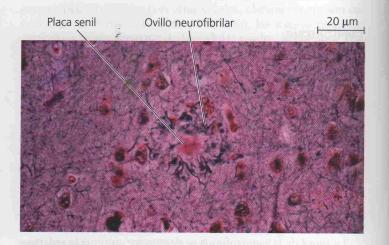
con la edad típicos de los ratones de esa cepa. El tratamiento eficaz de la enfermedad de Alzheimer en los seres humanos puede girar sobre la detección temprana de placas seniles, que, por lo general, se forman antes de que aparezcan los síntomas claros de la enfermedad. Un paso en esta dirección puede ser una sustancia química llamado Compuesto B de Pittsburg (PIB), que fue sintetizada por los científicos de la University of Pittsburg en 2004. Los científicos unieron el PIB a un isótopo radioactivo de vida corta y utilizaron tomografía por emisión de positrones para rastrear la distribución de PIB en el cerebro de pacientes con enfermedad de Alzheimer. Estos investigadores observaron que el PIB se acumulaba selectivamente en regiones encefálicas que contienen grandes cantidades de depósitos de \(\beta\)-amiloide. El PIB puede ser útil para evaluar la eficacia de los fármacos que intentan reducir el ritmo de producción de β-amiloide o a dispersar las placas ya formadas. En la actualidad, varios de estos fármacos se encuentran en fase de ensayo clínico.

Enfermedad de Parkinson

En los Estados Unidos cerca de 1 millón de personas sufren la **enfermedad de Parkinson**, un trastorno motor caracterizado por la dificultad para iniciar el movimiento, lentitud en los movimientos y rigidez. Los pacientes tienen una expresión facial de máscara, temblores musculares, escaso equilibrio, una postura flexionada y una marcha festinante. Al igual que la enfermedad de Alzheimer, la enfermedad de Parkinson es una trastorno encefálico progresivo, cuyo riesgo aumenta con la edad. La incidencia de enfermedad de Parkinson es de alrededor del 1% a los 65 años y del 5% a los 85 años.

Los síntomas de la enfermedad de Parkinson son resultado de la muerte de las neuronas en un núcleo mesencefálico denominado sustancia nigra. Estas neuronas normalmente liberan dopamina de sus terminaciones sinápticas en los núcleos basales. La degeneración de las neuronas dopaminérgicas se asocia con la acumulación de agregados proteicos que contienen α -sinucleína, una proteína que se encuentra, habitualmente, en las terminaciones nerviosas presinápticas.

La mayoría de los casos de enfermedad de Parkinson carecen de una causa claramente identificable. Sin embargo, el consenso



A Fig. 48-35. Signos microscópicos de la enfermedad de Alzheimer. Una característica de la enfermedad de Alzheimer es la presencia en el tejido encefálico de ovillos neurofibrilares que rodean a las placas seniles formadas por β-amiloide (MO).

entre los científicos que estudian la enfermedad es que es el resultado de una combinación de factores ambientales y genéticos. Por ejemplo, algunas familias con una mayor incidencia de enfermedad de Parkinson tienen una forma mutada del gen para la α -sinucleína. Una hipótesis es que los cambios en la estructura de la α -sinucleína determinan que las neuronas dopaminérgicas en la sustancia nigra se hagan susceptibles al daño celular oxidativo.

En la actualidad no existe cura para la enfermedad de Parkinson, aunque se utilizan distintos enfoques para manejar los síntomas, que incluyen cirugía encefálica, estimulación encefálica profunda y fármacos como la L-dopa, un precursor dopaminérgico que puede atravesar la barrera hematoencefálica. Una cura potencial consiste en implantar neuronas secretoras de dopamina en la sustancia nigra o en los ganglios basales. Se pueden estimular células madre embrionarias o se pueden modificar mediante ingeniería genética para que se conviertan en neuronas secretoras de dopamina, y el trasplante de estas células en ratas con un trastorno inducido experimentalmente que imita a la enfermedad de Parkinson ha producido la recuperación del control

motor. Uno de los muchos interrogantes en la frontera de la investigación cerebral moderna es si este tipo de medicina regenerativa funcionará también en los seres humanos.

Evaluación de conceptos 👭

18-7

- 1. Basándose en la figura 48-33, ¿cuál sería el efecto probable de una mutación que impide que las neuronas medulares tengan receptores Netrin-1? ¿Cuál podría ser el resultado de interneuronas que carecen de receptores Slit?
- **2.** ¿Qué pruebas indican que la esquizofrenia, el trastorno bipolar y la depresión mayor tienen componentes genéticos y ambientales?
- 3. ¿Cuáles son algunas similitudes entre la enfermedad de Alzheimer y la enfermedad de Parkinson?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🛂 🖁

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 4



El sistema nervioso se compone de circuitos de neuronas y células de sostén

- ▶ Organización de los sistemas nerviosos (p. 1012). Los sistemas nerviosos de los vertebrados varían en complejidad desde redes nerviosas simples hasta sistemas nerviosos muy centralizados que tienen cerebros complicados y cordones nerviosos ventrales. En los vertebrados, el sistema nervioso central (SNC) se compone del cerebro y la médula espinal, que se localiza dorsalmente.
- ▶ Procesamiento de la información (p. 1013). Los sistemas nerviosos procesan la información en tres etapas: aferencias sensitivas, integración y eferencias motoras hacia las células efectoras. El SNC integra la información, mientras que los nervios del sistema nervioso periférico (SNP) transmiten señales sensitivas y motoras entre el SNC y el resto del cuerpo. Las tres etapas se ilustran en el reflejo patelar.
- Estructura de las neuronas (pp. 1013-1014). La mayoría de las neuronas tienen dendritas muy ramificadas que reciben señales de otras neuronas. En los casos típicos tienen un axón único que transmite señales a otras células en las sinapsis. Las neuronas tienen una amplia variedad de formas que reflejan las interacciones de sus aferencias y eferencias.
- ➤ Células de sostén (glía) (pp. 1014-1015). Las células gliales desempeñan algunas funciones, como proporcionar soporte estructural a las neuronas, regular las concentraciones extracelulares de ciertas sustancias, guiar la migración de las neuronas en desarrollo y formar mielina, que aísla eléctricamente a los axones.

Concepto 48-2

Las bombas y los canales iónicos mantienen el potencial de reposo de una neurona

- ➤ Toda célula tiene un voltaje a través de su membrana plasmática denominado potencial de membrana. El interior de la célula es negativo con respecto al exterior (p. 1015).
- Potencial de reposo (pp. 1016-1017). El potencial de membrana depende de los gradientes iónicos a través de la membrana plasmática: la concentración de Na⁺ es mayor en el líquido extracelular que en el citoplasma, mientras sucede lo contrario en el caso del K⁺. Una neurona que no transmite señales contiene muchos canales de K⁺ abiertos y menos canales de Na⁺ abiertos en su membrana plasmática. La difusión de K⁺ y Na⁺ a través de estos canales produce la separación de las cargas a través de la membrana, lo que produce el potencial de reposo.
- ▶ Canales iónicos regulados (p. 1017). Los canales iónicos regulados se abren o se cierran en respuesta al estiramiento de la membrana, la unión de un ligando específico o un cambio en el potencial de membrana.

Concepto 48-3

Los potenciales de acción son las señales conducidas por los axones

▶ Un aumento en la magnitud del potencial de membrana se denomina hiperpolarización; una disminución en la magnitud se llama despolarización. Los cambios en el potencial de membrana que varían con la fuerza de un estímulo se conocen como potenciales graduados (pp. 1017-1018).

- Producción de potenciales de acción (pp. 1018-1020). Un potencial de acción es una despolarización breve de todo o nada de la membrana plasmática. Cuando una despolarización graduada lleva el potencial de membrana hasta el umbral, muchos canales de Natregulados por voltaje se abren, desencadenando una entrada de Naque lleva rápidamente el potencial de membrana hasta un valor positivo. El potencial de membrana es restablecido hasta su valor de reposo normal por la inactivación de los canales de Naty por la apertura de muchos canales de K* regulados por voltaje, lo que aumenta la salida de K*. Un período refractario sigue al potencial de acción, y corresponde al intervalo cuando los canales de Naty están inactivados.
- Conducción de los potenciales de acción (pp. 1020-1021). Un potencial de acción discurre desde el cono axónico hasta las terminaciones sinápticas y se regenera a lo largo del axón. La velocidad de conducción de un potencial de acción aumenta con el diámetro del axón y, en muchos axones de vertebrados, con la mielinización. Los potenciales de acción en los axones mielínicos saltan entre los nodos de Ranvier, con un proceso denominado conducción saltatoria.

Las neuronas se comunican con otras células en las sinapsis

- ▶ En una sinapsis eléctrica, la corriente eléctrica fluye directamente desde una célula a otra a través de una unión en brecha. En una sinapsis química, la despolarización de la terminación sináptica determina que las vesículas sinápticas se fusionen con la membrana terminal y liberen neurotransmisores en la hendidura sináptica (pp. 1021-1022).
- Transmisión sináptica directa (pp. 1022-1023). El neurotransmisor se une a los canales iónicos regulados por ligando en la membrana postsináptica, lo que produce un potencial postsináptico excitatorio o inhibitorio (PPSE o PPSI). Después de la liberación, el transmisor se difunde fuera de la hendidura sináptica, se capta por las células circundantes o se degrada por enzimas. Una sola neurona tiene muchas sinapsis sobre sus dendritas y el cuerpo celular. El hecho de que genere un potencial de acción depende de la sumación temporal y espacial de PPSE y PPSI en el cono axónico.
- Transmisión sináptica indirecta (pp. 1023-1024). La unión del neurotransmisor a algunos receptores activa vías de transducción de señales, que producen efectos de desarrollo lento pero duraderos en la célula postsináptica.
- ▶ Neurotransmisores (pp. 1024-1025). El mismo neurotransmisor puede producir diferentes efectos sobre diferentes tipos de células. Los principales neurotransmisores conocidos son acetilcolina, aminas biógenas (adrenalina, noradrenalina, dopamina y serotonina), distintos aminoácidos y péptidos y los gases óxido nítrico y monóxido de carbono.

Concepto 48-5

El sistema nervioso de los vertebrados tiene una especialización regional

▶ Sistema nervioso periférico (pp. 1026-1028). El SNP se compone en nervios craneales y espinales apareados y los ganglios asociados. Desde el punto de vista funcional, el SNP está dividido en el sistema nervioso somático, que transporta señales hasta los músculos esqueléticos y el sistema nervioso autónomo, que regula las funciones primariamente automáticas y viscerales de los músculos liso y cardíaco. El sistema nervioso autónomo tiene tres divisiones: las divisiones simpática y parasimpática, que suelen tener efectos antagónicos sobre los órganos diana, y la división entérica, que controla la actividad del tracto digestivo, el páncreas y la vesícula biliar.

- ▶ Desarrollo embrionario del cerebro (p. 1028). El cerebro de los vertebrados se desarrolla a partir de tres regiones embrionarias: el cerebro anterior, el cerebro medio y el cerebro posterior. En los seres humanos, el crecimiento más expansivo ocurre en la porción del encéfalo que da origen al cerebro.
- ▶ Tronco encefálico (p. 1029). El bulbo raquídeo, la protuberancia y el mesencéfalo forman el tronco encefálico, que controla las funciones homeostáticas, como la frecuencia respiratoria, conduce las señales sensitivas y motoras entre la médula espinal y los centros encefálicos superiores, y regula el estado de alerta y el sueño.
- Cerebelo (p. 1030). El cerebelo ayuda a coordinar las funciones motora, perceptiva y cognitiva. También participa en el aprendizaje y en el recuerdo de habilidades motoras.
- Diencéfalo (p. 1030). El tálamo es el centro principal a través del cual pasa la información sensitiva y motora hacia el cerebro y desde él. El hipotálamo regula la homeostasis; los comportamientos básicos de supervivencia como alimentación, lucha, huida y reproducción, y los ritmos circadianos.
- ➤ Cerebro (pp. 1030-1031). El cerebro tiene dos hemisferios, cada uno de los cuales se compone de la corteza cerebral, que cubre la sustancia blanca, y los núcleos basales, que son importantes para planificar y aprender los movimientos. En los mamíferos, la corteza cerebral tiene una superficie con circunvoluciones denominada neocorteza. Una banda gruesa de axones, el cuerpo calloso, proporciona comunicación entre las cortezas cerebrales derecha e izquierda.



La corteza cerebral controla el movimiento voluntario y las funciones cognitivas

- Cada lado de la corteza cerebral tiene cuatro lóbulos: frontal, temporal, occipital y parietal, que contienen las áreas sensitivas primarias y las áreas de asociación (pp. 1031-1032).
- Procesamiento de la información en la corteza cerebral (p. 1032). En las áreas sensitivas primarias penetran tipos específicos de aferencias sensitivas. Las áreas de asociación adyacentes procesan características particulares en las aferencias sensitivas e integran la información de diferentes áreas sensitivas. En la corteza somatosensitiva y la corteza motora, las neuronas están distribuidas en función de la parte del cuerpo que genera las aferencias sensitivas o recibe los comandos motores.
- ▶ Lateralización, de la función cortical (pp. 1032-1033). El hemisferio izquierdo se especializa, normalmente, en el procesamiento seriado de alta velocidad de la información esencial para el lenguaje y las operaciones lógicas. El hemisferio derecho es más eficaz en el reconocimiento de patrones, la ideación no verbal y el procesamiento emocional.
- Lenguaje y habla (pp. 1033-1034). Algunas porciones de los lóbulos frontal y temporal, que incluyen el área de Broca y el área de Wernicke, son esenciales para generar y comprender el lenguaje.
- Emociones (p. 1034). El sistema límbico, un anillo de centros corticales y no corticales que rodea al tronco encefálico, media las emociones primarias y fija "sentimientos" emocionales a las funciones relacionadas con la supervivencia. La asociación de las emociones primarias con diferentes situaciones durante el desarrollo humano requiere partes de la neocorteza, especialmente, la corteza prefrontal.
- ▶ **Memoria y aprendizaje** (pp. 1034-1035). Los lóbulos frontales constituyen un sitio de la memoria a corto plazo y pueden interac-

tuar con el hipocampo y la amígdala para consolidar la memoria a largo plazo. Algunos experimentos en invertebrados y vertebrados han puesto en evidencia la base celular de algunas formas simples de aprendizaje, que incluyen la sensibilización y la potenciación a largo plazo.

Conciencia (pp. 1035-1036). Algunas técnicas modernas de imágenes cerebrales sugieren que la conciencia puede ser una propiedad emergente del cerebro basada en la actividad de muchas áreas de la corteza.

Concepto 48-7

Las lesiones y las enfermedades del sistema nervioso central son el objetivo de muchas investigaciones

- ▶ Desarrollo de células nerviosas (pp. 1037-1038). Las moléculas señal dirigen el crecimiento de un axón al unirse a receptores sobre la membrana plasmática del cono de crecimiento. Los genes y los acontecimientos básicos que participan en la guía del axón son similares en invertebrados y vertebrados. El conocimiento de estos hechos se podrá aplicar para estimular el nuevo crecimiento axónico tras el daño del SNC.
- Células madre neurales (pp. 1038-1039). El cerebro humano adulto contiene células madre que se pueden diferenciar en neuronas maduras. La inducción de diferenciación en las células madre y el trasplante de células madre cultivadas son métodos potenciales para reemplazar las neuronas perdidas por traumatismo o enfermedad.
- Enfermedades y trastornos del sistema nervioso (pp. 1039-1041). La esquizofrenia se caracteriza por alucinaciones, ideas delirantes, reducción de emociones y otros síntomas. La depresión incluye el trastorno bipolar, caracterizado por las fases maníaca (de estado de ánimo elevado) y depresiva (de estado de ánimo disminuido), y la depresión mayor, en la cual los pacientes tienen un estado de ánimo deprimido persistente. La enfermedad de Alzheimer es una demencia relacionada con la edad, en la cual se forman ovillos neurofibrilares y placas seniles en el cerebro. La enfermedad de Parkinson es un trastorno motor causado por la muerte de neuronas secretoras de dopamina en la sustancia nigra.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Qué sucede cuando se despolariza la membrana de una neurona?
 - a. Existe una difusión neta de Na+ fuera de la célula.
 - b. El potencial de equilibrio para el K^+ (E_k) se hace más positivo.
 - c. Se reduce la magnitud del voltaje de membrana de la neurona.
 - d. Es menos probable que la neurona genere un potencial de acción.
 - e. El interior de la célula se hace más negativo en relación con el exterior.
- 2. ¿Por qué los potenciales de acción se conducen normalmente solo en una dirección a lo largo de un axón?
 - a. Los nodos de Ranvier solo pueden conducir potenciales en una dirección.
 - b. El período refractario breve impide la reapertura de los canales del Na⁺ regulados por voltaje.
 - c. El cono axónico tiene un potencial de membrana mayor que las terminaciones del axón.
 - d. Los iones sólo pueden fluir a lo largo del axón en una dirección.

- e. Los canales regulados por voltaje tanto para K+ como para Na+ se abren solo en una dirección.
- 3. Una característica frecuente de los potenciales de acción es que:
 - a. Determinan que la membrana se hiperpolarice y luego se despolarice.
 - b. Pueden sufrir sumación temporal y espacial.
- c. Son desencadenados por una despolarización que alcanza el umbral
 - d. Se mueven a la misma velocidad a lo largo de todos los axones.
 - e. Son resultado de la difusión del Na+ y el K+ a través de los canales regulados por ligando.
- 4. ¿Cuál de los siguientes es un resultado **directo** de la despolarización de la membrana presináptica de un terminación axónica?
 - a. Los canales de Ca^{2+} regulados por voltaje en la membrana se abren.
 - b. Las vesículas sinápticas se fusionan con la membrana.
 - c. La célula postsináptica produce un potencial de acción.
 - d. Los canales regulados por ligando se abren, permitiendo que los neurotransmisores entren en la hendidura sináptica.
 - e. Se genera un PPSE o un PPSI en la célula postsináptica.
- 5. ¿Dónde se localizan los receptores de los neurotransmisores?
 - a. Sobre la membrana nuclear.
 - b. En los nodos de Ranvier.
 - c. Sobre la membrana postsináptica.
 - d. Sobre las membranas de las vesículas sinápticas.
 - e. En la vaina de mielina.
- **6.** ¿Cuál de las siguientes estructuras o regiones está relacionada incorrectamente con su función?
 - a. Sistema límbico/control motor del habla.
 - b. Bulbo raquídeo/control homeostático.
 - c. Cerebelo/coordinación de movimiento y equilibrio.
 - d. Cuerpo calloso/comunicación entre las cortezas cerebrales izquierda y derecha.
 - e. Hipotálamo/regulación de temperatura, hambre y sed.
- 7. ¿Qué es la neocorteza?
 - a. Una región encefálica primitiva común a reptiles y mamíferos.
 - b. Una región en la profundidad de la corteza que se asocia con la formación de recuerdos emocionales.
 - c. Una parte central de la corteza que recibe información olfatoria.
 - d. Una capa externa adicional de neuronas en la corteza cerebral que es única en los mamíferos.
 - e. Un área de asociación del lóbulo frontal que participa en las funciones cognitivas superiores.
- 8. ¿Cuál de los siguientes hechos proporciona pruebas de que los circuitos cerebrales que participan en la emoción se forman al comienzo del desarrollo humano?
 - a. Es más probable que los seres humanos puedan tener recuerdos emocionales de la infancia que recuerdos reales.
 - b. Los lactantes pueden comprender el lenguaje antes de que puedan hablar.
 - c. Estos circuitos incluyen partes del cerebro que evolucionaron antes de que evolucionara la neocorteza.
 - d. Los lactantes pueden sentirse ligados a su cuidador y expresar miedo, angustia y enfado.

- e. Los individuos con daño de la amígdala ya no tienen respuestas autónomas a los estímulos estresantes.
- 9. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones describe mejor el modo en que un axón crece hacia sus células diana?
 - a. El axón crece en un camino directo, atraído por moléculas señal liberadas por las células diana.
 - Las células a lo largo del camino de crecimiento liberan moléculas señal que atraen o repelen el axón, y la interacción de las CAM con el cono de crecimiento y las células vecinas puede proporcionar caminos que guían el crecimiento axónico.
 - c. El factor de crecimiento nervioso liberado por los astrocitos estimula a una célula progenitora neural a diferenciarse en una neurona, cuyo axón crece luego hacia una concentración creciente de moléculas señal.
 - d. El axón produce proteínas promotoras del crecimiento solo en su cono axónico, lo que determina que el axón crezca en una dirección exterior hacia sus células diana.
 - e. Las células gliales migran primero hasta las células diana dejan una huella de las CAM a lo largo del camino que sigue el cono de crecimiento del axón.
- 10. ¿Qué enfermedad o trastorno es causado por la muerte de las neuronas cerebrales que liberan dopamina?
 - a. Esquizofrenia.
 - b. Trastorno bipolar.
 - c. Depresión mayor.
 - d. Enfermedad de Alzheimer.
 - e. Enfermedad de Parkinson.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Un potencial de acción es un acontecimiento de todo o nada. Esta señalización encendido/apagado es una adaptación evolutiva de los animales que deben sentir y actuar en un entorno complejo. Es posible imaginar un sistema nervioso en el cual los potenciales de acción estén graduados y en el que la amplitud dependa del tamaño del estímulo. ¿Qué ventaja podría tener la señalización encendido/apagado sobre un tipo de señalización graduada (continuamente variable)?

Problemas científicos

A partir de lo que usted conoce de los potenciales de acción y las sinapsis, proponga dos o tres hipótesis para el modo en que los distintos anestésicos podrían evitar el dolor.

Ciencia, tecnología y sociedad

Los efectos depresores del alcohol sobre el sistema nervioso enturbian el juicio y retrasan los reflejos. El consumo de alcohol es un factor que participa en la mayoría de los accidentes de coche mortales en los Estados Unidos. ¿Cuáles son otros impactos del alcoholismo en la sociedad? ¿Cuáles son algunas de las respuestas de las personas y la sociedad al alcoholismo? ¿Cree usted que el alcoholismo es fundamentalmente un problema individual o un problema social? ¿Cree que las respuestas de la sociedad al alcoholismo son inapropiadas y proporcionales a la seriedad del problema? Defienda su posición.

Mecanismos sensitivos y motores



▲ Fig. 49-1. El murciélago utiliza ultrasonidos, a modo de radar, para localizar a su presa.

Conceptos clave

- **49-1** Los receptores sensitivos transducen la energía del estímulo y transmiten señales al sistema nervioso central
- **49-2** Los mecanorreceptores que intervienen en la audición y en el equilibrio detectan las partículas que se depositan o el líquido en movimiento
- **49-3** Los sentidos del gusto y del olfato están estrechamente relacionados en la mayoría de los animales
- **49-4** La visión se basa en mecanismos similares en todo el reino animal
- **49-5** Los esqueletos de los animales desempeñan funciones de sostén, protección y movimiento
- **49-6** Los músculos mueven partes del esqueleto al contraerse
- **49-7** La locomoción requiere energía para superar la fricción y la gravedad

Panorama general

Sentir y actuar

n la oscuridad, las antenas de una polilla macho detectan la quimiotaxina de una polilla hembra en algún sitio a favor del viento. El macho levanta el vuelo y sigue el rastro en dirección de la hembra. De repente, los sensores de vibración del abdomen de la polilla macho detectan los chirridos ultrasónicos de un murciélago que se aproxima rápidamente. El radar del murciélago le permite localizar a las polillas y otras presas voladoras. En un acto reflejo, el sistema nervioso de la polilla altera la preferencia motora hacia los músculos de sus alas y envían

al insecto hacia la tierra en un espiral evasivo. Aunque, probablemente, sea demasiado tarde para la polilla de la **figura 49-1**, muchas polillas pueden escapar de estas situaciones porque son capaces de detectar el radar de un murciélago a una distancia de hasta 30 m. El murciélago debe hallarse a una distancia no mayor de 3 m para percibir a la polilla, pero como vuela más rápido, puede tener tiempo para detectar a su presa, dirigirse a ella y atraparla.

El resultado de esta interacción depende de las capacidades del depredador y de la presa para detectar estímulos ambientales importantes y producir el movimiento coordinado apropiado. Es posible rastrear los orígenes de la capacidad de sentir y actuar hasta la aparición, en los procariontes, de estructuras celulares que detectan la presión o sustancias químicas en el ambiente y luego orientan el movimiento en una dirección apropiada. Estas estructuras se han transformado durante la evolución en mecanismos diversos que detectan distintos tipos de energía y generan como respuesta diferentes niveles de movimiento físico. La detección y el procesamiento de la información sensitiva y la generación de eferencias motoras son la base fisiológica de todo el comportamiento animal.

Es común pensar que el comportamiento animal es una secuencia lineal de detección, análisis cerebral y acción, similar a un ordenador que espera pasivamente las instrucciones antes de actuar. En realidad, no es así. Cuando los animales se hallan en movimiento sondean el entorno a través de ese movimiento, detectan los cambios y utilizan la información para generar la próxima acción. Éste es un ciclo continuo en lugar de una secuencia lineal, dado que el cerebro continúa con la actividad de fondo que se actualiza constantemente a medida que prosiguen la detección y la acción.

En el capítulo 48 examinamos la forma en que los sistemas nerviosos transmiten e integran la información sensitiva y motora. Aquí exploraremos en varios grupos de invertebrados y vertebrados los procesos de detección y acción. Comenzaremos con los procesos sensitivos que transmiten información al cerebro sobre el ambiente externo e interno. Luego consideraremos la estructura y la función de los esqueletos y los músculos que transmiten los movimientos según las instrucciones del encéfalo. Por último, investigaremos distintos mecanismos del movimiento animal.

Concepto 49-1

Los receptores sensitivos transducen la energía del estímulo y transmiten señales al sistema nervioso central

La información se transmite a través del sistema nervioso en forma de impulsos nerviosos o potenciales de acción, que son fenómenos del tipo todo o nada (véase fig. 48-12c). Un potencial de acción desencadenado por la luz que llega al ojo es igual al potencial de acción desencadenado por el aire que vibra en el oído. La capacidad para distinguir cualquier tipo de estímulo, como la visión o el sonido, depende de la parte del encéfalo que recibe los potenciales de acción. Lo que importa es dónde se dirigen los potenciales de acción y no lo que los desencadena.

Las sensaciones son potenciales de acción que alcanzan el cerebro a través de neuronas sensitivas. Una vez que el cerebro está consciente de las sensaciones, las interpreta, y genera la percepción de los estímulos. Las percepciones –como colores, olores, sonidos y sabores— son construcciones formadas en el cerebro y no existen fuera de él. Si un árbol cae y no hay ningún animal presente para oírlo, ¿hay sonido? La caída indudablemente produce ondas de presión en el aire pero si el sonido se define como una percepción, entonces no existe nada a menos que un animal detecte las ondas y su cerebro las perciba.

Las sensaciones y las percepciones comienzan con la recepción sensitiva, la detección del estímulo por las células sensitivas, que se denominan receptores sensitivos. La mayor parte de los receptores sensitivos son neuronas o células epiteliales especializadas que existen aisladas o en grupos con otros tipos celulares en los órganos sensoriales, como los ojos y los oídos. Los exteroceptores son receptores sensitivos que detectan estímulos que provienen del exterior del cuerpo como calor, luz, presión y sustancias químicas. Los interoceptores detectan estímulos que proceden del interior del cuerpo, como la presión arterial y la posición corporal.

Funciones de los receptores sensitivos

Todos los estímulos representan formas de energía. La sensación implica la conversión de esta energía en un cambio en el potencial de membrana de los receptores sensitivos que produce un cambio en la frecuencia de potenciales de acción transmitidos al sistema nervioso central (SNC). Los receptores sensitivos desempeñan cuatro funciones en este proceso: transducción sensitiva, amplificación, transmisión e integración. Estas funciones se muestran en la **figura 49-2** para dos tipos de receptores sensitivos: un receptor de estiramiento en un cangrejo y una **célula ciliada**, que detecta el movimiento en el oído de los vertebrados y en los sistemas lineales laterales de los peces y los anfibios.

Transducción sensitiva

La conversión de la energía del estímulo en un cambio en el potencial de membrana de un receptor sensitivo se denomina transducción sensitiva y el cambio en el potencial de membrana propiamente dicho se conoce como potencial del receptor. Obsérvese en la figura 49-2a que los potenciales del receptor son potenciales graduados; su magnitud varía con la intensidad del estímulo.

Todos los potenciales del receptor son resultado de la apertura o del cierre de los canales iónicos de la membrana plasmática, fenómeno que modifica la permeabilidad iónica de la membrana. En los ejemplos de la figura 49-2 el estiramiento o la distorsión de la membrana es el estímulo que provoca que los canales iónicos se abran o se cierren. En otros receptores sensitivos, los canales se abren o se cierran cuando las sustancias que se encuentran fuera de la célula se unen a proteínas en la membrana o cuando los pigmentos presentes en el receptor sensitivo absorben luz. Examinaremos estos mecanismos más adelante.

Una característica asombrosa de muchos receptores sensitivos es su sensibilidad extrema: pueden detectar la unidad física del estímulo más pequeña posible. La mayor parte de los receptores de luz pueden detectar un único cuanto (fotón) de luz, los receptores químicos pueden detectar una sola molécula y las células ciliadas del oído interno pueden detectar un movimiento de apenas una fracción de nanómetro. La sensibilidad de los receptores también cambia según las condiciones. Por ejemplo, la sensibilidad de los receptores de la glucosa en la boca humana puede modificarse en varios órdenes de magnitud de concentración de azúcar, a medida que cambia el estado general de nutrición y la cantidad de azúcar de la dieta.

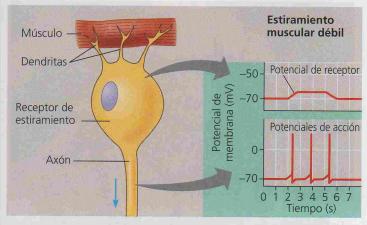
Amplificación

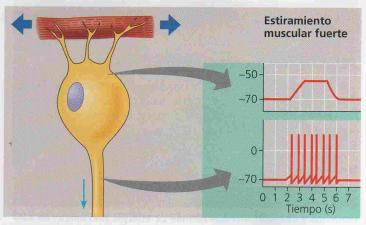
La intensificación de la energía del estímulo por las células de la vía sensitiva se denomina **amplificación**. Por ejemplo, un potencial de acción conducido desde el ojo hasta el cerebro tiene unas 100 000 veces más energía que los pocos fotones de luz que lo desencadenaron. Parte de la amplificación se desarrolla en los receptores sensitivos, y las vías de transducción de señales en las que participan segundos mensajeros a menudo contribuyen a ello. La amplificación también puede tener lugar en las estructuras accesorias de un órgano sensorial complejo, como cuando las ondas sonoras aumentan en un factor de más de 20 antes de alcanzar los receptores del oído interno.

Transmisión de la companya de la la companya de la

Una vez que la energía de un estímulo ha sido transducida en un potencial de receptor, los potenciales de acción son transmitidos al SNC. Algunos receptores sensitivos, como el receptor de estiramiento del cangrejo, son neuronas sensitivas que pueden producir potenciales de acción y tienen un axón que se extiende en el SNC (véase fig. 49-2a). Otros, como las células ciliadas, carecen de axón y no pueden generar potenciales de acción solos; estos receptores liberan neurotransmisores en las sinapsis con neuronas sensitivas (véase fig. 49-2b). En casi todas las vías donde los receptores establecen sinapsis con neuronas sensitivas, el receptor libera un neurotransmisor excitatorio que determina que la neurona sensitiva transmita potenciales de acción al SNC (una excepción es el sistema visual de los vertebrados, que se explica en el concepto 49-4).

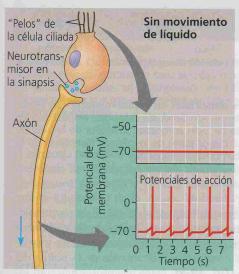
La magnitud del potencial de un receptor afecta a la frecuencia de potenciales de acción que viajan como sensaciones hasta el SNC. Si un receptor es también una neurona sensitiva, un potencial de receptor mayor alcanza más rápido el umbral y produce potenciales de acción más frecuentes (véase fig. 49-2a). Si un receptor establece una sinapsis con una neurona sensitiva, un potencial de receptor mayor determina que se libere más neurotransmisor en la sinapsis, habitualmente, con el mismo resultado. Muchas neuronas sensitivas generan espontáneamente potenciales de acción con una frecuencia baja. Por tanto, un estí-



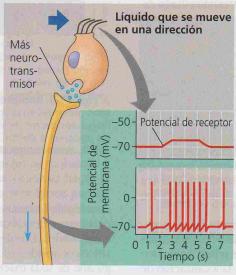


(a) Los receptores de estiramiento del cangrejo tienen dendritas introducidas en los músculos abdominales. Cuando el abdomen se inclina, los músculos y las

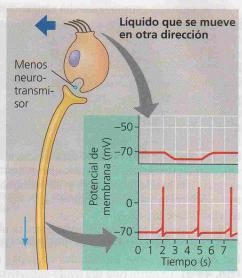
dendritas se estiran, lo que produce un potencial de receptor en el receptor de estiramiento. El potencial de receptor desencadena potenciales de acción en el axón del receptor de estiramiento. Un estiramiento más fuerte produce un potencial de receptor más grande y una frecuencia mayor de potenciales de acción.



(b) Las células ciliadas de los vertebrados tienen cilios especializados o microvellosidades ("pelos") que se inclinan cuando el líquido circundante se mueve. Cada célula ciliada libera un



neurotransmisor excitatorio en una sinapsis con una neurona sensitiva, que conduce potenciales de acción hasta el SNC. La inclinación en una dirección despolariza la célula ciliada, que libera más neurotransmisor y



aumenta la frecuencia de potenciales de acción en la neurona sensitiva. La inclinación en la otra dirección tiene efectos opuestos. Por tanto, las células ciliadas responden a la dirección del movimiento y a su fuerza y velocidad.

▲ Fig. 49-2. Recepción sensitiva: dos mecanismos.

mulo no activa o desactiva la producción de potenciales de acción en estas neuronas; más bien, modula la frecuencia de los potenciales de acción (véase fig. 49-2b). Estas neuronas alertan al SNC no sólo acerca de la presencia o la ausencia de un estímulo, sino, también, sobre los cambios en la intensidad o la dirección.

Integración

El procesamiento o integración de la información sensitiva comienza cuando se recibe la información. Los potenciales de receptor producidos por los estímulos enviados a diferentes partes de un receptor sensitivo se integran mediante la suma, al igual que los potenciales postsinápticos en las neuronas sensitivas que establecen sinapsis con múltiples receptores. Otro tipo de integración por los receptores es la adaptación sensitiva, una disminución de la capacidad de respuesta durante la estimulación continua (que no se debe confundir con el sentido evolutivo del término adaptación). Algunos receptores se adaptan a los estímulos más rápidamente que otros. Sin adaptación sensitiva usted sentiría cada latido de su corazón y cada trozo de ropa sobre su cuerpo. Los receptores son selectivos en la información que envían al SNC, y la adaptación reduce la probabilidad de que el mantenimiento de un estímulo conduzca a una sensación continua.

La integración de la información sensitiva se produce en todos los niveles del sistema nervioso y las acciones celulares que acabamos de describir son sólo los primeros pasos. Las estructuras sensoriales complejas, como los ojos, tienen niveles más altos de integración y el SNC procesa, aún más todas las señales entrantes.

Tipos de receptores sensitivos

En función de la energía que transducen, los receptores sensitivos pertenecen a cinco categorías: mecanorreceptores, quimiorreceptores, receptores electromagnéticos, termorreceptores y receptores del dolor.

Mecanorreceptores

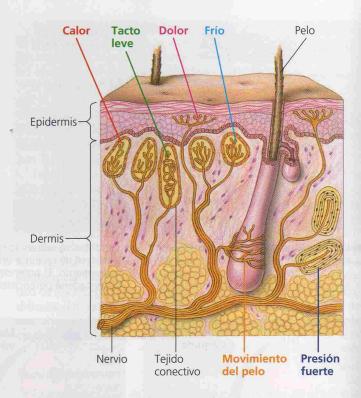
Los **mecanorreceptores** detectan la deformación física causada por estímulos como la presión, el tacto, el estiramiento, el movimiento y el sonido, todas formas de energía mecánica. La distorsión o el estiramiento de la membrana plasmática de un mecanorreceptor aumenta la permeabilidad de la membrana a los iones de sodio y potasio. Cuando esto sucede, el potencial de membrana se mueve hasta un valor entre $E_{\rm K}$ y $E_{\rm Na}$ y produce la despolarización (véase cap. 48).

El receptor de estiramiento del cangrejo y la célula ciliada de los vertebrados de la figura 49-2 son mecanorreceptores. Otro ejemplo es el receptor de estiramiento de los vertebrados, que controla la longitud de los músculos esqueléticos. En este caso, los mecanorreceptores son las dendritas de las neuronas sensitivas que describen una espiral alrededor de la parte media de las pequeñas fibras musculares esqueléticas. Los husos musculares, cada uno con unas 2 a 12 de estas fibras rodeadas por tejido conectivo, están distribuidos por todo el músculo, paralelos a otras fibras musculares. Cuando el músculo se estira, se estiran las fibras del huso, lo que despolariza a las neuronas sensitivas y desencadena potenciales de acción que se transmiten a la médula espinal. Los husos musculares y las neuronas sensitivas que los inervan forman parte de circuitos nerviosos que subyacen a los reflejos (véase fig. 48-4).

El sentido del tacto de los mamíferos también se basa en mecanorreceptores, que son las dendritas de las neuronas sensoriales. A menudo están incrustadas en capas de tejido conectivo (fig. 49-3). La estructura del tejido conectivo y la localización de los receptores afectan espectacularmente al tipo de energía mecánica (tacto leve, vibración o presión intensa) que los estimula mejor. Los receptores que detectan el tacto leve se encuentran cerca de la superficie de la piel; estos receptores transducen aferencias muy leves de energía mecánica en potenciales de receptor. Los receptores que responden a la presión intensa y a las vibraciones se encuentran en las capas profundas de la piel. Otros receptores detectan el movimiento de los pelos (no se deben confundir con las células ciliadas de la figura 49-2); los que están situados en la base de los bigotes gruesos de mamíferos como los gatos y muchos roedores son extremadamente sensibles y permiten que el animal detecte objetos cercanos en la oscuridad.

Quimiorreceptores

Los quimiorreceptores son receptores generales que transmiten información sobre la concentración total de soluto de una solución y receptores específicos que responden a tipos individuales de moléculas. Por ejemplo, los osmorreceptores del encéfalo de los mamíferos son receptores generales que detectan cambios en la concentración total de soluto de la sangre y estimulan la sed cuando aumenta la osmolaridad (véase cap. 44). Los receptores de agua de las patas de las moscas responden al agua pura o a una solución diluida de prácticamente cualquier sustancia. La

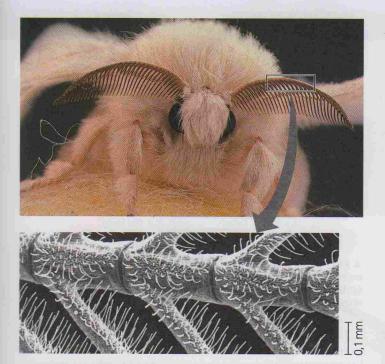


▲ Fig. 49-3. Receptores sensoriales en la piel humana. Los receptores presentes en la epidermis son dendritas desnudas, al igual que los receptores del movimiento del pelo enrollados alrededor de la base de los pelos en la dermis. La mayor parte de los demás receptores de la dermis están encapsulados por tejido conectivo.

mayoría de los mamíferos también tienen receptores para moléculas específicas, como glucosa, oxígeno, dióxido de carbono y aminoácidos. Dos de los quimiorreceptores más sensibles y específicos conocidos están presentes en las antenas de la polilla del gusano de seda macho (fig. 49-4). Estos receptores detectan los dos componentes químicos de la feromona sexual de la polilla hembra. En todos estos ejemplos, la molécula estímulo se une a un sitio específico sobre la membrana de la célula receptora e inicia cambios en la permeabilidad de la membrana.

Receptores electromagnéticos

Los receptores electromagnéticos detectan distintas formas de energía electromagnética, como la luz visible, la electricidad y el magnetismo. Los fotorreceptores, receptores electromagnéticos que detectan la radiación que conocemos como luz visible, a menudo se encuentran organizados dentro de los ojos. Algunas víboras poseen receptores infrarrojos muy sensibles que detectan el calor corporal de la presa contra un fondo más frío (fig. 49-5a). Algunos peces generan corrientes eléctricas y utilizan los electrorreceptores para localizar las presas, que alteran esas corrientes. El ornitorrinco, un mamífero monotrema, tiene electrorreceptores en su pico que probablemente detectan los campos eléctricos generados por los músculos de los crustáceos, las ranas, los peces pequeños y otras presas. Muchos animales parecen utilizar las líneas de campo magnético de la Tierra para orientarse cuando migran (fig. 49-5b). La magnetita, un mineral que contiene hierro, se encuentra en los cráneos de muchos vertebrados (por ejemplo,



▲ Fig. 49-4. Quimiorreceptores en un insecto. Las antenas de la polilla macho del gusano de seda Bombyx mori están cubiertas por pelos sensitivos, visibles en la ampliación del MEB. Los pelos tienen quimiorreceptores que son sumamente sensibles a la feromona sexual liberada por la hembra.

el salmón, palomas, tortugas marinas y seres humanos), en el abdomen de las abejas, en los dientes de algunos moluscos y en algunos protistas y procariontes que se orientan hacia el campo magnético de la Tierra. Utilizado en otra época por los marinos como brújula, la magnetita puede formar parte de un mecanismo de orientación en muchos animales.

Termorreceptores

Los termorreceptores, que responden al calor o al frío, ayudan a regular la temperatura corporal al indicar tanto la temperatura superficial como la temperatura corporal central. La identidad de los termorreceptores en la piel de los mamíferos sigue en discusión. Los posibles candidatos son dos receptores que consisten en dendritas encapsuladas y ramificadas (véase fig. 49-3). Sin embargo, muchos investigadores piensan que estas estructuras son receptores de presión modificados y que los termorreceptores se componen de dendritas desnudas en ciertas neuronas sensitivas. Existe un acuerdo general en que los termorreceptores de la piel y del hipotálamo anterior envían información hacia el termostato corporal, localizado en el hipotálamo posterior.

Receptores del dolor

En los seres humanos, los receptores del dolor, también denominados nociceptores (del latín nocere, herir), forman una clase de dendritas desnudas en la epidermis (véase fig. 49-3). Es probable que la mayoría de los animales experimenten dolor, aunque no podemos decir qué percepciones asocian otros animales con la estimulación de los receptores del dolor. El dolor es una sensación importante porque el estímulo habitualmente produce una reacción de defensa, como huir del peligro. Los raros



(a) Esta serpiente de cascabel y otras serpientes con fosetas (crosálidos) tienen un par de receptores infrarrojos, cada uno ubicado entre ojo y fosa nasal. Los órganos son lo suficientemente sensibles como para detectar la radiación infrarroja que emite el cuerpo tibio de un ratón ubicado a un metro de distancia. La serpiente mueve la cabeza de un lado a otro hasta que los dos receptores detectan la misma cantidad de radiación, lo que indica que el ratón está justo delante de ella.



(b) Algunos animales migratorios, como estas ballenas beluga (Delphinapterus leucar), aparentemente perciben el campo magnético de la Tierra y usan esta información, junto con otras señales, para orientarse.

▲ Fig. 49-5. Receptores electromagnéticos especializados.

individuos que nacen sin ninguna sensación de dolor pueden morir por apendicitis porque no pueden percibir el dolor asociado y no son conscientes del peligro.

Diferentes grupos de receptores del dolor responden al exceso de calor, presión o clases específicas de sustancias químicas liberadas por los tejidos dañados o inflamados. Algunas sustancias químicas que desencadenan dolor son la histamina y los ácidos. Las prostaglandinas aumentan el dolor al sensibilizar a los receptores; es decir, al disminuir su umbral (véase cap. 45); el ácido acetilsalicílico y el ibuprofeno reducen el dolor al inhibir la síntesis de prostaglandinas. Aunque la densidad de los nociceptores es máxima en la piel, algunos se asocian con otros órganos.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Por qué los fármacos que interfieren en la transmisión sináptica bloquean algunas sensaciones pero no todas?
- 2. Cuando se aplica un anestésico en la piel, ¿qué sentidos se afectan primero? ¿Cuáles se afectan en último término o no se afectan en absoluto? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 49-2

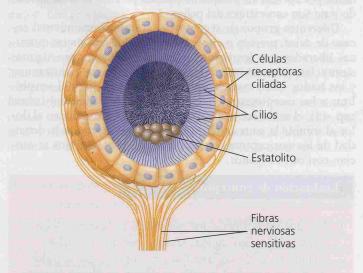
Los mecanorreceptores que intervienen en la audición y en el equilibrio detectan las partículas que se depositan o el líquido en movimiento

La audición y la percepción del equilibrio corporal están relacionadas en la mayoría de los animales. En ambas intervienen mecanorreceptores que producen potenciales de receptor cuando alguna parte de la membrana se dobla a causa de las partículas que se depositan o del líquido en movimiento.

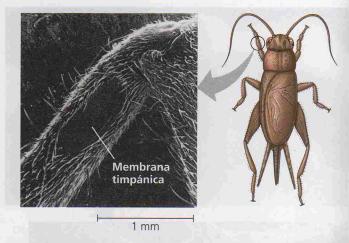
Formas de sentir la gravedad y el sonido en los invertebrados

La mayoría de los invertebrados tienen órganos sensoriales denominados estatocistos que contienen mecanorreceptores y funcionan en su sentido del equilibrio (fig. 49-6). Un tipo frecuente de estatocisto consiste en una capa de células receptoras ciliadas que rodean una cámara que contiene uno o más estatolitos, que son granos de arena u otros gránulos densos. La gravedad determina que los estatolitos se depositen en el punto bajo de la cámara y estimulen receptores en ese lugar. Los estatocistos se localizan en diferentes partes del cuerpo de los invertebrados. Por ejemplo, muchas medusas tienen estatocistos en una franja de su "cinturón", lo que les da a los animales una indicación de la posición del cuerpo. Las langostas y los cangrejos tienen estatocistos cerca de la base de sus anténulas. En algunos experimentos, los cangrejos fueron "engañados" para que nadaran con la parte superior hacia abajo cuando se reemplazaron sus estatolitos por virutas de metal que fueron arrastradas hasta el extremo superior de los estatocistos con imanes.

Muchos invertebrados demuestran una sensibilidad general al sonido, aunque las estructuras especializadas en la audición pa-



▲ Fig. 49-6. El estatocisto de un invertebrado. El depósito de estatolitos en el punto bajo de la cámara inclina los cilios sobre las células receptoras de esa localización, lo que proporciona al encéfalo información acerca de la orientación del cuerpo con respecto a la gravedad.



▲ Fig. 49-7. El oído de un insecto. La membrana timpánica, visible en esta MEB de la pata delantera de un grillo, vibra en respuesta a las ondas sonoras. Las vibraciones estimulan mecanorreceptores fijados al interior de la membrana timpánica.

recen estar menos extendidas que los sensores de la gravedad. Las estructuras de la audición se han estudiado más extensamente en insectos terrestres.

Muchos insectos (tal vez la mayoría) tienen pelos en el cuerpo que vibran en respuesta a las ondas sonoras. Los pelos de diferente rigidez y longitud vibran a diferentes frecuencias. Por lo general, los pelos están adaptados para captar las frecuencias de los sonidos producidos por otros organismos. Por ejemplo, un mosquito macho localiza a una pareja por medio de finos pelos en sus antenas. Los pelos vibran en una forma específica en respuesta al zumbido producido por el batir de las alas de las hembras que vuelan. Un diapasón que vibra a la misma frecuencia que las alas del mosquito hembra también atrae a los machos. Algunas orugas (larvas de polillas y mariposas) tienen pelos corporales que vibran y pueden detectar las alas de las avispas depredadoras, lo que advierte a las orugas del peligro.

Muchos insectos también tienen "oídos" localizados, en los cuales, la membrana timpánica (tímpano) se extiende sobre una cámara aérea interna (fig. 49-7). Las ondas sonoras hacen vibrar la membrana timpánica, lo que estimula a las células receptoras adheridas a la superficie interna al interior de la membrana y produce impulsos nerviosos que son transmitidos hasta el cerebro. Algunas polillas pueden oír los sonidos agudos que producen los murciélagos cuando emplean su sistema de detección por radar y la percepción de estos sonidos desencadena la maniobra de huida de las polillas, como se mencionó al comienzo de este capítulo. Esto también explica por qué es tan difícil pisar una cucaracha; el insecto detecta el pie que desciende y se mueve rápidamente para evitarlo.

Audición y equilibrio en los mamíferos

En los mamíferos, como en la mayoría de los otros vertebrados terrestres, los órganos sensitivos de la audición y el equilibrio están estrechamente asociados en el oído. En la **figura 49-8** se explora la estructura de estos órganos en el oído humano.

Audición

¿Cómo convierte el oído la energía de las ondas de presión que viajan a través del aire en impulsos nerviosos que el cerebro

Nervio auditivo,

óclea

al cerebro

Exploración de la esctructura del oído humano

1 Panorama general de la estructura del oído. El oído de los mamíferos se puede dividir en tres regiones: el oído externo, el oído medio y el oído interno. El oído externo se compone del pabellón auricular del conducto auditivo, que recogen las ondas sonoras y las canalizan hasta la membrana timpánica (tímpano) que separa el oído externo del oído medio.

Oído medio y oído interno. En el oído medio, tres huesos pequeños –el martillo, el yunque y el estribo– transmiten vibraciones hasta la ventana oval, que es una membrana situada por debajo del estribo. El oído medio también se abre a la trompa de Eustaquio, que conecta con la faringe e igual la presión entre el oído medio y la atmósfera, lo que permite destapar los oídos cuando, por ejemplo, cambia la altitud.

El oído interno consiste en un laberinto de cámaras llenas de líquido en el interior del hueso temporal del cráneo. Estas cámaras incluyen los conductos semicirculares, que funcionan en el equilibrio, y la cóclea espiralada (en latín, "caracol"), que participa en

Huesos del cráneo

Conductos semicirculares

la audición.

Estribo.

Yunque

Martillo



Ventana oval Ventana Membrana redonda timpánica Trompa de Eustaquio Membrana tectoria 三年 美国的 Células ciliadas Hueso Conducto coclear Nervio auditivo Conducto vestibular Conducto Membrana Axones de las Hacia el nervio timpánico neuronas sensitivas auditivo Órgano de Corti

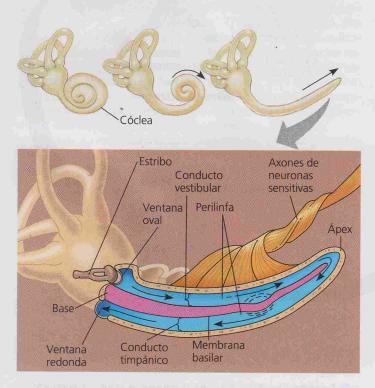
El órgano de Corti. El suelo del conducto coclear, la membrana basilar, soporta al órgano de Corti, que contiene los mecanorreceptores del oído, células ciliadas con cilios que se proyectan al conducto coclear. Muchos de los cilios están fijados a la membrana tectoria, que cuelga sobre el órgano de Corti como un estante. Las ondas sonoras hacen vibrar a la membrana basilar, lo que produce a la inclinación de los cilios y la despolarización de las células

3 La cóclea. La cóclea tiene dos conductos grandes –un conducto vestibular superior y un conducto timpánico inferior- separados por un conducto coclear más pequeño. Los conductos vestibular y timpánico contienen un líquido denominado perilinfa y el conducto coclear está lleno de un líquido denominado endolinfa.

percibe como sonido? Los objetos que vibran, como la cuerda de una guitarra o las cuerdas vocales de una persona que habla, crean ondas de percusión en el aire circundante. Estas ondas determinan que la membrana timpánica vibre con la misma frecuencia que el sonido. Los tres huesos del oído medio transmiten las vibraciones hasta la ventana oval, una membrana situada en la superficie de la cóclea. Cuando uno de esos huesos, el estribo, vibra contra la ventana oval crea ondas de presión en el líquido de la cóclea. Las ondas viajan a través del conducto vestibular, discurren alrededor del ápex (extremo) de la cóclea y continúan a través del conducto timpánico hasta que se disipan cuando impactan en la ventana oval (fig. 49-9).

Las ondas de presión del conducto vestibular presionan el conducto coclear y la membrana basilar. En respuesta, la membrana basilar vibra hacia arriba y hacia abajo y sus células ciliadas se rozan alternativamente y se separan de la membrana tectoria, lo que determina que los cilios se inclinen primero en una dirección y luego en otra con cada vibración. Como se muestra en la figura 49-2b, la inclinación en una dirección despolariza las células ciliadas, lo que aumenta la liberación de neurotransmisor y la frecuencia de potenciales de acción en las neuronas sensitivas con las cuales establecen sinapsis. Estas neuronas transmiten sensaciones al cerebro a través del nervio auditivo. La inclinación de los cilios en la otra dirección hiperpolariza las células ciliadas, lo que reduce la liberación del neurotransmisor y la frecuencia de sensaciones del nervio auditivo.

Si el sonido está representado por cambios en la frecuencia de las sensaciones en el nervio auditivo, ¿cómo se transmite la cali-



▲ Fig. 49-9. Transducción en la cóclea. Por simplicidad aquí y en la figura 49-10 se muestra la cóclea desenrollada, aun cuando no se desenrolla físicamente. Las vibraciones del estribo contra la ventana oval producen ondas en la perilinfa de la cóclea. Las ondas (flechas negras) viajan hasta el ápex de la cóclea a través del conducto vestibular y nuevamente hacia la base a través del conducto timpánico. La energía de las ondas determina que la membrana basilar vibre, lo que estimula a las células ciliadas.

dad del sonido? Dos variables importantes del sonido son el volumen y el tono. El volumen (intensidad) está determinado por la amplitud o altura de la onda sonora. Una onda sonora de gran amplitud produce una vibración más enérgica de la membrana basilar, una mayor inclinación de los cilios sobre las células ciliadas y más potenciales de acción en las neuronas sensitivas. El tono es una función de la frecuencia de las ondas sonoras o del número de vibraciones por segundo, expresado en hertz (Hz). Las ondas de alta frecuencia producen sonidos agudos, mientras que las ondas de baja frecuencia producen sonidos graves. Los seres humanos sanos pueden oír sonidos en el intervalo de 20-20 000 Hz, los perros pueden oír sonidos de hasta 40 000 Hz, y los murciélagos pueden emitir y oír sonidos (chasquidos) en frecuencias por encima de los 100 000 Hz y utilizan esta capacidad para localizar objetos.

La cóclea puede distinguir el tono porque la membrana basilar no es uniforme en toda su longitud: es relativamente estrecha y rígida en la base de la cóclea cerca de la ventana oval y más ancha y más flexible en el ápex (fig. 49-10). Cada región de la membrana basilar está más afectada por una frecuencia de vibración particular. Las neuronas sensitivas asociadas con la región que vibra más enérgicamente en cualquier instante envían la frecuencia más alta de potenciales de acción a lo largo del nervio auditivo, pero la percepción real del tono se produce en el cerebro. Los axones del nervio auditivo se proyectan hacia áreas auditivas específicas de la corteza cerebral según la región de la membrana basilar en la que se originó la señal. Cuando se estimula un sitio particular de nuestra corteza percibimos el sonido de un tono particular.

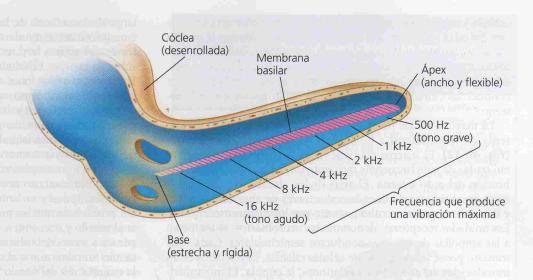
Equilibrio

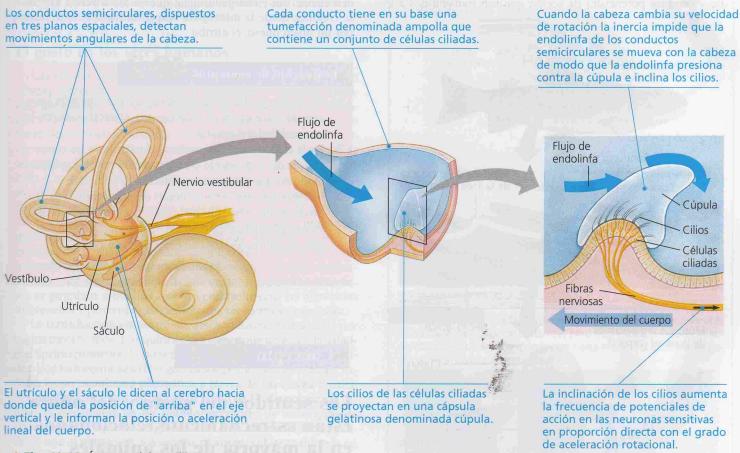
Varios de los órganos del oído interno de los seres humanos y de la mayoría de los demás mamíferos detectan la posición corporal y el equilibrio. Por detrás de la ventana oval existe un vestíbulo que contiene dos cámaras, denominadas **utrículo** y **sáculo**. El utrículo se abre en los tres conductos semicirculares que completan el aparato del equilibrio **(fig. 49-11)**.

Las sensaciones relacionadas con la posición corporal se generan de forma muy similar a las sensaciones de sonido en los seres humanos y en la mayoría de los demás mamíferos. Las células ciliadas del utrículo y el sáculo responden a los cambios de la posición cefálica con respecto a la gravedad y al movimiento en una dirección. Las células ciliadas están dispuestas en grupos y todos los cilios se proyectan en un material gelatinoso que contiene muchas particulas pequeñas de carbonato de calcio denominadas otolitos. Como este material es más pesado que la endolinfa del interior del utrículo y del sáculo, la gravedad siempre tracciona hacia abajo sobre los cilios de las células receptoras, que envían una serie constante de potenciales de acción a lo largo de las neuronas sensoriales de la rama vestibular del nervio auditivo. Este mecanismo es similar al modo en que funcionan los estatocistos en los invertebrados y, en realidad, el utrículo y el sáculo se consideran tipos especializados de estatocistos.

Los diferentes ángulos corporales determinan la estimulación de diferentes células ciliadas y sus neuronas sensitivas. Cuando cambia la posición de la cabeza con respecto a la gravedad (como cuando se inclina la cabeza hacia adelante), cambia la fuerza ejercida sobre una célula ciliada y la célula aumenta o disminuye su liberación de neurotransmisor. El cerebro interpreta los cambios resultantes en la producción de impulsos por las neuronas sensoriales como un cambio en la posición de la cabeza. Mediante un mecanismo similar, los conductos semicirculares, dis-

▶ Fig. 49-10. Diferenciación del tono de un sonido en la cóclea. La variación en la anchura y la rigidez de la
membrana basilar (rosa) a lo largo de
su extensión "modula" regiones específicas de esa membrana a frecuencias
específicas. En consecuencia, las diferentes frecuencias de las ondas de presión en la cóclea determinan que vibren diferentes lugares a lo largo de la
membrana basilar, con estimulación de
células ciliadas y neuronas sensoriales
particulares. La estimulación selectiva
de las células ciliadas se percibe en el
cerebro como sonido de cierto tono.





▲ Fig. 49-11. Órganos del equilibrio en el oído interno.

puestos en los tres planos espaciales, detectan cambios en la frecuencia de rotación o los movimientos angulares de la cabeza (véase fig. 49-11). Cuando las personas giran, el equilibrio en los conductos semicirculares se interrumpe y por eso se marean.

Audición y equilibrio en otros vertebrados

Al igual que otros vertebrados, los peces y los anfibios acuáticos también tienen oídos internos localizados cerca del encéfalo.

No existe cóclea, pero hay un sáculo, un utrículo y conductos semicirculares, estructuras homólogas a los sensores de equilibrio de los oídos humanos. En el interior de estas cámaras del oído interno de un pez, el movimiento de los otolitos estimula a las células sensoriales. A diferencia del aparato auditivo de los mamíferos, el oído de un pez no tiene membrana timpánica y no se abre hacia el exterior del cuerpo. Las vibraciones del agua causadas por las ondas sonoras se conducen a través del esqueleto de la cabeza hasta los oídos internos, lo que pone en movimiento los

otolitos y estimula las células ciliadas. La vejiga natatoria llena de aire del pez (véase cap. 34) también vibra en respuesta al sonido y puede contribuir a la transferencia del sonido hasta el oído interno. Algunos peces, incluidos los siluros y las carpas comunes, tienen una serie de huesos, denominada aparato de Weber, que conduce las vibraciones desde la vejiga natatoria hasta el oído interno.

La mayoría de los peces y los anfibios también tienen un sistema de línea lateral a lo largo de ambos lados de su cuerpo (fig. 49-12). El sistema contiene mecanorreceptores que detectan ondas de baja frecuencia mediante un mecanismo similar a la función del oído interno. El agua de los alrededores del animal entra en el sistema de línea lateral a través de abundantes poros y fluye a lo largo de un tubo pasando por los mecanorreceptores. Las unidades receptoras, denominadas neuromastos, se asemejan a las ampollas de nuestros conductos semicirculares. Cada neuromasto posee un conjunto de células ciliadas, cuyos cilios están introducidos en una cápsula gelatinosa, la cúpula. El movimiento del agua inclina la cúpula, lo que despolariza las células ciliadas y produce potenciales de acción que son transmitidos a lo

Línea lateral Conducto de la línea lateral Escama Apertura del conducto de la línea lateral Neuromasto **Epidermis** Nervio lateral Músculos segmentarios de la pared corporal Cúpula Cilios sensitivos Célula de Célula sostén ciliada nerviosa

▲ Fig. 49-12. Sistema de línea lateral en un pez. El agua que fluye a través del sistema inclina las células ciliadas. Estas células transducen la energía en potenciales de receptor, que desencadenan potenciales de acción que son transmitidos hasta el encéfalo. El sistema de línea lateral permite que un pez detecte las corrientes de agua, las ondas de presión producidas por los objetos en movimiento y los sonidos de baja frecuencia transmitidos a través del agua.

largo de los axones de las neuronas sensitivas hasta el cerebro. Esta información ayuda a los peces a percibir su movimiento a través del agua o la dirección y la velocidad del agua que fluye sobre su cuerpo. El sistema de línea lateral también detecta movimientos o vibraciones del agua que son generados por otros objetos en movimiento, que incluyen presas y depredadores.

En los vertebrados terrestres, el oído interno es el órgano principal de la audición y el equilibrio. Algunos anfibios tienen un sistema de línea lateral cuando son renacuajos, pero no cuando son adultos que viven sobre la tierra. En el oído de una rana o un sapo terrestre, las vibraciones sonoras del aire se conducen hasta el oído interno por una membrana timpánica sobre la superficie corporal y un único hueso del oído medio. También existen pruebas de que los pulmones de una rana vibran en respuesta al sonido y transmiten sus vibraciones hasta la membrana timpánica a través del tubo auditivo. Un pequeño bolsillo lateral del sáculo funciona como el principal órgano auditivo de la rana y es la evaginación del sáculo lo que dio origen a la cóclea más elaborada durante la evolución de los mamíferos. Las aves también tienen cóclea. Sin embargo, al igual que en los anfibios, el sonido se conduce desde la membrana timpánica hasta el oído interno por un único hueso, el estribo.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué modo los estatocistos son adaptativos para los animales que viven en madrigueras subterráneas o en la profundidad del océano?
- 2. En la ostoesclerosis el estribo se fusiona con los otros huesos del oído medio o con la ventana oval. Explique el modo en que este trastorno afecta a la audición.
- 3. Imagine que una serie de ondas de presión en la cóclea produce una vibración de la membrana basilar que se mueve gradualmente desde el ápex hacia la base. ¿De qué modo interpretaría su cerebro este estímulo?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 49-3

Los sentidos del gusto y del olfato están estrechamente relacionados en la mayoría de los animales

Muchos animales utilizan sus sentidos químicos para encontrar pareja (como cuando las polillas macho del gusano de seda responden a las feromonas emitidas por las hembras), para reconocer el territorio que ha sido marcado por alguna sustancia química (como sucede cuando los perros y los gatos huelen los límites señalados por otros animales) y como ayuda para viajar durante la migración (como sucede cuando el salmón utiliza el aroma singular de sus corrientes de origen para regresar para la reproducción). La "conversación" química es especialmente importante para animales como las hormigas y las abejas, que viven en grupos sociales grandes. En todos los animales, los sentidos quí-

micos son importantes para las conductas de alimentación. Por ejemplo, una hidra comienza a realizar movimientos de ingestión cuando detecta el compuesto glutatión, que es liberado por la

presa capturada por los tentáculos de la hidra.

Tanto la percepción del gusto como la del olfato dependen de quimiorreceptores que detectan sustancias químicas específicas en el ambiente. En el caso de los animales terrestres, el gusto sirve para la detección de sustancias químicas que están presentes en una solución y el olfato para la detección de sustancias químicas transportadas a través del aire. No existe ninguna distinción entre gusto y olfato en los animales acuáticos.

Los receptores del gusto de los insectos se localizan en el interior de los pelos sensoriales denominados sensilas, que se encuentran ubicados en las patas y en el aparato bucal. Estos animales utilizan su sentido del gusto para seleccionar el alimento. Un pelo gustativo contiene varios quimiorreceptores y cada uno de ellos responde especialmente a una clase particular de estímulo químico, como, por ejemplo, azúcar o sal (fig. 49-13). Los insectos también son capaces de oler sustancias químicas transmitidas por el aire utilizando los pelos olfatorios, habitualmente localizados en las antenas (véase la fig. 49-4).

El gusto en los seres humanos

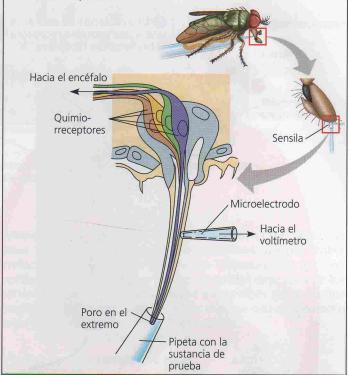
Las células receptoras del gusto de los seres humanos son células epiteliales modificadas organizadas en yemas (papilas) gustativas, que están dispersas en varias zonas de la lengua y la boca, como se muestra en la figura 49-14. La mayor parte de las yemas gustativas de la lengua se asocian con proyecciones en forma de pezón denominadas papilas. Además de las cuatro percepciones gustativas familiares: (dulce, ácido, salado y amargo) hay una quinta percepción, denominada umami (vocablo japonés que significa "delicioso"), que se produce por el aminoácido glutamato y, tal vez, por otros. El glutamato, el componente clave del reforzador del sabor glutamato monosódico, es abundante en alimentos como la carne y el queso añejo. Cada tipo de receptor gustativo puede ser estimulado por una amplia gama de sustancias químicas pero responde más a un tipo particular de sustancia. Los sabores complejos se perciben a medida que el cerebro integra las aferencias diferenciales provenientes de muchos receptores gustativos.

La transducción en los receptores gustativos se desarrolla por varios mecanismos. Los quimiorreceptores que detectan la salinidad [principalmente, la presencia de iones sódicos (Na+) y la acidez [los hidrogeniones (H+) generados por los ácidos] tienen canales en su membrana plasmática a través de los cuales pueden difundirse estos iones. El influjo de Na+ o de H+ despolariza la célula. El mecanismo de los quimiorreceptores de umami puede comprender la fijación de glutamato a los canales del Na+; cuando se une el glutamato, los canales se abren, el Na+ se difunde en la célula y ésta se despolariza. En algunos quimiorreceptores que detectan sustancias amargas, como la quinina, la sustancia se une a los canales del ion potasio (K+) y los cierra; la disminución resultante en la permeabilidad de la membrana al K+ despolariza la célula. Por último, el gusto dulce se detecta por los quimiorreceptores que tienen proteínas receptoras de azúcares; la unión de una molécula de azúcar a una proteína receptora desencadena una vía de transducción de señales que conduce a la despolarización (véase fig. 49-14). En todos los receptores del gusto, la despolarización determina que la célula libere neurotransmisor en una neurona sensorial, la que transmite potenciales de acción al encéfalo.

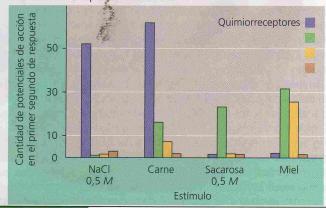
Figura 49-13

Investigación: ¿De qué modo detectan los insectos los diferentes sabores?

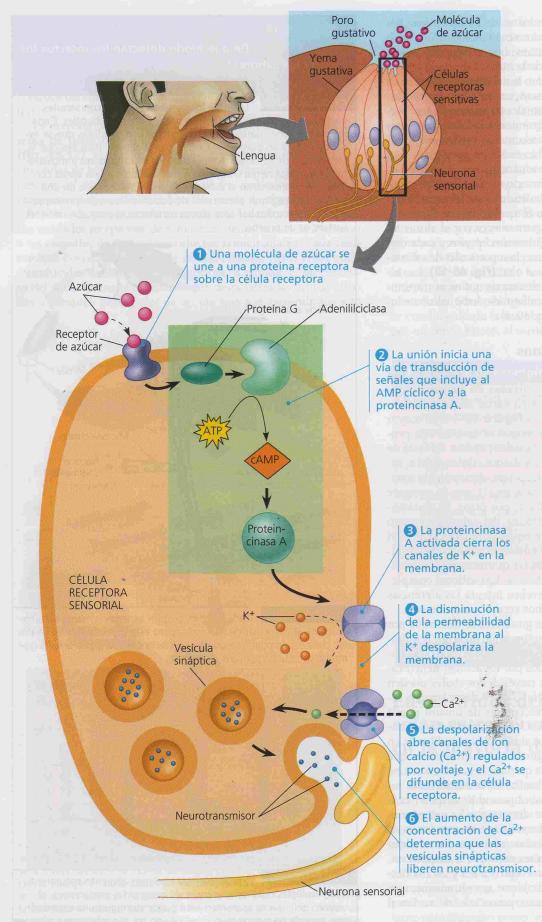
EXPERIMENTO Los insectos perciben el gusto con sensilas gustativas (pelos) ubicadas en sus patas y aparatos bucales. Cada sensila contiene cuatro quimiorreceptores con dendritas que se extienden hasta un poro en el extremo de la sensila. Para estudiar la sensibilidad de cada quimiorreceptor, los investigadores inmovilizaron una mosca negra (Phormia regina) fijándola a una varilla con cera. Luego insertaron el extremo de un microelectrodo en una sensila para registrar potenciales de acción en los quimiorreceptores, mientras utilizaban una pipeta para tocar el poro con distintas sustancias de prueba.



Cada quimiorreceptor es especialmente sensible a una clase particular de sustancia, pero esta especificidad es relativa; cada célula puede responder en cierta medida a una amplia gama de estímulos químicos diferentes.



Es probable que cualquier alimento natural estimule múltiples quimiorreceptores. Al integrar las sensaciones, el cerebro del insecto aparentemente puede distinguir una cantidad muy grande de gustos.



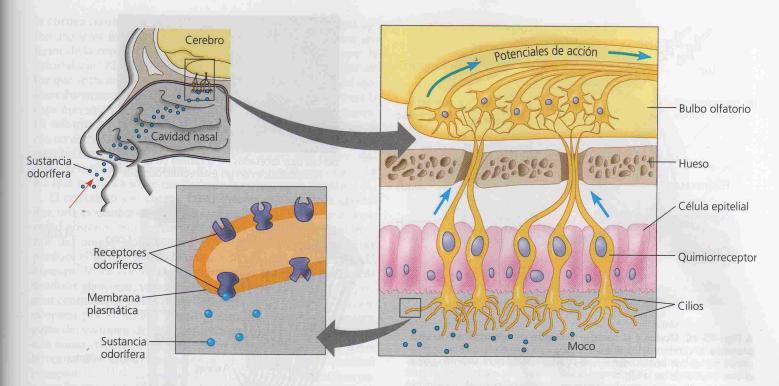
▲ Fig. 49-14. Transducción sensorial en un receptor del sabor dulce.

El olfato en los seres humanos

Las células receptoras olfativas son neuronas que revisten la porción superior de la cavidad nasal y envían impulsos a lo largo de sus axones, directamente, hacia el bulbo olfatorio del encéfalo (fig. 49-15). Las terminaciones receptivas de las células contienen cilios que se extienden en la capa de moco que reviste la cavidad nasal. Cuando una sustancia odorífera se difunde en esta región, se une a proteínas específicas denominadas receptores odoríferos sobre la membrana plasmática de los cilios olfatorios. La unión desencadena una vía de transducción de señales que comprende una proteína G, la enzima adenililciclasa y el segundo mensajero AMP cíclico. El segundo mensajero abre canales en la membrana plasmática que son permeables a iones Na+ y Ca2+. La entrada de estos iones despolariza la membrana, lo que determina que la célula receptora genere potenciales de acción.

Los seres humanos pueden distinguir miles de olores diferentes, cada uno causado por una sustancia odorífera estructuralmente distinta. Este nivel de discriminación sensitiva requiere muchas sustancias odoríferas diferentes. Existen más de 1 000 genes para receptores odoríferos -alrededor del 3% de todos los genes humanos-. Cada célula receptora olfativa expresa sólo uno o a lo sumo algunos genes de receptores olfatorios. Las células con diferentes selectividades para sustancias odoríferas están dispersas en la cavidad nasal, pero sus axones se organizan en el bulbo olfatorio. Las células que expresan el mismo gen de receptor odorífero transmiten potenciales de acción a la misma región pequeña del bulbo olfatorio. En 2004, Richard Axel, de la Columbia University, y Linda Buck, del Fred Hutchinson Cancer Research Center de Seattle, compartieron un Premio Nobel por sus estudios de la familia de genes y receptores que funcionan en el olfato.

Si bien los receptores y las vías cerebrales para el gusto y el olfato son independientes, los dos sentidos interactúan. En efecto, gran



▲ Fig. 49-15. El olfato en los seres humanos. Las moléculas odoríferas se unen a proteínas receptoras específicas en la membrana plasmática de los quimiorreceptores, lo que desencandena potenciales de acción.

parte de lo que denominamos gusto es, en realidad, olfato. Si se bloquea el sistema olfatorio, como sucede a causa de un resfriado, se reduce bruscamente la percepción del gusto.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué manera la localización de las sensilas gustativas en una mosca constituye una adaptación a la conducta alimentaria de la mosca?
- **2.** Compare la transducción sensitiva en los quimiorreceptores gustativos para lo dulce y los quimiorreceptores olfatorios.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 49-4

La visión se basa en mecanismos similares en todo el reino animal

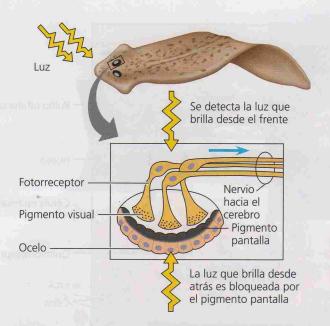
Se han desarrollado muchos tipos de detectores de la luz en el reino animal, desde grupos simples de células que sólo detectan la dirección y la intensidad de la luz hasta órganos complejos que forman imágenes. A pesar de su diversidad, todos los fotorreceptores contienen moléculas de pigmento similares que absorben luz y, en los animales, la mayor parte de ellos (o todos) pueden ser homólogos. Animales tan diversos como platelmintos, anélidos, artrópodos y vertebrados comparten genes asociados con el

desarrollo embrionario de los fotorreceptores. Por tanto, las bases genéticas de todos los fotorreceptores podrían haber evolucionado en los primeros animales bilaterales. Los tipos específicos de ojos que se forman en un animal dependen de los patrones de desarrollo regulados por mecanismos genéticos que surgieron más tarde y los efectos de esos mecanismos parecen superponerse al mecanismo ancestral común.

Visión en los invertebrados

La mayoría de los invertebrados tiene algún tipo de órgano para detectar la luz. Uno de los más simples es el ocelo de las planarias, que proporciona información acerca de la intensidad y la dirección de la luz, pero no forma imágenes (fig. 49-16). A veces denominado mancha ocular o copa ocular, un ocelo rodea a los fotorreceptores y está formado por una capa de células que contienen un pigmento pantalla que bloquea la luz. La luz sólo puede entrar en el ocelo y estimular a los fotorreceptores a través de una abertura de un lado en el que no existe ningún pigmento pantalla. La abertura de un ocelo se abre hacia la izquierda y ligeramente hacia adelante y la abertura del otro ocelo se abre hacia la derecha y adelante. Por ese motivo, la luz que brilla a un lado de la planaria sólo puede entrar en el ocelo de ese lado. El cerebro compara la frecuencia de potenciales de acción que provienen de los dos ocelos y el animal gira hasta que las frecuencias son iguales y mínimas. El resultado es que el animal se mueve directamente para alejarse de la fuente luminosa hasta que alcanza un lugar sombreado debajo de una roca o algún otro objeto, una adaptación conductual que ayuda a la planaria a ocultarse de los depredadores.

Dos tipos importantes de ojos formadores de imágenes han evolucionado en los invertebrados: el ojo compuesto y el ojo de lente única. Los **ojos compuestos** se encuentran en insectos y



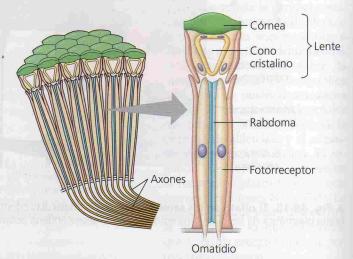
▲ Fig. 49-16. Ocelos y el comportamiento de orientación de una planaria. El cerebro dirige al cuerpo para que gire hasta que las sensaciones de los dos ocelos sean iguales y mínimas, lo que determina que el animal se aleje de la luz.

crustáceos (filo Arthropoda) y en algunos gusanos poliquetos (filo Annelida). Un ojo compuesto se compone de hasta varios miles de detectores de luz denominados omatidios (las "facetas" del ojo), cada uno con su propia lente que enfoca la luz (fig. 49-17). Cada omatidio detecta luz de una pequeña porción del campo visual. Las diferencias en la intensidad de la luz que entra en los numerosos omatidios produce una imagen en mosaico. El cerebro del animal puede perfeccionar la imagen cuando integra la información visual. El ojo compuesto es extremadamente capaz de detectar el movimiento, una adaptación importante para los insectos voladores y los animales pequeños amenazados constantemente por la depredación. En comparación, obsérvese que el ojo humano puede distinguir hasta 50 destellos de luz por segundo, mientras que los ojos compuestos de algunos insectos pueden detectar el parpadeo de una luz que emite destellos 330 veces por segundo. Si uno de estos insectos observara una película podría resolver fácilmente cada marco de la película como una imagen congelada separada. Los insectos también tienen una visión excelente de los colores y algunos (incluidas las abejas) pueden ver en la banda de la luz ultravioleta del espectro electromagnético, que es invisible para nosotros. Al estudiar el comportamiento animal no podemos extrapolar nuestro mundo sensorial a otras especies; los animales tienen diferentes sensibilidades y diferentes organizaciones encefálicas.

Entre los invertebrados, los ojos de lente única se encuentran en algunas medusas, poliquetos, arañas y muchos moluscos. Un ojo de lente única funciona con un principio similar al de una cámara. El ojo de un pulpo o un calamar, por ejemplo, tiene una abertura pequeña, la pupila, a través de la cual entra la luz. Análogo a la apertura ajustable de una cámara, el iris modifica el diámetro de la pupila; por detrás de la pupila, una lente única enfoca la luz sobre una capa de fotorreceptores. También de manera similar a la acción de una cámara, los músculos del ojo de lente única de un invertebrado mueven el cristalino hacia adelante o hacia atrás y se enfocan sobre objetos situados a diferentes distancias.



(a) Los ojos facetados en la cabeza de una mosca, fotografiados con un estereomicroscopio.



(b) La córnea y el cono cristalino de cada omatidio funcionan como una lente que enfoca la luz sobre el rabdoma, un tallo de placas pigmentadas en el interior de un círculo de fotorreceptores. El rabdoma atrapa la luz y la guía hasta los fotorreceptores. La imagen formada por un ojo compuesto es un mosaico de puntos producidos por diferentes intensidades de luz que entran en los numerosos omatidios desde diferentes ángulos.

▲ Fig. 49-17. Ojos compuestos.

El sistema visual de los vertebrados

Como los ojos de lente única de muchos invertebrados, los ojos de los vertebrados también son similares a una cámara pero evolucionaron de forma independiente en el linaje de los vertebrados y difieren de los ojos de lente única de los invertebrados en varios detalles. Aunque el ojo es la primera etapa en la visión, recuérdese que, en realidad, es el cerebro el que "ve". Por tanto, para comprender la visión debemos examinar el modo en que el ojo de los vertebrados genera sensaciones (potenciales de acción) y luego seguir esas señales hasta los centros visuales del cerebro, donde se perciben las imágenes.

Estructura del ojo

El globo ocular de los vertebrados se compone de una capa externa blanca y resistente de tejido conectivo denominada esclerótica y una capa interna pigmentada y delgada que se denomina coroides (fig. 49-18). Una capa delicada de células epiteliales forma una membrana mucosa, la conjuntiva, que cubre la superficie externa de la esclerótica y ayuda a mantener el ojo húmedo. En la parte anterior del ojo, la esclerótica se convierte en

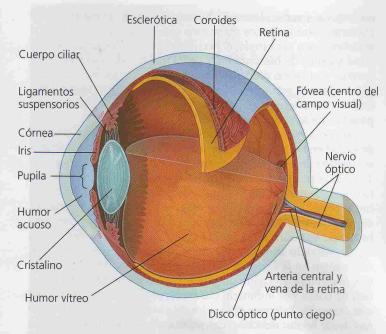
la córnea transparente, que deja entrar luz en el ojo y actúa como una lente fija. La conjuntiva no cubre la córnea. La parte anterior de la coroides constituye el **iris**, con forma anular, que da color al ojo. Al cambiar el tamaño, el iris regula la cantidad de luz que entra en la **pupila**, el orificio situado en el centro del ojo. Inmediatamente en el interior de la coroides, la **retina** forma la capa más interna del globo ocular y contiene los fotorreceptores. La información proveniente de los fotorreceptores abandona el ojo en el disco óptico, donde el nervio óptico se une al ojo. Como no existen fotorreceptores en el disco óptico, este punto ubicado en la parte inferoexterna de la retina es un "punto ciego". La luz que se enfoca sobre esa parte de la retina no se detecta.

El cristalino y el cuerpo ciliar dividen el ojo en dos cavidades, una cavidad anterior entre el cristalino y la córnea y una cavidad posterior mucho mayor por detrás del cristalino en el interior del propio globo ocular. El cuerpo ciliar constantemente produce el humor acuoso claro que llena la cavidad anterior. El bloqueo de los conductos que drenan el humor acuoso puede producir glaucoma, un trastorno en el cual el aumento de la presión comprime la retina y produce ceguera. La cavidad posterior, ocupada por el humor vítreo gelatinoso, constituye la mayor parte del volumen del ojo. Los humores acuoso y vítreo funcionan como cristalinos líquidos que ayudan a enfocar la luz sobre la retina. El cristalino propiamente dicho es un disco proteico transparente. Al igual que los calamares y los pulpos, muchos peces enfocan, moviendo el cristalino hacia adelante o hacia atrás,

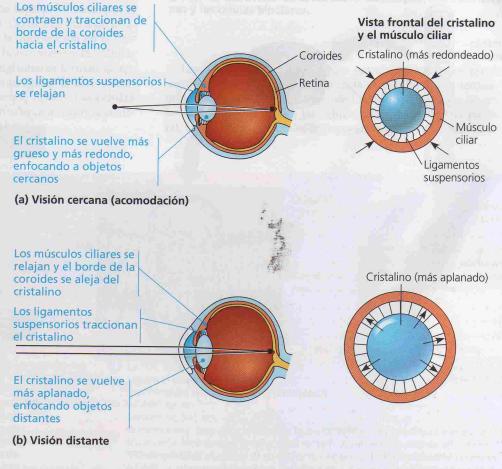
como en una cámara. En cambio, los seres humanos y otros mamíferos enfocan cambiando la forma del cristalino (fig. 49-19). Cuando enfoca un objeto cercano, el cristalino se vuelve casi esférico en un cambio denominado acomodación. Cuando se visualiza un objeto a distancia, el cristalino se aplana.

La retina humana contiene unos 125 millones de **bastones** y alrededor de 6 millones de **conos**, dos tipos de fotorreceptores que reciben este nombre por su forma. Estas células representan alrededor del 70% de todos los receptores sensoriales del cuerpo, hecho que destaca la importancia de los ojos y la información visual en el modo en que los seres humanos perciben su entorno.

Los conos y los bastones cumplen diferentes funciones en la visión y la cantidad relativa de estos dos fotorreceptores de la retina se correlaciona, en parte, con el hecho de que un animal sea más activo durante el día o por la noche. Los bastones son más sensibles a la luz pero no distinguen los colores; nos permiten ver por la noche, pero sólo en blanco y negro. Como los conos son menos sensibles, contribuyen muy poco a la visión nocturna, pero pueden distinguir los colores en la luz diurna. Hay visión de los colores en todas las clases de vertebrados, aunque no en todas las especies. La mayoría de los peces, anfibios y reptiles, incluidas las aves, tienen una visión nítida de los



▲ Fig. 49-18. Estructura del ojo de los vertebrados. En este corte longitudinal del ojo sólo se muestra el humor vítreo gelatinoso en la mitad inferior del globo ocular. No se muestra la conjuntiva, una membrana mucosa que rodea a la esclerótica.



▲ Fig. 49-19. Enfoque del ojo de los mamíferos. Los músculos ciliares controlan la forma del cristalino, que inclina la luz y la enfoca sobre la retina. Cuanto más grueso es el cristalino más aguda es la inclinación de la luz.

colores; en cambio, los seres humanos y otros primates se encuentran entre los pocos mamíferos con esta capacidad. Muchos mamíferos son nocturnos; el hecho de que cuenten con una cantidad máxima de bastones en la retina es una adaptación que les permite una visión nítida durante la noche. Los gatos, por ejemplo, suelen ser más activos por la noche; tienen una visión limitada de los colores y es probable que vean un mundo de color pastel durante el día.

En el ojo humano, los bastones se encuentran en su máxima densidad en las regiones periféricas de la retina y están totalmente ausentes de la fóvea, el centro del campo visual (véase fig. 49-18). No es posible ver una estrella borrosa por la noche si se mira directamente porque la imagen de la estrella está enfocada sobre la fóvea; sin embargo, si se observa la estrella en un ángulo, enfocando la imagen sobre una región de la retina que contenga bastones, se podrá ver. Con la luz diurna se logra la visión más aguda mirando directamente un objeto porque los conos son más densos en la fóvea, donde existen alrededor de 150 000 conos por milímetro cuadrado. Algunas aves tienen más de un millón de conos por milímetro cuadrado, lo que permite que especies como los halcones vean a los ratones y otras presas pequeñas desde lo alto del cielo. Las variaciones en la retina, como en todas las estructuras biológicas, las variaciones representan adaptaciones evolutivas.

Transducción sensitiva en el ojo

Cada bastón o cada cono de la retina de los vertebrados contiene pigmentos visuales que se componen de una molécula que absorbe la luz denominada retinol (un derivado de la vitamina A) unida a una proteína de membrana denominada opsina. Las opsinas varían en estructura de un tipo de fotorreceptor a otro y la capacidad del retinol para absorber luz está afectada por la identidad específica de su compañera la opsina. Los bastones tienen un tipo de opsina que, combinada con retinal, constituye el pigmento visual rodopsina. En la figura 49-20 se ilustra la relación entre la estructura de los bastones y la absorción de luz.

Como se explica en dicha figura, la rodopsina cambia la forma cuando absorbe luz, en un proceso denominado "blanqueamiento". La luz brillante mantiene a la rodopsina blanqueada y los bastones dejan de responder. Cuando una persona pasa de un ambiente luminoso a otro oscuro, por ejemplo, cuando se entra en un cine en una tarde soleada, inicialmente, se encuentra casi ciega ante la luz débil. La luz es demasiado tenue como para estimular los conos, y los bastones "blanqueados" tardan al menos algunos minutos en volverse totalmente reactivos otra vez.

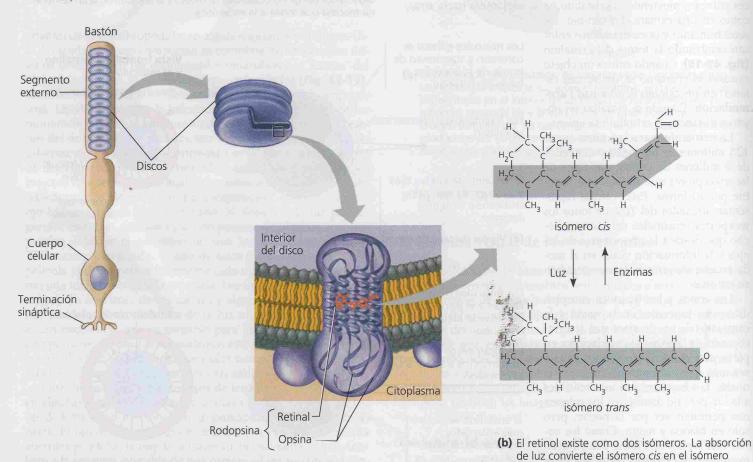
La visión de los colores implica un procesamiento incluso más complejo de las señales que el mecanismo de la rodopsina en los bastones. Existen tres clases de conos en la retina (rojos, verdes

> trans, lo cual determina que la opsina cambie su conformación (forma). Después de algunos

minutos, el retinol se separa de la opsina. En la

retinol en su forma cis, que se recombina con la opsina para formar rodopsina.

oscuridad, las enzimas nuevamente convierten el

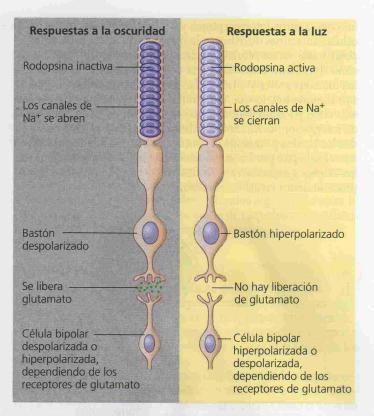


(a) Los bastones contienen el pigmento visual rodopsina, que está introducido en una pila de discos membranosos en el segmento externo del bastón. La rodopsina se compone de la molécula absorbente de luz retinol unida a la opsina, una proteína. La opsina tiene siete hélices que se extienden en la membrana del disco.

y azules), cada uno con su propio tipo de opsina asociada con retinal en un pigmento visual. Los tres pigmentos visuales de los conos se denominan, en conjunto, **fotopsinas**. El nombre de cada clase de cono se refiere al color que absorbe mejor su tipo de fotopsina. Estos pigmentos visuales tienen espectros de absorción superpuestos y la percepción cerebral de los matices intermedios depende de la estimulación diferencial de dos o más clases de conos. Por ejemplo, cuando se estimulan tanto los conos rojos como los verdes, se puede ver el amarillo o el anaranjado, según qué clase se estimule con más intensidad. La ceguera para los colores, que es más frecuente en los hombres porque, generalmente, se hereda como un rasgo ligado al sexo (véase fig. 15-9), es resultado de la deficiencia o de la ausencia de uno o más tipos de fotopsina.

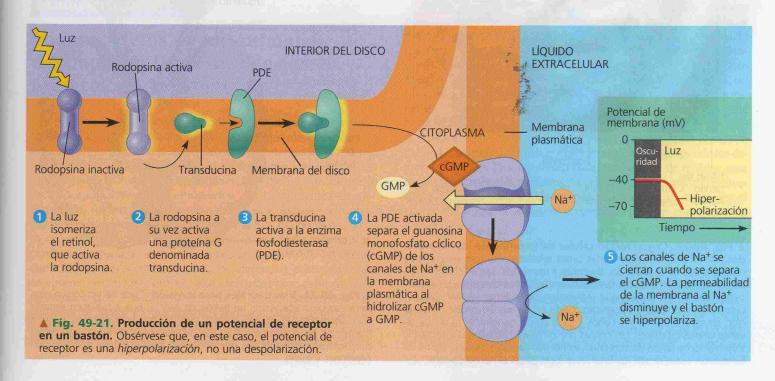
Procesamiento de la información visual

El procesamiento de la información visual comienza en la retina propiamente dicha, donde tanto los bastones como los conos establecen sinapsis con neuronas denominadas células bipolares. En la oscuridad, los bastones y los conos se despolarizan y en esas sinapsis liberan continuamente el neurotransmisor glutamato (véase cuadro 48-1). Esta liberación constante de glutamato en la oscuridad despolariza algunas células bipolares e hiperpolariza otras, según el tipo de moléculas receptoras postsinápticas que contengan (fig. 49-21). En la luz, los bastones y los conos se hiperpolarizan, lo que anula su liberación de glutamato. En respuesta, las células bipolares que son despolarizadas por el glutamato se hiperpolarizan y las que son hiperpolarizadas por el glutamato se despolarizan (fig. 49-22). Otros tres tipos de neuronas contribuyen al procesamiento de la información en la retina: las células ganglionares, las células horizontales y las células amacrinas (fig. 49-23). Las células ganglionares forman sinapsis con células bipolares y transmiten potenciales de acción hasta el cerebro a través de axones en el nervio óptico. Las células horizontales y las células amacrinas ayudan a integrar la información antes de que sea enviada al cerebro.



▲ Fig. 49-22. Efecto de la luz sobre las sinapsis entre los bastones y las células bipolares.

Las señales provenientes de los bastones y los conos pueden seguir una vía vertical o lateral en la retina. En la vía vertical la información pasa directamente de los fotorreceptores a las células bipolares y de éstas a las células ganglionares. En la vía lateral, las células horizontales transportan señales de un bastón o de



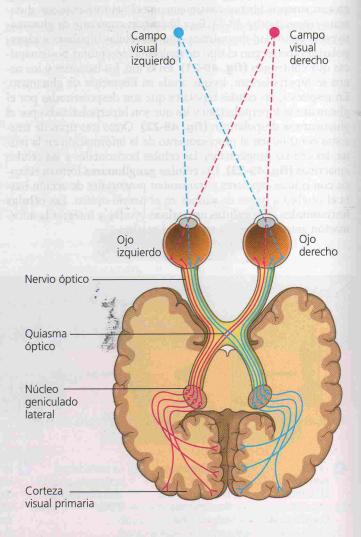
un cono a otros fotorreceptores y a varias células bipolares, y las células amacrinas distribuyen la información desde una célula bipolar hasta varias células ganglionares. Cuando un bastón o un cono iluminado estimula a una célula horizontal, ésta inhibe a los fotorreceptores y a las células bipolares más distantes que no son iluminados, lo que determina que el punto de luz parezca más claro y los alrededores oscuros aun más oscuros. Esta forma de integración, denominada **inhibición lateral**, vuelve más nítidos los bordes y aumenta el contraste en la imagen. La inhibición lateral se repite por las interacciones de las células amacrinas con las células ganglionares y se desarrolla en todos los niveles del procesamiento visual en el cerebro.

Retina Nervio óptico Hacia el cerebro Fotorreceptores Neuronas Cono Bastón Célula Célula amacrina horizontal Fibras del nervio Célula Célula **F**pitelio óptico ganglionar bipolar pigmentario

▲ Fig. 49-23. Organización celular de la retina de los vertebrados. La luz debe atravesar varias capas relativamente transparentes de células antes de alcanzar los bastones y los conos. Estos fotorreceptores se comunican a través de las células bipolares con células ganglionares, que tienen axones que transmiten sensaciones visuales (potenciales de acción) hasta el cerebro. Cada célula bipolar recibe información de varios bastones o conos y cada célula ganglionar la recibe de varias células bipolares. Las células horizontales y amacrinas integran la información a través de la retina. Las flechas negras indican la vía de información visual desde los fotorreceptores hasta el nervio óptico.

Todos los bastones o conos que alimentan con información a una célula ganglionar forman el *campo receptivo* de esa célula. Un campo receptivo más grande (en el cual, más bastones o más conos inervan a una célula ganglionar) produce una imagen menos nítida que un campo receptivo más pequeño porque el campo más grande proporciona menos información sobre el lugar exacto de dónde llega la luz a la retina. Las células ganglionares de la fóvea tienen campos receptivos muy pequeños, de modo que la agudeza visual es alta en la fóvea.

Los axones de las células ganglionares forman los nervios ópticos que transmiten sensaciones desde los ojos hasta el cerebro (fig. 49-24). Los dos nervios ópticos se encuentran en el quiasma óptico cerca del centro de la base de la corteza cerebral. En el quiasma óptico, los axones de los nervios ópticos se dirigen de modo que las sensaciones provenientes del campo visual izquierdo de ambos ojos se transmiten hacia el lado derecho del cerebro y las sensaciones provenientes del campo visual derecho se transmiten hacia el lado izquierdo del cerebro. La mayor parte de los axones de las células ganglionares conducen a los núcleos geni-



▲ Fig. 49-24. Vías neurales para la visión. Cada nervio óptico contiene, aproximadamente, un millón de axones que establecen sinapsis con interneuronas en los núcleos geniculados laterales. Los núcleos transmiten las sensaciones hasta la corteza visual primaria, uno de los muchos centros cerebrales que cooperan para construir nuestras percepciones visuales.

culados laterales del tálamo. Las neuronas de los núcleos geniculados laterales tienen axones que se extienden hacia la corteza visual primaria en el lóbulo occipital del cerebro. Otras interneuronas transmiten la información hacia los centros de procesamiento o integradores visuales de orden superior en otros sitios de la corteza.

La información puntual en el campo visual se proyecta a lo largo de las neuronas en la corteza visual. ¿De qué modo la corteza convierte un conjunto complejo de potenciales de acción que representan imágenes bidimensionales enfocadas sobre nuestras retinas en percepciones tridimensionales de nuestro alrededor? Los investigadores calculan que, al menos el 30% de la corteza cerebral —cientos de millones de interneuronas en docenas de centros integradores— toman parte en la formulación de lo que realmente "vemos". El objetivo de un esfuerzo de investigación excitante y en rápido movimiento es determinar cómo estos centros integran los componentes de nuestra visión, como el color, el movimiento, la profundidad, la forma y el detalle.

Evaluación de conceptos 🦣

- 1. Compare los órganos de detección de la luz de las planarias y de las moscas. ¿Cómo se adapta cada órgano al estilo de vida del animal?
- 2. En un trastorno denominado presbiopía el cristalino del ojo pierde su elasticidad y mantiene una forma plana constante. Explique cómo ese trastorno afectaría a la visión de una persona.
- 3. Concentrándose en la vía vertical que atraviesa la retina, explique cómo la iluminación de un fotorreceptor puede producir un aumento de la frecuencia de potenciales de acción en las células ganglionares.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 49-5

Los esqueletos de los animales desempeñan funciones de sostén, protección y movimiento

En todas las explicaciones de los mecanismos sensitivos hemos visto varios ejemplos del modo en que las aferencias sensitivas del sistema nervioso conducen a comportamientos específicos: la maniobra de huida de una polilla que oye los chirridos de un murciélago, la natación en posición invertida de un cangrejo con manipulación de los estatocistos, los movimientos de alimentación de una hidra cuando saborea el glutatión y el movimiento de las planarias para alejarse de la luz. El comportamiento del animal fluye en un ciclo continuo que incluye funciones cerebrales constantes que generan acciones, advierten las consecuencias de esas acciones a través de aferencias procedentes de receptores sensitivos y utilizan esas aferencias para determinar la siguiente acción. Las diversas formas de comportamiento de los animales se basan en mecanismos fundamentales comunes. La natación, la capacidad de reptar, la carrera, el salto y el vuelo son el resultado de músculos que trabajan contra algún tipo de esqueleto.

Tipos de esqueletos

Las tres funciones principales de un esqueleto son sostén, protección y movimiento. La mayoría de los animales terrestres se hundirían por su propio peso si no tuvieran un esqueleto que los sostuviera. Incluso los animales que viven en el agua serían una masa amorfa sin ningún sostén para mantener su forma. En muchos animales, hay un esqueleto duro que proporciona protección a los tejidos blandos. Por ejemplo, el cráneo de los vertebrados protege al encéfalo y las costillas de los vertebrados terrestres forman una jaula alrededor del corazón, los pulmones y otros órganos internos. Los esqueletos también ayudan al movimiento porque proporcionan a los músculos algo firme contra lo cual trabajar. Hay tres tipos principales de esqueletos: esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos y endoesqueletos.

Esqueletos hidrostáticos

Un **esqueleto hidrostático** consiste en líquido mantenido bajo presión en un compartimento corporal cerrado. Es el tipo principal de esqueleto en la mayoría de los cnidarios, platelmintos, nematodos y anélidos (véase cap. 33). Estos animales controlan su forma y su movimiento, utilizando músculos para modificar la forma de los compartimentos llenos de líquido.

Entre los cnidarios, por ejemplo, una hidra puede alargarse cerrando su boca y utilizando células contráctiles en la pared corporal para contraer la cavidad gastrovascular central. Como el agua no se puede comprimir mucho, la disminución del diámetro de la cavidad fuerza a ésta a aumentar de longitud.

En las planarias y otros platelmintos, el líquido intersticial se mantiene bajo presión y funciona como el principal esqueleto hidrostático. El movimiento de las planarias resulta, principalmente, de los músculos de la pared corporal que ejercen fuerzas localizadas contra el esqueleto hidrostático.

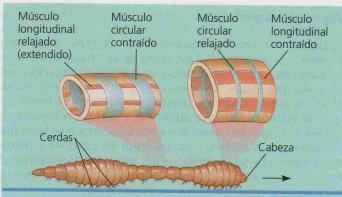
Los nematodos (gusanos redondos) mantienen líquido en su cavidad corporal, que es un seudoceloma (véase fig. 32-8b). El líquido se encuentra bajo una presión elevada, y las contracciones de los músculos longitudinales producen movimientos de agitación.

En los gusanos de tierra y otros anélidos, el líquido celómico funciona como un esqueleto hidrostático. En muchos anélidos, la cavidad celómica está dividida por tabiques entre los segmentos, lo que permite que el animal modifique la forma de cada segmento individualmente usando músculos circulares y longitudinales. Estos anélidos utilizan su esqueleto hidrostático para el **peristaltismo**, un tipo de movimiento sobre la tierra producido por las ondas rítmicas de contracciones musculares que se desplazan desde adelante hacia atrás (fig. 49-25).

Los esqueletos hidrostáticos son muy apropiados para la vida en medios acuáticos. También pueden amortiguar los golpes de los órganos internos y brindan sostén para la capacidad de reptar y para cavar en los animales terrestres. Sin embargo, un esqueleto hidrostático no puede sostener las actividades terrestres, en las cuales, el cuerpo del animal se mantiene separado de la tierra, como caminar y correr.

Exoesqueletos

Un exoesqueleto es una cubierta dura depositada en la superficie de un animal. Por ejemplo, la mayoría de los moluscos están encerrados en una concha calcárea (carbonato de calcio) secretada por el manto, una extensión laminar de la pared corporal (véase fig. 33-16). A medida que el animal crece, la concha se agranda a partir de agregados a su borde externo. Las almejas y



(a) Los segmentos corporales de la cabeza e inmediatamente por delante de la parte posterior son cortos y gruesos (músculos longitudinales contraídos; músculos circulares relajados) y están fijados a la tierra por cerdas. Los otros segmentos son delgados y alargados (músculos circulares contraídos; músculos longitudinales relajados).



(b) La cabeza se ha movido hacia adelante porque los músculos circulares de los segmentos cefálicos se han contraído. Los segmentos situados detrás de la cabeza y los que se encuentran en la parte posterior ahora son gruesos y están fijados, lo que impide que el gusano se deslice hacia atrás.



(c) Los segmentos cefálicos son gruesos nuevamente y están fijados en sus nuevas posiciones. Los segmentos posteriores se han liberado de su sostén sobre la tierra y han sido traccionados hacia adelante.

▲ Fig. 49-25. Locomoción peristáltica en una lombriz de tierra. La contracción de los músculos longitudinales hace más gruesa a la lombriz y la acorta; la contracción de los músculos circulares la contrae y la alarga.

otros bivalvos cierran su concha con una bisagra, utilizando músculos fijados al interior de este exoesqueleto.

El exoesqueleto articulado de los artrópodos es una cutícula, un revestimiento sin vida secretado por la epidermis. Los músculos están fijados a botones y placas de la cutícula, que se extienden en el interior del cuerpo. Alrededor del 30-50% de la cutícula se compone de quitina, un polisacárido similar a la celulosa. Las fibrillas de quitina están embebidas en una matriz proteica y forman un material compuesto que combina fuerza y flexibilidad. En el lugar donde la protección es más importante, la cutícula está endurecida con compuestos orgánicos que forman uniones cruzadas con las proteínas del exoesqueleto. Algunos crustáceos, como las langostas, endurecen aun más porciones de su exoesqueleto agregando sales de calcio. Por el contrario, existen pocas uniones cruzadas de proteínas o depósito de sales inorgánicas en los lugares donde la cutícula debe ser fina y flexible, como las articulaciones de las patas. Un artrópodo debe eliminar su exoesqueleto

(muda) y producir otro más grande en cada fase de crecimiento (véase fig. 5-10).

Endoesqueletos

Un endoesqueleto se compone de elementos de sostén duros, como, por ejemplo, huesos, ocultos dentro de los tejidos blandos de un animal. Las esponjas están reforzadas por espículas duras de material inorgánico o por fibras más blandas formadas por proteínas (véase fig. 33-4). Los equinodermos tienen un endoesqueleto de placas duras, denominadas osículos, por debajo de la piel. Los osículos están compuestos por cristales de carbonato de magnesio y carbonato de calcio y, habitualmente, se hallan unidos entre sí por fibras proteicas. Mientras que los osículos de los erizos de mar están unidos con mucha fuerza, los osículos de las estrellas de mar tienen conexiones más laxas, lo que permite que la estrella de mar modifique la forma de sus brazos.

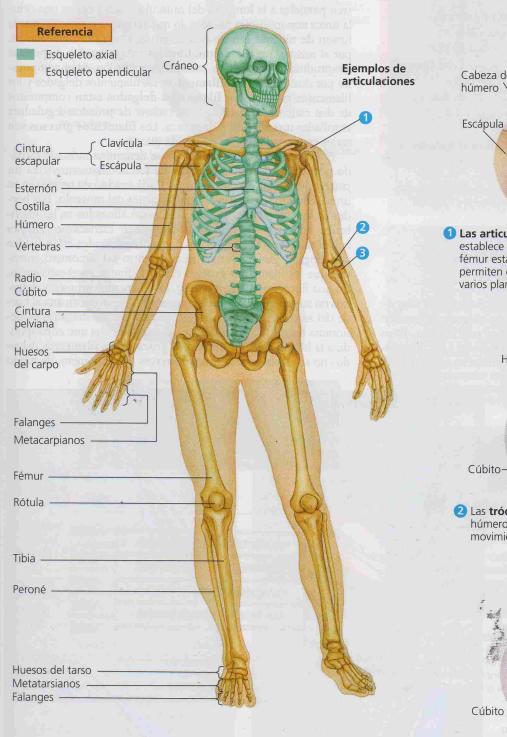
Los cordados poseen un endoesqueleto compuesto de cartílago, hueso o una combinación de estos materiales (véase fig. 40-5). El esqueleto de los mamíferos está formado por más de 200 huesos, algunos fusionados entre sí y otros conectados a las articulaciones por ligamentos que permiten la libertad de movimiento (fig. 49-26). Los anatomistas dividen el esqueleto de los vertebrados en dos partes principales: el esqueleto axial (cráneo, columna vertebral y parrilla costal); y el esqueleto apendicular (formado por los huesos de las extremidades y las cinturas escapular y pelviana que fijan los apéndices al esqueleto axial). En cada apéndice, varios tipos de articulaciones proporcionan flexibilidad a los movimientos corporales.

Soporte físico en la tierra

Un ingeniero que diseña un puente o un edificio alto debe tener en cuenta los efectos de los cambios de tamaño o escala. Un aumento de tamaño desde un modelo a pequeña escala hasta el tamaño real tiene un impacto importante sobre el diseño del edificio. Por ejemplo, la resistencia del soporte de un edificio depende de su área de corte transversal, que aumenta con el cuadrado de su diámetro. En constraste, la fuerza ejercida sobre ese soporte depende del peso del edificio, que aumenta con el cubo de su altura u otra dimensión lineal. Al igual que la estructura de un puente o de un edificio, la estructura corporal de un animal debe soportar su tamaño. En consecuencia, un animal grande tiene proporciones corporales muy diferentes de las de un animal pequeño. Si se aumentara el tamaño de un ratión hasta el tamaño de un elefante, sus finas patas se doblarían bajo su peso.

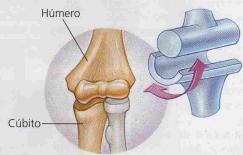
Si se aplica simplemente la analogía del edificio se puede predecir que el tamaño de los huesos de las patas de un animal es directamente proporcional al esfuerzo impuesto por su peso corporal. Sin embargo, esa predicción sería inexacta; los cuerpos de los animales son complejos y no rígidos y la analogía del edificio sólo explica parcialmente la relación entre estructura corporal y soporte. El tamaño de las patas de un animal en relación con su tamaño corporal es sólo una parte de la historia. Es evidente que la postura del cuerpo —la posición de las patas en relación con el cuerpo— es una característica estructural muy importante para sostener el peso corporal, al menos, en los mamíferos y las aves. Los músculos y los tendones (el tejido conectivo que une el músculo con el hueso), que sostienen las patas de los mamíferos grandes, relativamente rectas y posicionadas debajo del cuerpo, soportan la mayor

parte del peso.

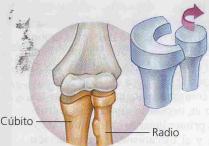




1 Las articulaciones esferoides, donde el húmero establece contacto con la cintura escapular y el fémur establece contacto con la cintura pelviana, nos permiten girar los brazos y las piernas y moverlos en varios planos.



2 Las **trócleas**, como la que se encuentra entre el húmero y la cabeza del cúbito, restringen el movimiento a un único plano.



3 Las **articulaciones trocoides** nos permiten girar el antebrazo en el codo y mover la cabeza de un lado a otro.

▲ Fig. 49-26. Huesos y articulaciones del esqueleto humano.

Evaluación de conceptos 🍧

- 1. Explique cómo una lombriz de tierra utilizaría sus
- Explique cómo una lombriz de tierra utilizaría sus músculos para estirar su cuerpo totalmente.
- 2. Compare las propiedades del exoesqueleto de una langosta en las superficies de agarre de sus patas (pinzas) y en las articulaciones tipo bisagra de las patas.
- 3. Compare los movimientos permitidos por los dos tipos de articulaciones que se encuentran en el codo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 49-6

Los músculos mueven partes del esqueleto al contraerse

A nivel celular, todo movimiento animal se basa en uno de dos sistemas contráctiles básicos y ambos sistemas consumen energía al mover las cadenas proteicas unas contra otras. Estos dos sistemas de motilidad celular –uno que afecta a los microtúbulos y otro a los microfilamentos—, se explican en el capítulo 7.

Los microtúbulos son responsables del batido de los cilios y de las ondulaciones de los flagelos. Los microfilamentos desempeñan un papel importante en el movimiento ameboide y también son los elementos contráctiles de las células musculares.

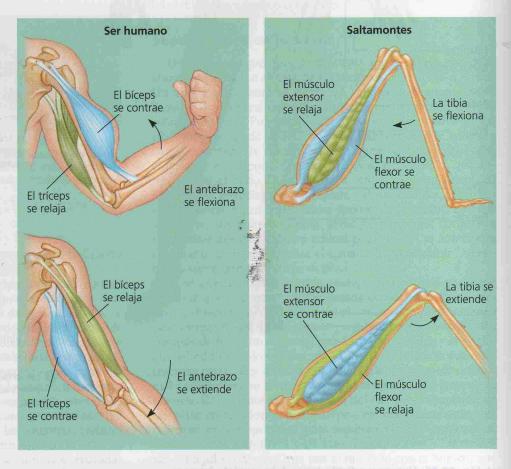
La acción de un músculo siempre es contraerse; los músculos sólo se pueden extender pasivamente. Por tanto, la capacidad de mover partes del cuerpo en direcciones opuestas requiere que los músculos estén fijados al esqueleto en pares antagónicos y que cada miembro del par funcione en oposición al otro (fig. 49-27). Por ejemplo, se flexiona un brazo al contraer el bíceps, con la articulación de bisagra del codo que actúa como el punto de apoyo de una palanca. Para extender el brazo se relaja el bíceps mientras se contrae el tríceps del lado opuesto.

Para comprender cómo se contrae un músculo es necesario analizar su estructura. En primer lugar se examinarán la estructura y el mecanismo de contracción del músculo esquelético de los vertebrados y luego se analizarán otros tipos de músculo.

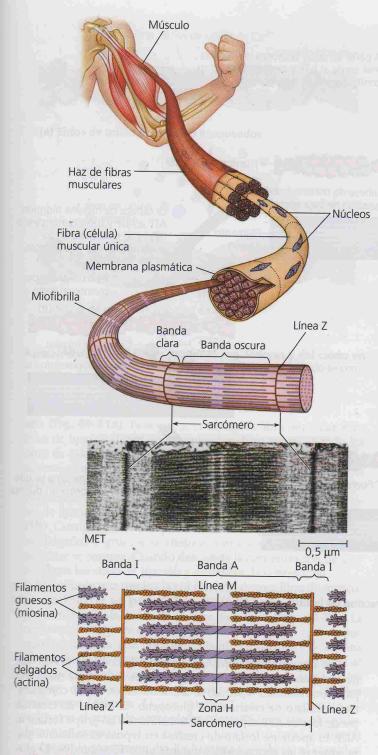
Músculo esquelético de los vertebrados

El músculo esquelético de los vertebrados, que está unido a los huesos y es responsable de su movimiento, se caracteriza por una jerarquía de unidades cada vez más pequeñas (fig. 49-28). Un músculo esquelético está compuesto de un haz de fibras largas que discurren paralelas a la longitud del músculo. Cada fibra es una célula única con múltiples núcleos, lo que refleja su formación por la fusión de muchas células embrionarias. Una fibra muscular es, por sí misma, un haz de miofibrillas más pequeñas dispuestas longitudinalmente. Por su parte, las miofibrillas están compuestas por dos tipos de miofilamentos: los filamentos delgados y los filamentos gruesos. Los filamentos delgados están compuestos de dos cadenas de actina y una cadena de proteína reguladora enrolladas una alrededor de la otra. Los filamentos gruesos son series escalonadas de moléculas de miosina.

El músculo esquelético también se denomina músculo estriado porque la disposición regular de los miofilamentos crea un patrón de bandas claras y oscuras. Cada unidad de repetición es un **sarcómero**, la unidad contráctil básica del músculo. Los bordes de los sarcómeros, las **líneas Z**, están alineados en las miofibrillas adyacentes y contribuyen a formar estriaciones visibles con el microscopio óptico. Los filamentos delgados están fijados a las líneas Z y se proyectan hacia el centro del sarcómero, mientras que los filamentos gruesos están centrados en el sarcómero. En una fibra muscular en reposo, los filamentos gruesos y delgados no se superponen de forma completa y el área cercana al borde del sarcómero donde sólo existen filamentos delgados se denomina **banda I**. La **banda A** es la región ancha que corresponde a la longitud de los filamentos gruesos. Los filamentos delgados no se extienden totalmente a través del sarcómero, de modo



▲ Fig. 49-27. Interacción de los músculos y los esqueletos en el movimiento. En general, el movimiento hacia atrás y adelante de una parte del cuerpo depende de músculos antagónicos. Esta disposición funciona con un endoesqueleto o con un exoesqueleto.

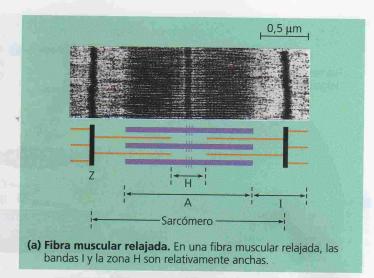


▲ Fig. 49-28. Estructura del músculo esquelético.

que la zona H del centro de la banda A contiene sólo filamentos gruesos. Esta disposición de filamentos gruesos y delgados es la clave del modo en que se contrae el sarcómero y, en consecuencia, la totalidad del músculo.

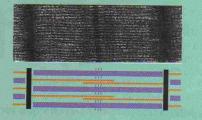
El modelo de los filamentos de la contracción muscular deslizantes

Es posible explicar gran parte de lo que sucede durante la contracción de la totalidad de un músculo basándose en lo que





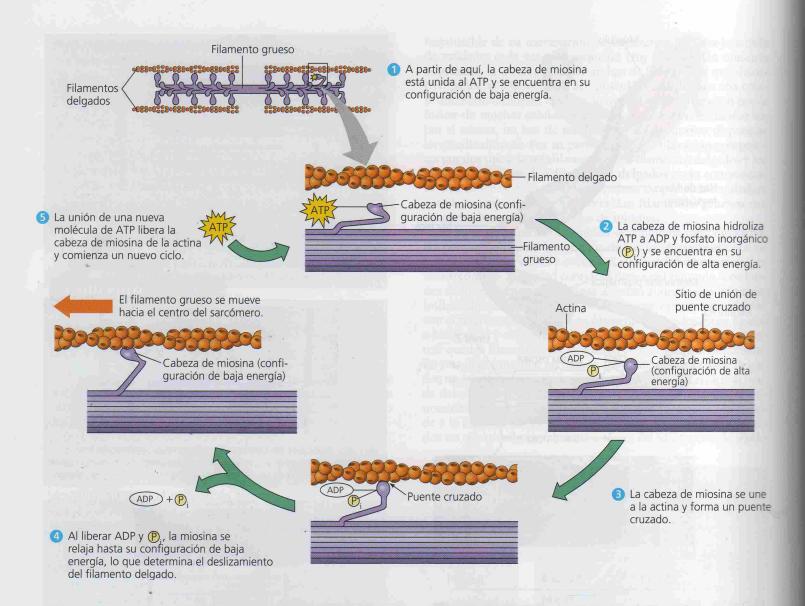
(b) Fibra muscular en contracción. Durante la contracción los filamentos gruesos y delgados se deslizan unos sobre otros, lo que reduce el ancho de las bandas I y la zona H, y acorta el sarcómero.



(c) Fibra muscular completamente contraída. En una fibra muscular completamente contraída, el sarcómero es aún más corto. Los filamentos delgados se superponen, lo que elimina la zona H. Las bandas de desaparecen a medida que los extremos de los filamentos gruesos establecen contacto con las líneas Z.

▲ Fig. 49-29. Modelo de los filamentos deslizantes de la contracción muscular. Estas fotomicrografías electrónicas de transmisión demuestran que las longitudes de los filamentos gruesos (miosina) (en violeta) y los filamentos delgados (actina) (en anaranjado) siguen siendo iguales a medida que se contrae una fibra muscular.

sucede en una fibra muscular única (fig. 49-29). Según el modelo de los filamentos deslizantes de la contracción muscular, ni los filamentos delgados ni los filamentos gruesos cambian de longitud cuando el sarcómero se acorta; por el contrario, los filamentos se deslizan unos sobre otros longitudinalmente, lo que produce mayor superposición entre los filamentos delgados y gruesos. En consecuencia, se retrae tanto la región ocupada solamente por filamentos delgados (la banda I) como la región ocupada sólo por filamentos gruesos (la zona H).



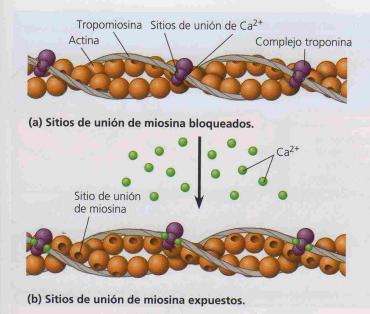
▲ Fig. 49-30. Interacciones miosina-actina que subyacen a la contracción de la fibra muscular.

El deslizamiento de los filamentos se basa en la interacción entre las moléculas de actina y de miosina que forman los filamentos gruesos y delgados. Cada molécula de miosina se compone de una "cola" larga y de una "cabeza" globular que se extiende hacia el costado. La cola se adhiere a las colas de otras moléculas de miosina que forman el filamento grueso. La cabeza es el centro de las reacciones bioenergéticas que impulsan las contracciones musculares. La cabeza puede fijar ATP e hidrolizarlo para dar ADP y fosfato inorgánico. Como se muestra en la figura 49-30, la hidrólisis de ATP desencadena pasos en los que la miosina se une a la actina, forma un puente cruzado y tracciona el filamento delgado hacia el centro del sarcómero. El puente cruzado se rompe cuando una nueva molécula de ATP se une a la cabeza de miosina. En un ciclo que se repite, la cabeza libre escinde el nuevo ATP y se une a un nuevo sitio de fijación sobre otra molécula de actina más alejado en el filamento delgado. Cada una de las aproximadamente 350 cabezas de un filamento grueso forma y vuelve a formar alrededor de cinco puentes cruzados por segundo, lo que determina que los filamentos se deslicen unos sobre otros.

Una fibra muscular típica en reposo solo contiene el ATP suficiente para realizar algunas contracciones. La energía necesaria para contracciones repetidas se almacena en otros dos compuestos: el fosfato de creatina y el glucógeno. El fosfato de creatina puede formar ATP rapidamente transfiriendo un grupo fosfato al ADP. El aporte de fosfato de creatina en reposo es suficiente para sostener las contracciones durante unos 15 segundos. El glucógeno se degrada a glucosa, que puede ser utilizada para generar ATP a través de la glucólisis o la respiración aerobia (véase cap. 9). Con la glucosa de un depósito de glucógeno de una fibra muscular típica, la glucólisis puede mantener una contracción sostenida durante 1 minuto; mientras que, la respiración aerobia puede impulsar las contracciones durante casi una hora.

Papel del calcio y de las proteínas reguladoras

Una fibra de músculo esquelético solo se contrae cuando es estimulada por una neurona motora. Cuando la fibra muscular está en reposo, los sitios de unión de la miosina sobre el filamento delgado son bloqueados por la proteína reguladora **tropomio**-

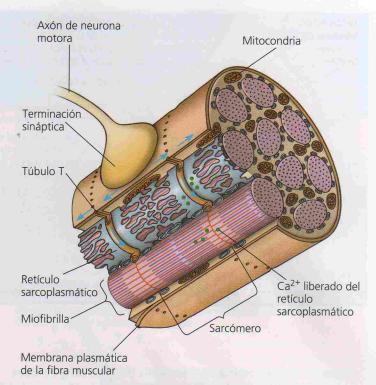


▲ Fig. 49-31. Papel de las proteínas reguladoras y del calcio en la contracción de la fibra muscular. Cada filamento delgado se compone de dos cadenas de actina enroscadas en una hélice.

sina (fig. 49-31a). Para que se contraiga la fibra muscular, esos sitios de fijación deben ser descubiertos. Esto ocurre cuando los iones de calcio (Ca²⁺) se unen a otro conjunto de proteínas reguladoras, el complejo troponina, que controla la posición de la tropomiosina sobre el filamento delgado. La unión del calcio reorganiza el complejo tropomiosina-troponina y expone los sitios de fijación de la miosina sobre el filamento delgado (fig. 49-31b). Cuando el Ca²⁺ está presente en el citoplasma, los filamentos delgados y gruesos se deslizan unos sobre otros y la fibra muscular se contrae. Cuando desciende la concentración de Ca²⁺ se cubren los sitios de fijación y se detiene la contracción.

El estímulo que origina la contracción de una fibra de músculo esquelético es un potencial de acción de una neurona motora que forma una sinapsis con la fibra muscular (fig. 49-32). La terminación sináptica de la neurona motora libera el neurotransmisor acetilcolina, que despolariza la fibra muscular y determina que produzca un potencial de acción. Ese potencial de acción se propaga a la profundidad de la fibra muscular a lo largo de los pliegues de la membrana plasmática denominados túbulos transversos (túbulos T). Los túbulos T tienen un contacto estrecho con el retículo sarcoplasmático (RS), un retículo endoplasmático especializado. Cuando la fibra muscular se encuentra en reposo, la membrana del RS bombea Ca2+ desde el citosol al interior del RS, que, por consiguiente, es un depósito intracelular del Ca2+. Sin embargo, cuando la fibra muscular produce un potencial de acción, ese potencial abre los canales del Ca2+ en el RS, lo que permite que el Ca2+ entre en el citosol. Los iones de calcio se unen al complejo troponina, desencadenando la contracción de la fibra muscular. La contracción se detiene cuando el RS bombea nuevamente el Ca2+ fuera del citosol y la tropomiosina vuelve a bloquear los sitios de unión de la miosina sobre los filamentos delgados. En la figura 49-33 se revisan los pasos que tienen lugar en la contracción de una fibra de músculo esquelético.

Varias enfermedades producen parálisis porque afectan a la excitación de las fibras de músculo esquelético por las neuronas

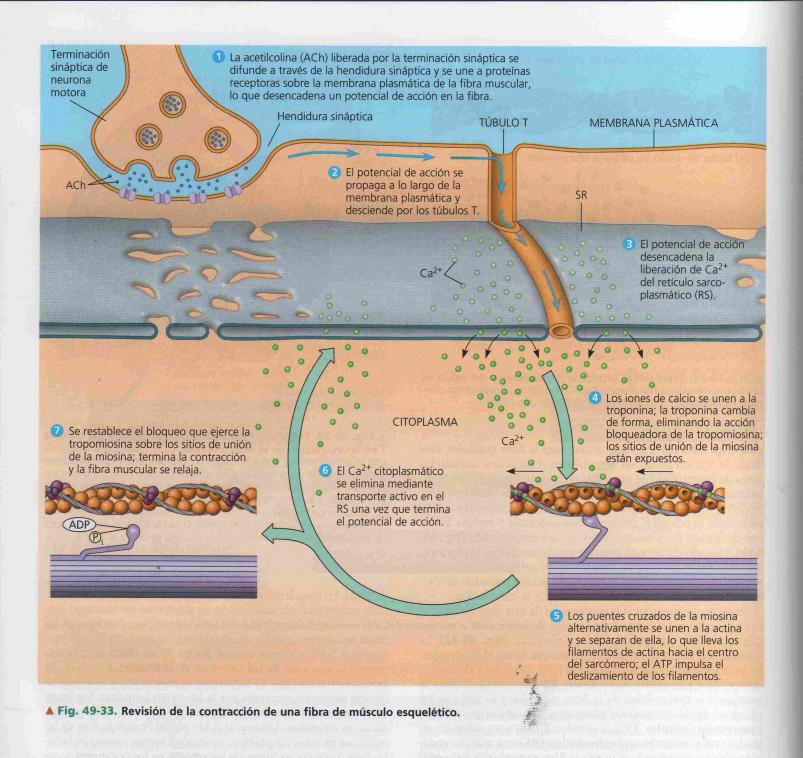


▲ Fig. 49-32. Papeles del retículo sarcoplasmático y los túbulos T en la contracción de la fibra muscular. La terminación sináptica de una neurona motora libera acetilcolina, que despolariza la membrana plasmática de la fibra muscular. La despolarización determina que los potenciales de acción (flechas azules) recorran toda la fibra muscular en profundidad a lo largo de los tubos transversales (T). Los potenciales de acción desencadenan la liberación de calcio (puntos verdes) desde el retículo sarcoplasmático en el citoplasma. El calcio inicia el deslizamiento de los filamentos, permitiendo que la miosina se una a la actina.

motoras. En la esclerosis lateral amiotrófica (ELA), antes denominada enfermedad de Lou Gehrig, se degeneran las neuronas motoras de la médula espinal y del tronco encefálico y se atrofian las fibras musculares con las que establecen sinapsis. La ELA es progresiva y, habitualmente, mortal dentro de los cinco años posteriores a la aparición de los síntomas; en la actualidad no hay curación ni tratamiento. El botulismo es resultado de la ingestión de una exotoxina secretada por la bacteria Clostridium botulinum en alimentos mal conservados (véase cap. 27). La toxina, que paraliza los músculos al bioquear la liberación de acetilcolina de las neuronas motoras, también se inyecta en ciertos músculos faciales para eliminar las líneas de las arrugas en los tratamientos estéticos con "Botox". La miastenia grave es una enfermedad autoinmunitaria en la cual se producen anticuerpos contra los receptores de acetilcolina sobre las fibras de músculo esquelético. Disminuye la cantidad de estos receptores y la transmisión sináptica entre las neuronas motoras y las fibras musculares pierden eficacia.

Control neural de la tensión muscular

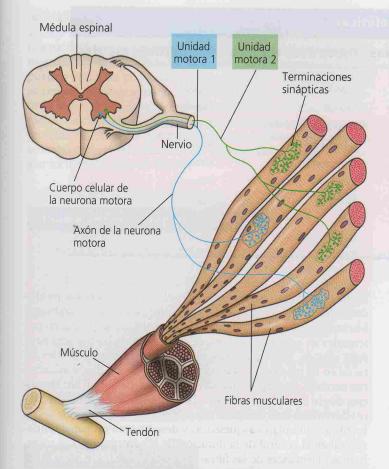
Cuando un potencial de acción en una neurona motora libera acetilcolina sobre una fibra de músculo esquelético, la fibra muscular responde produciendo una contracción breve de tipo todo o nada. Sin embargo, la experiencia cotidiana muestra que la contracción de la totalidad de un músculo, como el bíceps, es



gradual; es posible alterar voluntariamente la magnitud y la fuerza de su contracción. Algunos estudios experimentales confirman esta observación. Existen dos mecanismos básicos por los cuales el sistema nervioso produce contracciones graduales de la totalidad del músculo: 1) mediante la modificación de la cantidad de fibras musculares que se contraen y 2) mediante la modificación de la frecuencia de estimulación de las fibras musculares. Consideremos cada mecanismo por separado.

En el músculo esquelético de un vertebrado, cada fibra muscular está inervada por una sola neurona motora, pero cada neurona motora ramificada puede establecer sinapsis con muchas fibras musculares (fig. 49-34). Puede haber centenares de neuronas motoras que controlen un músculo, cada una con su propio conjunto de fibras musculares dispersas en todo el músculo. Una

unidad motora se compone de una única neurona motora y todas las fibras musculares que controla. Cuando una neurona motora produce un potencial de acción, todas las fibras musculares de su unidad motora se contraen como grupo. Por tanto, la fuerza de la contracción resultante depende de la cantidad de fibras musculares que controla la neurona motora. En la mayor parte de los músculos, la cantidad de fibras musculares de las diferentes unidades motoras varía desde algunas a centenares. Por consiguiente, el sistema nervioso puede regular la fuerza de la contracción en la totalidad de un músculo al determinar cuántas unidades motoras son activadas en un instante dado y al seleccionar unidades motoras grandes o pequeñas para activar. La fuerza (tensión) desarrollada por un músculo aumenta progresivamente a medida que se activan más neuronas motoras que controlan

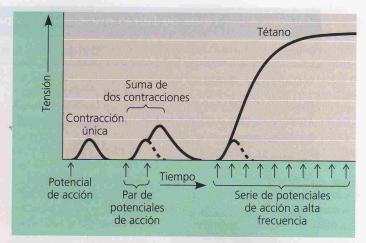


▲ Fig. 49-34. Unidades motoras en el músculo esquelético de un vertebrado. Cada fibra (célula) muscular tiene una sinapsis única con una neurona motora, pero cada neurona motora establece sinapsis con algunas o muchas fibras musculares. Una neurona motora y todas las fibras musculares que controla constituyen una unidad motora.

el músculo, en un proceso denominado reclutamiento de neuronas motoras. Según la cantidad de neuronas motoras que recluta el cerebro y el tamaño de las unidades motoras, una persona puede levantar un tenedor o algo mucho más pesado, como, por ejemplo, su libro de biología.

Algunos músculos, especialmente aquellos que levantan el cuerpo y mantienen la postura, se encuentran casi siempre en contracción parcial. La contracción prolongada puede conducir a la fatiga muscular causada por la depleción de ATP, la disipación de los gradientes iónicos necesarios para la señalización eléctrica normal y la acumulación de lactato (véase fig. 9-17). La investigación reciente sugiere que aunque el lactato puede contribuir a la fatiga muscular, ejerce un efecto beneficioso sobre el funcionamiento de los músculos. En un mecanismo que reduce la fatiga, el sistema nervioso alterna la activación entre las unidades motoras de un músculo, lo que permite que diferentes unidades motoras se turnen para mantener la contracción prolongada.

El segundo mecanismo por el cual el sistema nervioso produce contracciones graduales de la totalidad del músculo consiste en la modificación de la frecuencia de estimulación de la fibra muscular. Un único potencial de acción producirá una contracción que durará unos 100 milisegundos (ms) o menos. Si llega un segundo potencial de acción antes de que la fibra muscular se encuentre completamente relajada, las dos contracciones se sumarán, lo que producirá mayor tensión (fig. 49-35). La suma



▲ Fig. 49-35. Suma de contracciones breves. Este gráfico compara la tensión desarrollada en una fibra muscular en respuesta a un único potencial de acción en una neurona motora, un par de potenciales de acción y una serie de potenciales de acción. Las líneas discontinuas muestran la tensión que se hubiera desarrollado si sólo se hubiera producido el primer potencial de acción.

aumenta a medida que se incrementa la frecuencia de estimulación. Cuando la frecuencia es suficientemente alta como para que la fibra muscular no se pueda relajar en absoluto entre los estímulos, las contracciones breves se fusionan en una contracción sostenida y regular denominada **tetania** (que no debe confundirse con la enfermedad llamada tétanos). Por lo general, las neuronas motoras envían sus potenciales de acción en salvas de descarga rápida y la suma resultante de tensión origina una contracción regular típica del tétanos más que a las acciones en sacudidas de las contracciones individuales.

El aumento de la tensión durante la suma y el tétanos se desarrolla porque las fibras musculares no están unidas directamente a los huesos, sino que están conectadas a través de tendones y tejidos conectivos. Cuando una fibra muscular se contrae, estira estas estructuras elásticas, que transmiten la tensión a los huesos. En una contracción aislada, la fibra muscular comienza a relajarse antes de que las estructuras elásticas se encuentren totalmente estiradas. Sin embargo, durante la suma, los potenciales de acción de alta frecuencia mantienen una concentración elevada de calcio en el citoplasma de la fibra muscular, que prolonga el reciclado de puentes cruzados y produce mayor estiramiento de las estructuras elásticas. Durante el tétanos, las estructuras elásticas se estiran completamente y toda la tensión generada por la fibra muscular se transmite a los huesos.

Tipos de fibras musculares

Todas las fibras musculares esqueléticas se contraen cuando son estimuladas por un potencial de acción en una neurona motora, pero la velocidad con la que se contraen difiere entre ellas. Esta diferencia se debe principalmente a la velocidad con la que sus cabezas de miosina hidrolizan el ATP. En función de la velocidad de contracción, las fibras musculares pueden clasificarse en rápidas o lentas. Las fibras rápidas se utilizan para las contracciones breves, rápidas y potentes. Por el contrario, las fibras lentas, que a menudo se encuentran en músculos que mantienen la postura, pueden sufrir contracciones prolongadas. Una fibra lenta tiene menos retículo sarcoplasmático y bombas de calcio más lentas que una fibra rápida, de modo que el calcio se mantiene

1071

	Oxidativas lentas	Oxidativas rápidas	Glucolíticas rápidas
Velocidad de contracción	Lenta	Rápida	Rápida
Actividad ATPasa de la miosina	Lenta	Rápida	Rápida
Principal vía para la síntesis de ATP	Respiración aerobia	Respiración aerobia	Glucólisis
Índice de fatiga	Lento	Intermedio	Rápido
Diámetro de la fibra	Pequeño	Intermedio	Grande
Mitocondrias	Muchas	Muchas	Pocas
Capilares	Muchos	Muchos	Pocos
Contenido de mioglobina	Alto	Alto	Bajo
Color	Rojo	Rojo a rosado	Blanco

en el citoplasma durante más tiempo. Esto determina que una contracción en una fibra lenta dure aproximadamente cinco veces más que en una fibra rápida.

Otro criterio para clasificar las fibras musculares es la principal vía metabólica que utilizan para producir ATP. Las fibras que dependen, principalmente, de la respiración aerobia se denominan fibras oxidativas, mientras que las que fundamentalmente utilizan la glucólisis se denominan fibras glucolíticas. Las fibras oxidativas se especializan en utilizar un suministro constante de energía: tienen muchas mitocondrias, una irrigación rica y una gran cantidad de una proteína almacenadora de oxígeno denominada mioglobina. La mioglobina, el pigmento rojo pardusco de la carne oscura de las aves y los peces, se une al oxígeno con mayor fuerza que la hemoglobina, de modo que puede extraer eficazmente el oxígeno de la sangre. Todas las fibras glucolíticas son rápidas, mientras que las fibras oxidativas pueden ser rápidas o lentas. Por tanto, si se consideran tanto la velocidad de contracción como la síntesis de ATP, se pueden identificar tres tipos principales de fibras musculares esqueléticas: oxidativas lentas, oxidativas rápidas y glucolíticas rápidas. En el cuadro 49-1 se comparan algunas de sus características.

La mayor parte de los músculos esqueléticos humanos contienen los tres tipos de fibras, aunque los músculos del ojo y de la mano carecen de fibras oxidativas lentas. En los músculos que presentan una mezcla de fibras lentas y rápidas, las proporciones relativas de cada una de ellas están determinadas genéticamente. Sin embargo, si uno de estos músculos se utiliza repetidas veces para actividades que requieren gran resistencia, algunas fibras glucolíticas rápidas pueden evolucionar a fibras oxidativas rápidas. Como las fibras oxidativas rápidas se fatigan más lentamente que las fibras glucolíticas rápidas, el músculo en su totalidad se vuelve más resistente a la fatiga.

Otros tipos de músculos

Existen muchos tipos de músculos en el reino animal. Sin embargo, como comentamos antes, todos comparten el mismo mecanismo fundamental de contracción: el deslizamiento de los filamentos de actina y miosina unos sobre otros. Además del músculo esquelético, los vertebrados tienen músculo cardíaco y músculo liso (véase la fig. 40-5).

En los vertebrados, solo hay **músculo cardíaco** en un lugar: el corazón. Al igual que el músculo esquelético, el músculo cardíaco es estriado. Sin embargo, las diferencias estructurales entre

las fibras del músculo esquelético y el músculo cardíaco producen diferencias en sus propiedades eléctricas y de membrana. Mientras que las fibras del músculo esquelético no producen potenciales de acción, a menos que sean estimuladas por una neurona motora, las células musculares cardíacas tienen canales iónicos en su membrana plasmática que producen despolarizaciones rítmicas, que desencadenan potenciales de acción sin aferencias desde el sistema nervioso. Los potenciales de acción de las células musculares cardíacas duran hasta 20 veces más que los de las fibras musculares esqueléticas y desempeñan un papel fundamental en el control de la duración de la contracción. Las membranas plasmáticas de las fibras musculares cardíacas adyacentes se entrelazan en regiones especializadas denominadas discos intercalares, donde las uniones en hendidura (véase fig. 6-30) proporcionan el acoplamiento eléctrico directo entre las células. Por tanto, un potencial de acción generado por una célula en una parte del corazón se propaga a todas las demás células musculares cardíacas y se contrae la totalidad del corazón.

El músculo liso se encuentra, principalmente, en las paredes de los órganos huecos, como los vasos sanguíneos y los órganos del tracto digestivo. Las células de músculo liso carecen de estriaciones porque sus filamentos de actina y de miosina no están dispuestos regularmente a lo largo de la célula. En cambio, los filamentos gruesos están dispersos por todo el citoplasma y los filamentos delgados están unidos a estructuras denominadas cuerpos densos, algunos de los cuales están fijados a la membrana plasmática. Hay menos miosina que en las fibras de músculo estriado y la miosina no se asocia con cadenas de actina específicas. Además, las células de músculo liso no tienen complejo troponina ni túbulos T y su RS no está bien desarrollado. Durante un potencial de acción, los iones de calcio entran en el citoplasma, sobre todo, a través de la membrana plasmática y la cantidad que llega a los filamentos es bastante pequeña. Los iones de calcio producen contracción al unirse a la calmodulina (véase cap. 11), que activa a una enzima que fosforila la cabeza de miosina. Los músculos lisos se contraen de forma relativamente lenta, pero en una extensión mucho mayor que el músculo estriado. Algunas células musculares lisas se contraen solo cuando son estimuladas por neuronas del sistema nervioso autónomo. Otras pueden generar potenciales de acción sin aferencias neurales y se encuentran eléctricamente acopladas unas con otras.

Los invertebrados tienen células musculares similares a las células del músculo esquelético y del músculo liso de los vertebrados. Los músculos esqueléticos de los artrópodos son casi idén-

ticos a los músculos esqueléticos de los vertebrados. Sin embargo, los músculos que usan los insectos para volar pueden contraerse de forma rítmica e independiente, de modo que algunos insectos, en realidad, pueden batir las alas más rápido de lo que pueden llegar los potenciales de acción desde el sistema nervioso central. Se ha descubierto otra adaptación evolutiva interesante en los músculos que mantienen cerradas las conchas de las almejas. Los filamentos gruesos de estos músculos contienen una proteína denominada paramiosina que permite que los músculos se mantengan contraídos con una baja tasa de consumo de energía, incluso durante un mes.

Evaluación de conceptos 🚔



- 1. Resuma las evidencias microscópicas que indican que los filamentos gruesos y delgados se deslizan o pasan unos sobre otros cuando una fibra de músculo esquelético se
- 2. ¿Qué mecanismo utiliza el sistema nervioso para lograr que un músculo esquelético produzca la contracción más poderosa de la que es capaz de realizar?
- 3. Compare el papel de los iones de calcio en la contracción de una fibra de músculo esquelético y una célula muscular lisa.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 4



La locomoción requiere energía para superar la fricción y la gravedad

El movimiento es una característica distintiva de los animales. Para obtener el alimento, el animal debe moverse a través de su entorno o desplazar el agua o el aire circundante. Aunque todas las esponjas son sésiles, utilizan el movimiento de los flagelos para generar corrientes de agua que atraen y atrapan pequeñas partículas de alimento y los cnidarios sésiles capturan presas mediante el movimiento ondulatorio de sus tentáculos (véase cap. 33). Sin embargo, la mayoría de los animales son móviles y utilizan una porción considerable de su tiempo y su energía para buscar activamente alimento, además de para huir del peligro y para buscar parejas. Aquí nos concentramos en la locomoción o el desplazamiento activo de un lugar a otro.

Las formas de locomoción de los animales son diversas. La mayoría de los filos animales incluyen especies que nadan. En la tierra y en los sedimentos del suelo del mar y de los lagos, los animales se arrastran, caminan, corren o saltan. El vuelo activo (al contrario del planeo hacia abajo desde un árbol o un terreno elevado) ha evolucionado solo en algunos grupos de animales: los insectos, los reptiles (incluidos los pájaros) y, entre los mamíferos, los murciélagos. Un grupo de reptiles voladores grandes desapareció hace millones de años y sólo quedaron las aves y los murciélagos como vertebrados voladores.

En todas sus formas, la locomoción requiere que un animal gaste energía para superar dos fuerzas que tienden a mantenerlo estacionario: la fricción y la gravedad. Ejercer fuerza requiere un trabajo celular que consume energía.

Natación

Como la mayoría de los animales flotan razonablemente bien en el agua, superar la gravedad es menos difícil para los animales nadadores que para las especies que se mueven en la tierra o a través del aire. Por otra parte, el agua es un medio mucho más denso y más viscoso que el aire y, por tanto, la resistencia aerodinámica (fricción) es un problema importante para los animales acuáticos. La forma fusiforme (como un torpedo) y la piel lisa es una adaptación frecuente de los nadadores rápidos (véase fig. 40-2).

Los animales nadan de muchas maneras. Por ejemplo, muchos insectos y los vertebrados de cuatro patas utilizan sus extremidades como remos para impulsarse por el agua. Los calamares, las vieiras y algunos cnidarios se impulsan por chorros, succionando agua y expulsándola súbitamente. Los tiburones y los peces óseos nadan moviendo su cuerpo y su cola de un lado a otro, mientras que las ballenas y otros mamíferos acuáticos se mueven ondulando el cuerpo y la cola hacia arriba y hacia abajo.

Locomoción sobre la tierra

En general, los problemas de locomoción sobre la tierra son los opuestos a los del agua. En la tierra, un animal que camina, corre, salta o se arrastra debe poder sostenerse y moverse en contra de la gravedad, pero el aire plantea relativamente poca resistencia, al menos, a velocidades moderadas. Cuando un animal terrestre camina, corre o salta, los músculos de sus patas consumen energía tanto para impulsarlo como para impedir que se caiga. Con cada paso, los músculos de la pata del animal deben superar la inercia acelerando una pata desde una posición inicial y en que el animal está parado. Para moverse sobre la tierra, los músculos poderosos y un sostén esquelético fuerte son más importantes que una forma aerodinámica.

Durante la evolución los vertebrados han desarrollado diversas adaptaciones para moverse en la tierra. Por ejemplo, los canguros tienen músculos grandes y poderosos en sus patas posteriores, apropiados para la locomoción por saltos (fig. 49-36).



▲ Fig. 49-36. Locomoción energéticamente eficaz sobre la tierra. Los miembros de la familia de los canguros viajan de un lugar a otro saltando sobre sus largas patas traseras. La energía cinética almacenada transitoriamente en los tendones después de cada salto proporciona un refuerzo para el salto siguiente. De hecho, un canguro grande que salta a 30 km/h no utiliza más energía por minuto que a 6 km/h. La cola grande ayuda a equilibrar al canguro cuando salta y cuando se sienta.

Cuando un canguro aterriza, los tendones de sus patas posteriores almacenan energía momentáneamente. Cuanto más lejos salta el animal, más energía almacenan los tendones. Análoga a la energía en un resorte comprimido de un "saltador" (juego que consiste en un eje con un resorte en un extremo y una cruz para apoyar los pies, que se usa para saltar), la energía almacenada en los tendones está disponible para el salto siguiente y reduce la cantidad total de energía que el animal debe consumir para desplazarse. La analogía con el saltador se aplica a muchos animales terrestres; por ejemplo, las patas de un insecto, las patas de un perro y las piernas de un ser humano retienen cierta energía durante la marcha o la carrera, aunque considerablemente menos que las de un canguro.

El mantenimiento del equilibrio es otro requisito esencial para caminar, correr o saltar. La poderosa cola del canguro ayuda a equilibrar su cuerpo durante los saltos y también forma un trípode estable con sus patas posteriores cuando el animal se sienta o se mueve lentamente. Como ilustración del mismo principio, un gato, un perro o un caballo que caminan mantienen tres patas sobre la tierra. Los animales bípedos, como los seres humanos y las aves, mantienen al menos parte de un pie sobre la tierra cuando caminan. Cuando un animal corre, sus cuatro patas (o ambos pies en los bípedos) pueden estar brevemente separadas de la tierra, pero, a velocidades de carrera, es la inercia más que el contacto de los pies lo que mantiene erecto el cuerpo.

Arrastrarse plantea una situación muy diferente. Como gran parte del cuerpo está en contacto con la tierra, un animal que se arrastra debe hacer un esfuerzo considerable para superar la fricción. Ya se ha explicado que los gusanos de tierra se arrastran por peristaltismo. Muchas víboras se arrastran ondulando todo su cuerpo de un lado a otro. Con la ayuda de grandes escamas móviles en el lado ventral, el cuerpo de una víbora presiona contra la tierra, lo que impulsa al animal hacia adelante. Las boas constrictoras y las pitones se deslizan hacia adelante y en línea recta, impulsadas por músculos que separan las escamas del vientre de la tierra, inclinan las escamas hacia adelante y luego las empujan hacia atrás contra la tierra.

Vuelo

La gravedad plantea un problema importante para el vuelo porque las alas deben conseguir una elevación suficiente para superar la fuerza descendente de la gravedad. La clave para volar es la forma de las alas. Todos los tipos de alas, incluidas las de los aeroplanos, son planos aerodinámicos, estructuras cuya forma altera las corrientes de aire de una manera que las ayuda a mantenerse en lo alto.

Los animales voladores son relativamente ligeros, con masas corporales que varían desde menos de un gramo en algunos insectos hasta unos 20 kg en las aves voladoras más grandes. Muchos animales que vuelan tienen adaptaciones estructurales que reducen la masa corporal. Por ejemplo, las aves tienen huesos huecos y llenos de aire y carecen de dientes (véase cap. 34). La estructura fusiforme ayuda a reducir la resistencia aerodinámica en el aire como lo hace en el agua.

Comparación de los costes de la locomoción

El estudio de la locomoción nos conduce nuevamente al tema de la bioenergética animal, explicado en el capítulo 40. El coste energético de la locomoción depende del modo de locomoción y del ambiente (fig. 49-37). Por lo general, los animales que corren consumen más energía por metro recorrido que los animales de tamaño equivalente especializados en nadar, en parte, por-

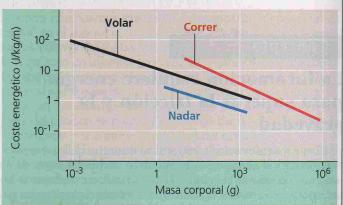
Figura 49-37

Investigación: ¿Cuáles son los costes energéticos de la locomoción?

EN los casos típicos, los fisiólogos determinan la tasa de consumo de energía de un animal durante la locomoción midiendo su consumo de oxígeno o su producción de dióxido de carbono mientras nada en una corriente de agua, corre sobre la cinta giratoria o vuela en un túnel de viento. Por ejemplo, el periquito entrenado que se muestra abajo está utilizando una máscara facial de plástico conectada a un tubo que recoge el aire que exhala el ave a medida que vuela.



RESULTADOS Este gráfico compara el coste energético, en joules por kilogramo, de masa corporal por metro recorrido, en los animales especializados en correr, volar y nadar (1 J = 0,24 cal). Obsérvese que ambos ejes están graficados en escalas logarítmicas.



Para los animales de una masa corporal dada, la natación es el modo de locomoción más eficiente en términos energéticos y la carrera, el modo de locomoción menos eficiente en términos energéticos. De cualquier modo, un animal pequeño consume más energía por kilogramo de masa corporal que un animal grande.

que correr o caminar requiere más energía para superar la gravedad. Nadar es el modo de locomoción más eficaz en términos energéticos (suponiendo que un animal esté especializado en nadar). Y si comparáramos el consumo de energía por minuto en lugar de por metro descubriríamos que los animales que vuelan utilizan más energía que los animales que nadan o corren con la misma masa corporal.

La pendiente descendente de cada línea del gráfico de la figura 49-37 demuestra que un animal más grande se desplaza más eficientemente que un animal más pequeño especializado en el mismo modo de transporte. Por ejemplo, un caballo de 450 kg consume menos energía por kilogramo de masa corporal que un gato de 4 kg que corre la misma distancia. Por supuesto, la can-

tidad total de energía consumida en la locomoción es mayor para el animal más grande.

El uso de energía de un animal para moverse determina cuánta energía del alimento que consume se encuentra disponible para otras actividades, como el crecimiento y la reproducción. Por tanto, las adaptaciones estructurales y conductuales que aumentan al máximo la eficiencia de la locomoción aumentan la adecuación evolutiva de un animal.

Aunque en este capítulo analizamos por separado los receptores sensitivos y los músculos, ellos forman parte de un único sistema integrado que vincula el encéfalo, el cuerpo y el mundo externo. El comportamiento de un animal es el producto de este sistema. En la unidad ocho se explica el comportamiento en el contexto más amplio de la ecología, el estudio de las interacciones entre los organismos y su ambiente.

Evaluación de conceptos

- 1. Compare la natación y el vuelo en función de los principales problemas que plantean y las adaptaciones que permiten que los animales superen esos problemas.
- 2. Según la figura 49-37, ¿qué animal utiliza más energía por kilogramo de masa corporal para desplazarse 1 m, uno volador que pesa 1 g o uno corredor que pesa 1 kg?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 🚄

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto



Los receptores sensitivos transducen la energía del estímulo y transmiten señales al sistema nervioso

- Funciones de los receptores sensitivos (pp. 1046-1048). Los receptores sensitivos, por lo general, son neuronas o células epiteliales especializadas que detectan los estímulos ambientales. Los exteroceptores detectan estímulos externos; los interorreceptores detectan estímulos internos. La transducción sensitiva es la conversión de la energía del estímulo en un cambio en el potencial de membrana denominado potencial de receptor. Las vías de transducción de señales en las células receptoras a menudo amplifican la señal, lo que determina que la célula receptora produzca potenciales de acción o libere neurotransmisor en una sinapsis con una neurona sensitiva.
- Tipos de receptores sensitivos (pp. 1048-1049). Los mecanorreceptores responden a estímulos, como la presión, el tacto, el estiramiento, el movimiento y el sonido. Los quimiorreceptores detectan concentraciones totales de soluto o moléculas específicas. Los receptores electromagnéticos detectan formas diferentes de radiación electromagnética. Distintos tipos de termorreceptores señalan las temperaturas de superficie y central del cuerpo. El dolor se detecta por un grupo de receptores diversos que responden al exceso de calor, a la presión o a determinadas clases de sustancias químicas.

Concepto 49-2



Los mecanorreceptores que intervienen en la audición y en el equilibrio detectan las partículas que se depositan o el líquido en movimiento

- Formas de sentir la gravedad y el sonido en los invertebrados (p. 1050). La mayoría de los invertebrados detectan su orientación con respecto a la gravedad por medio de los estatocistos. Muchos artrópodos detectan sonidos con los pelos corporales que vibran y con "oídos" localizados, que consisten en una membrana timpánica y células receptoras.
- Audición y equilibrio en los mamíferos (pp. 1050-1053). La membrana timpánica (tímpano) transmite ondas sonoras a tres huesos pequeños del oído medio, que transportan las ondas a través de la ventana oval hasta el líquido en la cóclea espiralada del oído interno. Las ondas de presión en el líquido hacen vibrar la

membrana basilar, que despolariza las células ciliadas en el órgano de Corti y desencandena potenciales de acción que viajan a través del nervio auditivo hasta el cerebro. Cada región de la membrana basilar vibra más enérgicamente a una frecuencia particular y conduce a la excitación de un área auditiva específica de la corteza cerebral. El utrículo, el sáculo y tres conductos semicirculares del oído interno funcionan en el balance y el equilibrio.

Audición y equilibrio en otros vertebrados (pp. 1053-1054). La detección del movimiento del agua en los peces y los anfibios acuáticos se logra mediante un sistema lineal lateral que contiene células ciliadas agrupadas.

Concepto 4



Los sentidos del gusto y del olfato están estrechamente relacionados en la mayoría de los animales

- El gusto en los seres humanos (p. 1055). Tanto el gusto como el olfato dependen de la estimulación de quimiorreceptores por pequeñas moléculas disueltas que se unen a proteínas de la membrana plasmática. En los seres humanos, los receptores del gusto están organizados en yemas (papilas) gustativas en la lengua y en la boca. Cinco percepciones gustativas -dulce, ácido, salado, amargo y umami (producida por el glutamato)- conllevan varios mecanismos diferentes de transducción.
- El olfato en los seres humanos (pp. 1056-1057). Las células receptoras olfatorias revisten la parte superior de la cavidad nasal y envían sus axones hasta el bulbo olfatorio del encéfalo. Más de 1 000 genes codifican a las proteínas de membrana que se unen a clases específicas de sustancias odoríferas y cada célula receptora expresa sólo uno o a lo sumo algunos de esos genes.

Concepto 4

La visión se basa en mecanismos similares en todo el reino animal

- Visión en los invertebrados (pp. 1057-1058). Los detectores de luz de los invertebrados incluyen la mancha ocular simple y sensible a la luz de las planarias, los ojos compuestos formadores de imágenes de los insectos, los crustáceos y algunos poliquetos y los ojos de lente única de algunas medusas, poliquetos, arañas y muchos moluscos.
- El sistema visual de los vertebrados (pp. 1058-1063). Las partes principales del ojo de los vertebrados son la esclerótica (que incluye la córnea), la conjuntiva, la coroides (que incluye el iris), la

retina (que contiene los fotorreceptores) y el cristalino (que enfoca la luz sobre la retina). Los fotorreceptores (bastones y conos) contienen un pigmento, el retinal, unido a una proteína (la opsina). La absorción de luz por el retinal desencadena una vía de transducción de señales que hiperpolariza los fotorreceptores, que, por ese motivo, liberan menos neurotransmisor. Las sinapsis transmiten información desde los fotorreceptores hasta las células bipolares y luego hasta las células ganglionares, cuyos axones en el nervio óptico transmiten potenciales de acción hasta el cerebro. Otras neuronas en la retina integran la información antes de enviarla al cerebro. La mayor parte de los axones de los nervios ópticos se dirigen a los núcleos geniculados laterales del tálamo, que transmite información a la corteza visual primaria. Varios centros integradores de la corteza cerebral son activados para crear percepciones visuales.

Concepto 49-5

Los esqueletos de los animales desempeñan funciones de sostén, protección y movimiento

- ▶ Tipos de esqueletos (pp. 1063-1064). Un esqueleto hidrostático, que se observa en la mayoría de los cnidarios, los platelmintos, los nematodos y los anélidos, se compone de líquido bajo presión en un compartimento corporal cerrado. Los exoesqueletos, que existen en la mayoría de los moluscos y los artrópodos, son recubrimientos duros depositados sobre la superficie de un animal. Los endoesqueletos, hallados en esponjas, equinodermos y cordados, son elementos de sostén duros introducidos en el interior del cuerpo de un animal.
- ➤ **Soporte físico en la tierra (pp. 1064-1066).** Además del esqueleto, los músculos y los tendones ayudan a sostener a los grandes vertebrados terrestres.

Concepto 49-6

Los músculos mueven partes del esqueleto al contraerse

- Músculo esquelético de los vertebrados (pp. 1066-1072). Los músculos esqueléticos, presentes a menudo en pares antagónicos, proporcionan movimiento al contraerse y jempujar al esqueleto. El músculo esquelético de los vertebrados consiste en un haz de células (fibras) musculares, cada una de las cuales contiene miofibrillas compuestas por filamentos delgados de actina y filamentos gruesos de miosina. Las cabezas de miosina, energizadas por la hidrólisis del ATP, se unen a los filamentos delgados y forman puentes cruzados. La inclinación de las cabezas de miosina ejerce fuerza sobre los filamentos delgados. Cuando el ATP se une a las cabezas de miosina, éstas se liberan, listas para iniciar un nuevo ciclo. Los ciclos repetidos determinan que los filamentos gruesos y delgados se deslicen unos sobre otros, lo que acorta el sarcómero y contrae la fibra muscular.
- Una neurona motora inicia la contracción liberando acetilcolina, que despolariza la fibra muscular. Los potenciales de acción viajan hasta el interior de la fibra muscular a lo largo de los túbulos T, que estimulan la liberación de Ca2+ desde el retículo sarcoplasmático. Los iones de calcio cambian la posición del complejo tropomiosina-troponina sobre los filamentos delgados, lo que expone los sitios de unión de la miosina sobre la actina y permite que prosiga el ciclo de puentes cruzados. Una unidad motora consta de una neurona motora y las fibras musculares que inerva. El reclutamiento de múltiples unidades motoras produce contracciones más fuertes. Una contracción breve es resultado de un solo potencial de acción en una neurona motora. Los potenciales de acción transferidos más rápidamente producen una contracción graduada por sumación. El tétanos es un estado de contracción regular y sostenida producida cuando las neuronas motoras transmiten una ráfaga de potenciales de acción. Las fibras del músculo esquelético se clasifican como oxidativas lentas, oxidativas rápidas o glucolíticas rápidas en función de su velocidad de contracción y la vía principal para producir

▶ Otros tipos de músculos (p. 1072). El músculo cardíaco, que sólo se encuentra en el corazón, se compone de células estriadas que están conectadas eléctricamente por discos intercalados y pueden generar potenciales de acción sin aferencias neurales. En el músculo liso, las contracciones son lentas y pueden ser iniciadas por los músculos propiamente dichos o por la estimulación desde neuronas del sistema nervioso autónomo.

Concepto 49-7

La locomoción requiere energía para superar la fricción y la gravedad

- ➤ Natación (p. 1073). Superar la fricción es un problema importante para los nadadores. La gravedad es menos problemática para los animales nadadores que para los animales que se mueven sobre la tierra o vuelan.
- ▶ Locomoción sobre la tierra (pp. 1073-1074). Caminar, correr, saltar o arrastrarse sobre la tierra exige que un animal se apoye y se mueva en contra de la gravedad.
- Vuelo (p. 1074). El vuelo requiere que las alas desarrollen una elevación suficiente para superar la fuerza descendente de la gravedad.
- Comparación de los costes de la locomoción (p. 1074). Los animales especializados en nadar consumen menos energía por metro recorrido que los animales de tamaño equivalente especializados en volar o correr.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes relaciones entre los receptores sensitivos y su clasificación es *incorrecta*?
 - a. Célula ciliada -mecanorreceptor.
 - b. Huso muscular -mecanorreceptor.
 - c. Receptor gustativo –quimiorreceptor.
 - d. Bastón -receptor electromagnético.
 - e. Receptor olfatorio -receptor electromagnético.
- 2. Algunos tiburones cierran los ojos inmediatamente antes de morder. Aunque no pueden ver a su presa, sus mordeduras dan en el blanco. Los investigadores han observado que los tiburones a menudo dirigen erróneamente sus mordeduras hacia los objetos metálicos y pueden encontrar baterías enterradas debajo de la arena de un acuario. Esta evidencia sugiere que los tiburones seguirán la huella de su presa durante la fracción de segundo previa a la mordedura de la misma forma en que:
 - a. Una serpiente de cascabel encuentra un ratón en su madriguera.
 - b. La mariposa macho del gusano de seda localiza una pareja.
 - c. El murciélago encuentra polillas en la oscuridad.
 - d. El ornitorrinco localiza su presa en un río fangoso.
 - e. El platelminto evita los lugares luminosos.
- **3**. La transducción de las ondas sonoras en potenciales de acción tiene lugar:
 - a. En el interior de la membrana tectoria a medida que es estimulada por las células ciliadas.
 - b. Cuando las células ciliadas se inclinan contra la membrana tectoria, lo que determina que se despolaricen y liberen el neurotransmisor que estimula a las neuronas sensitivas.
 - c. A medida que la membrana basilar se torna más permeable a los iones de sodio y se despolariza, lo que desencadena un potencial de acción en una neurona sensitiva.

- d. Cuando la membrana basilar vibra a diferentes frecuencias en respuesta a un volumen variado de sonidos.
- e. En el interior del oído medio a medida que las vibraciones son amplificadas por el martillo, el yunque y el estribo.
- 4. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre el ojo de los vertebrados es *incorrecta*?
 - a. El humor vítreo regula la cantidad de luz que entra en la pupila.
 - b. La córnea transparente es una extensión de la esclerótica.
 - c. La fóvea es el centro del campo visual y solo contiene conos.
 - d. El músculo ciliar funciona en la acomodación.
 - e. La retina está situada inmediatamente por dentro de la coroides y contiene las células fotorreceptoras.
- 5. Cuando la luz impacta sobre la rodopsina en un bastón, el retinol se disocia de la opsina y se inicia una vía de transducción de señales que:
 - a. Despolariza a las células bipolares vecinas e inicia un potencial de acción en una célula ganglionar.
 - b. Despolariza el bastón y determina que libere el neurotransmisor glutamato, que excita a las células bipolares.
 - c. Hiperpolariza al bastón, que reduce su liberación de glutamato, lo que excita a algunas células bipolares e inhibe a otras.
 - d. Hiperpolariza al bastón, que aumenta su liberación de glutamato, lo que excita a las células amacrinas, pero inhibe a las células horizontales.
 - e. Convierte el cGMP en GMP, que abre los canales del sodio e hiperpolariza a la membrana, lo que determina que la rodopsina se blanquee.
- 6. Tanto las almejas como las langostas tienen un exoesqueleto, pero las langostas tienen una movilidad mucho mayor. ¿Por qué?
 - a. Las almejas tienen sólo músculos aductores que mantienen cerrada la concha, mientras que las langostas tienen tanto músculos abductores como aductores.
 - b. La paramiosina de los músculos de la almeja mantiene los músculos en un estado de contracción de baja energía, mientras que los músculos de las langostas son muy similares a los músculos estriados de los vertebrados.
 - c. Las almejas sólo pueden crecer agregando material al borde externo de la concha, mientras que las langostas mudan y reemplazan repetidas veces su exoesqueleto por uno más grande y más flexible.
 - d. El esqueleto de la langosta se puede contraer activamente, mientras que el esqueleto de la almeja carece de su propio mecanismo contráctil.
 - e. Las langostas tienen un exoesqueleto articulado, que permite el movimiento flexible de los apéndices y las partes del cuerpo en las articulaciones.
- 7. Durante la contracción de las fibras del músculo esquelético de los vertebrados, los iones de calcio:
 - a. Rompen los puentes cruzados al actuar como cofactor en la hidrólisis de ATP.
 - b. Se unen con la troponina, lo que modifica su forma para exponer los sitios de unión a la miosina sobre la actina.
 - c. Transmiten potenciales de acción desde la neurona motora hasta la fibra muscular.
 - d. Propagan los potenciales de acción a través de los túbulos T.
 - e. Restablecen la polarización de la membrana plasmática después de un potencial de acción.
- 8. La tetania es:
 - a. La contracción sostenida parcial de los principales músculos de sostén.

- b. La contracción de tipo todo o nada de una sola fibra muscular.
- c. Una contracción más fuerte resultante de la activación de múltiples unidades motoras.
- d. Una contracción regular y sostenida resultante de la suma de potenciales.
- e. Un estado de fatiga muscular causado por la depleción de ATP y la acumulación de lactato.
- 9. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre las células musculares cardíacas es verdadera?
 - a. Carecen de una disposición ordenada de los filamentos de actina y de miosina.
 - b. Tienen un retículo sarcoplasmático menos extenso y, por tanto, se contraen más lentamente que las células de músculo liso.
 - c. Están conectadas por discos intercalares a través de los cuales se propagan los potenciales de acción a todas las células del corazón.
 - d. Tienen un potencial de reposo más positivo que el umbral de un potencial de acción.
 - e. Solo se contraen cuando son estimuladas por neuronas.
- 10. ¿Cuál de los siguientes cambios se desarrolla cuando se contrae una fibra de músculo esquelético?
 - a. Las bandas A se acortan.
 - b. Las bandas I se retraen.
 - c. Las líneas Z se deslizan y se separan.
 - d. Los filamentos delgados se contraen.
 - e. Los filamentos gruesos se contraen.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

En general, la locomoción sobre la tierra requiere más energía que la locomoción en el agua. Mediante la integración de lo que usted ha aprendido en todos estos capítulos sobre las funciones de los animales, explique algunas de las adaptaciones evolutivas de los mamíferos que sostienen los altos requerimientos energéticos que implica moverse sobre la tierra.

Problemas científicos

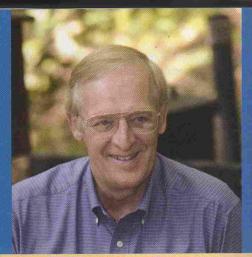
Los músculos esqueléticos suelen fatigarse con considerable rapidez, pero los músculos de la concha de la almeja tienen una proteína denominada paramiosina que les permite sostener la contracción hasta durante un mes. A partir de sus conocimientos sobre el mecanismo celular de la contracción, proponga una hipótesis para explicar el funcionamiento de la paramiosina. ¿Cómo evaluaría su hipótesis experimentalmente?

Ciencia, tecnología y sociedad

Es posible que usted conozca a una persona anciana que ha sufrido la fractura de un hueso (a menudo, una cadera) debido a osteoporosis, una pérdida de la densidad ósea que afecta a muchas mujeres después de la menopausia. Para evitar la osteoporosis, los investigadores recomiendan el ejercicio y una ingesta máxima de calcio cuando una persona tiene entre 10 y 30 años de edad. ¿Es realista esperar que las personas jóvenes se vean como ancianos? ¿Cómo se podría enseñarles a desarrollar buenos hábitos de salud que no podrían beneficiarles antes de los 40 o 50 años?



Ecología



ENTREVISTA CON Gene E. Likens

Si los científicos ganaran medallas y se las pusieran en la chaqueta como los generales de la milicia, el ecologista Gene Likens sería uno de los héroes más condecorados. Sus premios más recientes son la Medalla Nacional de Ciencia de 2001 y el Premio Planeta Azul (Blue Planet Prize) de 2003, que reconoce a la "investigación científica sobresaliente que contribuye a resolver los problemas ambientales". El doctor Likens compartió su último premio con su colaborador de toda la vida, Herbert Bormann, con quien fue pionero en el campo de la "investigación ecológica a largo plazo" en el Hubbard Brook Experimental Forest de White Mountains en New Hampshire. Como presidente y director del Instituto de Estudios del Ecosistema en Nueva York, el doctor Likens dirige un equipo muy numeroso de científicos y educadores, pero regresa a Hubbard Brook todos los veranos para continuar con su investigación sobre la forma en que funcionan los ecosistemas de bosques y acuáticos. Esta entrevista se realizó en uno de los sitios históricos de investigación del Hubbard Brook.

¿Cómo se convirtió Hubbard Brook Experimental Forest en el centro de su investigación relacionada con los ecosistemas?

Cuando ingresé en Dartmouth en 1961 conocí a Herb Bormann, que había concebido la idea de emplear pequeñas cuencas de agua para estudiar los ecosistemas de bosques. Hubbard Brook Experimental Forest era ideal para este tipo de estudios y estaba muy cerca. La situación se convirtió en uno de esos acontecimientos fortuitos en los que todo sale muy bien. Gran parte de mi carrera como científico fue resultado de este tipo de circunstancias, esto es, mantener los ojos, los oídos y la mente abiertos y, cuando surge una oportunidad, tratar de aprovecharla y hacer algo productivo con ella.

¿Por qué Hubbard Brook es tan atractivo como estación de investigación relacionada con el ecosistema?

Desde el principio, nos enfrentamos a la complejidad de este ecosistema e intentamos darle un sentido. Por tanto, comenzamos con el estudio de una pequeña cuenca de agua. Esta idea era muy simple: usamos una analogía médica; consideramos que podíamos medir las propiedades químicas de una muestra de agua, de una manera bastante similar a la de un médico que analiza las propiedades químicas de la sangre, con el fin de evaluar la salud de la cuenca de agua, que, en este caso, representaría al paciente. Nuestra intención fue determinar todos los estímulos que recibía el sistema, como, por ejemplo, las precipitaciones, y todos los resultados producidos, como el agua que drenaba del sistema, para tratar de comprender el estado de salud del paciente. En cada cuenca de agua encontramos un sitio en que el lecho rocoso estaba cerca de la superficie, donde construimos un centro de medición, también denominado "presa". Toda el agua proveniente de la colina debía atravesar la presa, de manera que se podía medir la cantidad y la composición química del agua con gran precisión durante todo el año.

Hace cuarenta y dos años que realiza estos estudios en Hubbard Brook. Debe ser difícil conseguir los fondos para mantener la investigación durante tanto tiempo.

Nuestros patrocinadores prefieren que resolvamos problemas a corto plazo que requieren información de períodos prolongados. Por ejemplo, era necesario obtener datos de Hubbard existencia de lluvia ácida y también para proporcionar las bases para obtener mediciones correspondientes a plazos más breves y establecer si el problema de la lluvia ácida empeoraba o mejoraba. La investigación ecológica a largo plazo se ha convertido en un sello distintivo de los estudios de Hubbard Brook.

¿Qué impacto público provocaron las evidencias a favor de la existencia de la lluvia ácida en **Hubbard Brook Forest?**

Aunque los científicos suecos también habían evaluado la lluvia ácida, nuestra investigación fue la primera que documentó este acontecimiento en los Estados Unidos. Cuando publicamos nuestro primer artículo en 1972, los medios de comunicación lo comentaron bastante. Las evidencias que indicaban que existía un problema con la lluvia representaban un asunto importante con el que el público en general se pudo vincular. Los datos a largo plazo obtenidos en Hubbard Brook dificultaban la negación de esta realidad y creo que sería justo decir que la calidad de estos datos contribuyó a la creación de las enmiendas de 1990 en el Acta de Aire Limpio que abordó la conexión entre la lluvia ácida y la combustión de los combustibles fósiles.

Hubbard Brook también es famoso por los experimentos relacionados con los efectos de la tala de los bosques. ¿Cómo se realizan estos experimentos a gran escala y cuáles fueron los resultados principales?

Un ejemplo de esta manipulación experimental consistió en talar todos los árboles en una de las cuencas de agua y dejarlos donde cayeran. Luego usamos herbicidas para impedir que vuelvan a crecer durante tres años. A continuación, comparamos los datos de este experimento con los de una referencia no alterada. Esperábamos que drenara más agua de la cuenca experimental y el estudio permitió confirmar nuestra hipótesis. Lo que no esperábamos era que las propiedades químicas del agua cambiaran tanto. Por ejemplo, las concentraciones de nitrato en el agua aumentaron hasta un nivel que superaba los estándares de salud pública para el consumo. La tala de los Brook durante mucho tiempo para determinar la arboles alteró mucho el reciclado de nitrógeno en 👔 la tierra y el nitrato acumulado se desplazó junto con el agua. La velocidad de pérdida de nitrato se redujo después del segundo año, pero la concentración de algunos nutrientes de la tierra, como, por ejemplo, el calcio, no se normalizó ni tampoco se recuperaron los patrones que existían antes de que cortáramos los árboles en 1965.

> ¿Cómo se relacionan estos experimentos de tala de árboles con los aspectos relacionados con el manejo del bosque?

La investigación tiene una importancia fundamental para comprender la manera en que funciona este tipo de ecosistemas, pero los medios de comunicación populares recogieron la historia en relación con la controversia sobre la tala de árboles. En función de nuestra información a

largo plazo, en nuestro artículo publicado en Science en 1978 propusimos que se podían talar árboles en estos tipos de bosques si se respetaban algunas pautas específicas. La tala de árboles no debía realizarse en pendientes muy empinadas ni en regiones muy extensas y era evidente que debía protegerse el canal de drenaje del agua. Pero lo más importante era que cada sector no debía talarse con demasiada frecuencia. Si un bosque se sometía a cultivos con demasiada frecuencia, el sistema perdía nutrientes esenciales. Esto funciona como un jardín; si se extraen elementos en forma continua y no se reponen, la tierra pierde sus nutrientes. El Forest Service adoptó un programa de rotación cada 100 años (un sector específico del bosque puede talarse solo una vez cada 100 años) y estamos muy orgullosos de esta política. El protocolo de manejo del bosque se basa en la ciencia.

¿Qué proyectos de investigación que se realizan en la actualidad en Hubbard Brook tienen más probabilidades de captar la atención de la comunidad ecologista y del público en general?

Richard Holmes y sus colaboradores realizaron estudios muy meticulosos sobre poblaciones de aves en el Dartmouth College. Creo que uno de sus hallazgos más valiosos es que la cantidad total de especies que se encuentran en el bosque en la actualidad representa alrededor de una tercera parte de las que existían en 1969. En realidad, algunas especies aumentaron su número, mientras que otras casi desaparecieron de estos ambientes. Los investigadores contemporáneos centran su investigación en la forma que la depredación, la disponibilidad de alimentos y otros factores pueden afectar a las poblaciones de aves. Otro proyecto que me parece bastante beneficioso se desarrolla en un pequeño lago muy pintoresco en la parte inferior de este valle, denominado Mirror Lake. Uno de los procesos que inicié al empezar a trabajar aquí, alrededor de 1965, fue registrar el período de tiempo que

el hielo cubría el lago. La cobertura de hielo se relaciona con la concentración total de calor que recibe el lago, de manera que indica los cambios en la temperatura y el clima. Por tanto, como se podría esperar, el período de cobertura de hielo es muy variable a corto plazo porque el clima varía de un año a otro. Sin embargo, los datos a largo plazo muestran una disminución estadísticamente significativa del período de cobertura con hielo de alrededor de 19 días en comparación con el período en la década de 1960. Ésta es una evidencia clara del calentamiento global.

Junto con su trabajo en Hubbard Brook, es presidente y director del Instituto de Estudios de ecosistemas (IES). ¿Qué le motivó hace 20 años a dejar un puesto prestigioso en Cornell por el desafío de dirigir un instituto para la investigación y la educación sin fines de lucro?

Mis colegas me han formulado la misma pregunta muchas veces y algunos creen que estoy loco. La descripción del empleo en el IES explicaba básicamente que podía hacer todo lo que quisiera mientras lo hiciera bien. Eso me gustó mucho. Soy el director fundador del IES y estoy muy orgulloso del modo en que el Instituto creó una reputación internacional tan importante. Tenemos un personal científico sobresaliente que a menudo trabaja de manera cooperativa en proyectos que oscilan desde la existencia del mejilión cebra invasor (*Dreissena polymorpha*) en el río Hudson hasta la ecología de enfermedades infecciosas, como, por ejemplo, la enfermedad de Lyme.

¿Qué atracción encuentra en la investigación multidisciplinaria en equipo que dirige en el IES?

Muchos cerebros suelen poder lograr avances más rápidos y mejores que uno solo. La única forma de realizar proyectos científicos grandes en la actualidad es a través de equipos, en particular, en los campos que destacan la biocomplejidad. Sin embargo, este tipo de ciencia cooperativa requiere confianza en los colegas. Creo que debemos ofrecer mejor formación a los graduados para prepararlos para trabajar en equipos de investigación.

Con respecto al entrenamiento, el IES complementa su misión científica con programas educativos. ¿Existen oportunidades para los estudiantes?

Tenemos un programa de NSF Research Experiences for Undergraduates (REU). Todos los veranos se seleccionan entre 10 y 12 estudiantes que, además de participar en investigación, aprenden a redactar artículos científicos y a buscar empleo y desarrollan temas sobre ética científica. Dos de los estudiantes elegidos este año desarrollan su investigación en Hubbard Brook y el resto del grupo vendrá de visita la próxima semana.

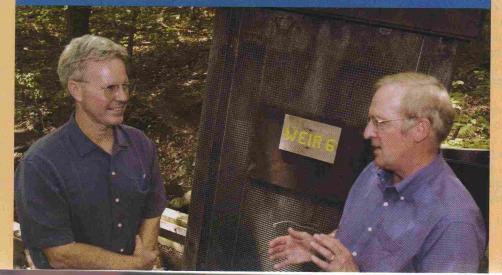
¿Qué parte de su educación, formal o de otro tipo, le hizo interesarse tanto por la naturaleza?

Me crié en una pequeña granja en Indiana y durante mi primera infancia vivía descalzo, paseando por los bosques y, en particular, alrededor de los lagos. Cuando fui al colegio pensaba convertirme en maestro de escuela y entrenador de béisbol. Sin embargo, tenía un profesor que insistía en que fuera a la universidad. Entonces, para liberarme de su presión, solicité ingresar en el colegio preuniversitario y fui a la Universidad de Wisconsin, donde estudié sistemas de lagos. Éste fue otro suceso casual maravilloso que se presentó en mi vida.

¿Cómo afectaron los 42 años de experiencia en Hubbard Brook a su visión de la naturaleza?

Hubbard Brook me proporcionó temas interesantes para investigar. Cuando ingresé era un niño ingenuo criado en una granja. Aquí aprendí a usar técnicas muy sofisticadas para resolver problemas relacionados con este sistema complejo e intenté ayudar a las personas a comprender la razón por la cual es importante proteger la complejidad de los ecosistemas naturales. Es necesario proteger la naturaleza porque aporta el sistema de soporte vital básico: aire limpio, agua limpia, tierra limpia y alimentos. Si se les da una oportunidad, estos ecosistemas podrán proporcionar el soporte vital que necesitamos. Este aprendizaje en Hubbard Brook cambió mi vida. Y ¿puede creer que alguien me pague por trabajar en un lugar tan maravilloso?

Gran parte de mi carrera como científico fue resultado de este tipo de circunstancias, esto es, mantener los ojos, los oídos y la mente abiertos y cuando surge una oportunidad, tratar de aprovecharla y hacer algo productivo con ella.



Introducción a la ecología y a la biosfera



▲ Fig. 50-1. Riqueza de la biosfera evidente en una selva de Panamá.

Conceptos clave

- 50-1 La ecología es el estudio de las interacciones entre los organismos y el ambiente
- 50-2 Las interacciones entre los organismos y el ambiente limitan la distribución de las especies
- **50-3** Los factores bióticos y abióticos inciden sobre la estructura y la dinámica de los biomas acuáticos
- 50-4 El clima determina en gran medida la distribución y la estructura de los biomas terrestres

Panorama general

Campo de aplicación de la ecología

os organismos son sistemas abiertos que interactúan de forma continua con su ambiente, un tema que ya ha surgido en muchas ocasiones en este libro. El estudio científico de las interacciones entre los organismos y el ambiente se denomina ecología (del griego oikos, casa, y logos, estudio). Estas interacciones determinan tanto la distribución de los organismos como su abundancia, lo que implica tres preguntas que los ecologistas suelen formular en relación con los organismos: ¿dónde viven?, ¿por qué viven en ese sitio? y ¿cuántos hay? Los ecologistas también evalúan la forma en que las interacciones entre los organismos y el ambiente afectan a ciertos fenómenos, como, por ejemplo, la cantidad de especies que viven en un área determinada, el reciclado de nutrientes en un bosque o en un lago y el crecimiento de las poblaciones.

Debido a su amplia esfera de acción, la ecología es un área de la biología muy compleja e interesante, como también una de las de mayor importancia. La ecología revela la riqueza de la biosfera -que abarca todas las zonas de la Tierra habitadas por seres vivos- y puede proporcionar los conceptos básicos que contribuyen a conservar y mantener esta riqueza, que, en la actualidad, se ve más amenazada por la actividad humana que en épocas anteriores. La riqueza de la biosfera se evidencia, sobre todo, en las selvas tropicales, como, por ejemplo, en la selva de Panamá, donde vive el escarabajo hércules (Dynastes hercules) que se observa en la figura 50-1. Las selvas tropicales terrestres albergan varios millones de especies, incluyendo entre 5 y 30 millones de especies de insectos, arañas y otros artrópodos que todavía no se han descrito. De hecho, cada sector de la biosfera está habitado por múltiples formas de vida, la mayoría de las cuales son desconocidas para la ciencia, en especial, las microbianas. Este capítulo presenta la ciencia de la ecología y describe algunos de los factores, tanto vivientes como no vivientes, que afectan a la distribución de los organismos. Además, se describen los tipos principales de ambientes acuáticos y terrestres donde viven los organismos y donde van los ecologistas para estudiarlos.

Concepto 50-1



La ecología es el estudio de las interacciones entre los organismos y el ambiente

Los seres humanos siempre se interesaron por la distribución y la abundancia de otros organismos. Como cazadores y recolectores, los individuos prehistóricos tuvieron que conocer los sitios donde podían hallar gran cantidad de presas para cazar y plantas comestibles. Con el desarrollo de la agricultura y la domesticación de los animales, las personas obtuvieron más conocimientos sobre la forma en que el ambiente afecta a la proliferación, la supervivencia y la reproducción de las plantas y los animales. Más adelante, diversos naturalistas, desde Aristóteles hasta Darwin, observaron y describieron a los organismos en sus ambientes naturales y registraron estas observaciones de manera sistemática. Puesto que el procedimiento descriptivo todavía puede ofrecer información muy interesante a la ciencia del descubrimiento (véase cap. 1), las ciencias naturales siguen siendo un componente fundamental de la ecología.

Además de su larga historia como ciencia descriptiva, la ecología también es una ciencia experimental. Pese a las dificultades para desarrollar experimentos en ambientes naturales, los ecologistas suelen evaluar sus hipótesis en este tipo de ambientes. La investigación de larga duración realizada por Gene Likens y sus colaboradores en Hubbard Brook Experimental Forest representa un ejemplo (véase la entrevista en las páginas 1078-1079). Otros ejemplos de estudios de campo son aquellos en los que los investigadores determinan el impacto de la acción de los herbívoros (que se alimentan de plantas) sobre la diversidad de especies de plantas por medio de la comparación de escenarios abiertos de control con sistemas cerrados experimentales diseñados para evitar ciertas especies de herbívoros. Quizá debido a que la ecología evalúa sistemas complejos que desafían a la capacidad de los científicos para obtener resultados uniformes, los ecologistas han sido innovadores en las áreas de diseño experimental y de aplicación de deducciones estadísticas. En esta unidad se presentan muchos ejemplos de experimentos ecológicos.

Ecología y biología evolutiva

La ecología y la biología evolutiva son ciencias muy relacionadas entre sí. La gran cantidad de observaciones realizadas por Darwin sobre la distribución de los organismos y sus adaptaciones a ambientes específicos le llevaron a proponer que los factores ambientales que interactuaban con la variación dentro de las poblaciones podían producir cambios evolutivos (véase cap. 22). En la actualidad hay muchas evidencias que indican que los acontecimientos que se producen en un marco de tiempo ecológico (minutos, meses y años) se traducen en efectos en una escala más prolongada de tiempo evolutivo (décadas, siglos, milenios). Por ejemplo, los halcones que se alimentan de ratones ejercen un impacto inmediato sobre la población de presas, al matar a ciertos individuos y, de esta manera, reducir el tamaño de la población (efecto ecológico) y alterar los genes (efecto evolutivo). Un efecto evolutivo a largo plazo de esta interacción entre los depredadores y las presas podría ser la selección de ratones con pelajes de color que les permita camuflarse.

Los organismos y el ambiente

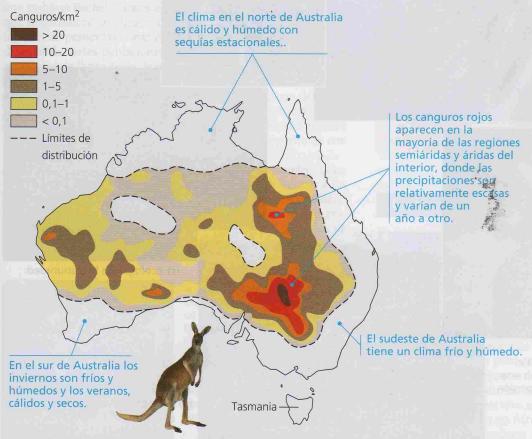
El ambiente donde vive un organismo abarca componentes abióticos o no vivientes –factores químicos y físicos, como la temperatura, la luz, el agua y los nutrientes– y bióticos o vivientes: todos los organismos (biota) que forman parte del ambiente donde se encuentra el individuo. Otros organismos pueden competir con un individuo por los alimentos y otros recursos, convertirlo en su presa, parasitarlo, proporcionarle alimentos o cambiar las características físicas y químicas de su ambiente.

El tema de la influencia relativa de los diversos componentes ambientales, tanto abióticos como bióticos, suele ser el núcleo central de los estudios ecológicos. Por ejemplo, en la **figura 50-2** se muestra la distribución geográfica del canguro rojo en Australia y se ilustra el fundamento de dos aspectos ecológicos comunes: ¿qué factores ambientales limitan el ambiente geográfico o la *distribución* de una especie como el canguro rojo? y ¿qué factores determinan su *abundancia*? En la figura 50-2 se presentan algunos de los factores climáticos que los ecologistas podrían considerar en el caso

de los canguros rojos. Se debe señalar que los canguros rojos no viven en la periferia de Australia, donde el clima varía de húmedo a muy húmedo. También cabe destacar que los canguros rojos son más abundantes en unas pocas áreas, sombreadas en color marrón oscuro y naranja, donde el clima es más seco y más variable de un año a otro. Cerca de los extremos de su distribución geográfica, donde el clima es más húmedo que en el interior y el mapa está sombreado de color marrón claro, los canguros rojos escasean.

Estos patrones sugieren que un factor abiótico, como la cantidad y la variabilidad de las precipitaciones, influye en la distribución de los canguros rojos en Australia. Sin embargo, ¿solo los factores abióticos afectan a la distribución de los canguros rojos? Es probable que el clima influya en las poblaciones de estos animales de manera indirecta, a través de factores bióticos, como, por ejemplo, patógenos, parásitos, competidores, depredadores y disponibilidad de alimentos. Por ejemplo, ¿albergan las regiones más húmedas patógenos y parásitos letales para los canguros rojos? Por lo general, los ecologistas deben con-

1081



▲ Fig. 50-2. Distribución y abundancia del canguro rojo en Australia, con base en observaciones aéreas.

siderar muchos factores e hipótesis alternativas cuando intentan explicar patrones de distribución y de abundancia.

Subcampos de la ecología

La ecología puede dividirse en áreas de estudio que van desde la ecología de los organismos individuales hasta la dinámica de los ecosistemas y los paisajes **(fig. 50-3)**. Aunque cada uno de estos subcampos tiene ciertos términos y aspectos científicos específicos, los estudios ecológicos modernos cruzan los límites entre estas áreas tradicionalmente separadas.

La ecología de organismos puede subdividirse en ecología fisiológica, ecología evolutiva y ecología conductual y se ocupa de la forma en que la estructura, la fisiología y la conducta (en los animales) de los organismos se enfrentan a los desafíos del medio ambiente.

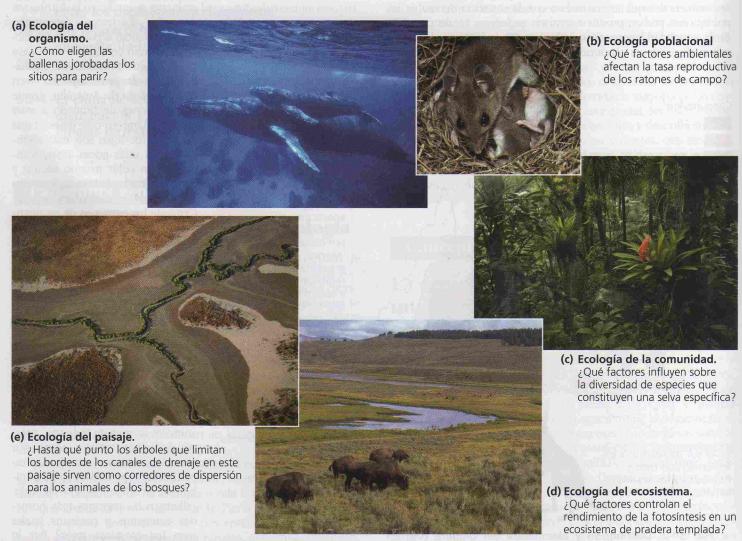
Una **población** es un conjunto de individuos de la misma especie que viven en un área geográfica determinada. La **ecología poblacional** se dedica, principalmente, a los factores que afectan a la cantidad de individuos de una determinada especie que viven en un área concreta.

Una **comunidad** está compuesta por todos los organismos de todas las especies que habitan en un área determinada, es decir,

la agrupación de poblaciones de muchas especies diferentes. Por tanto, la **ecología de la comunidad** trata el conjunto completo de especies que interactúan en una comunidad. Esta área de investigación se centra en la manera en que algunas interacciones, como la depredación, la competencia y la enfermedad, y algunos factores abióticos, como los disturbios, comprometen la estructura y la organización de la comunidad.

Un ecosistema está compuesto por todos los factores abióticos junto con la comunidad completa de especies que viven en una zona determinada. Un ecosistema —por ejemplo, un lago—puede albergar muchas comunidades distintas. En la ecología del ecosistema, el énfasis se pone en el flujo de energía y en el reciclado de sustancias químicas entre los diversos componentes bióticos y abióticos.

La ecología del paisaje se ocupa de los conjuntos de ecosistemas –se observan dos ejemplos en una hilera de árboles ubicada junto a la ribera de un río que atraviesa una llanura con escasa vegetación o los parches de arrecifes de coral rodeados de fanerógamas marinas– y la manera en que están organizados en una región geográfica. Todos los paisajes terrestres o marinos están compuestos de por un mosaico de diferentes tipos de "parches", una característica ambiental que los ecologistas denominan distribución en mosaico (en parches). La investigación sobre la



▲ Fig. 50-3. Ejemplos de preguntas en diferentes subcampos de la ecología.

ecología de los paisajes se dedica, sobre todo, a los factores que controlan los intercambios de energía, materia y organismos entre los parches de ecosistemas que constituyen el paisaje terrestre o marino.

La **biosfera** es el ecosistema global, es decir, la suma de todos los ecosistemas del planeta. Este área más amplia de la ecología engloba la porción de la Tierra habitada por seres vivos: la atmósfera hasta una altitud de varios kilómetros, la tierra que desciende e incluye rocas subacuáticas, por lo menos, a 3 kilómetros por debajo del nivel del mar, lagos y manantiales, cuevas y océanos hasta profundidades de varios kilómetros. Un ejemplo de investigación relacionada con la biosfera es el análisis de la forma en que los cambios en la concentración atmosférica de CO₂ pueden afectar al clima de la Tierra y, en definitiva, a toda la vida.

Ecología y aspectos ambientales

Debido a que el término ecología se emplea de manera errónea con tanta frecuencia en el lenguaje popular, para definir los problemas ambientales, es importante aclarar la diferencia entre ecología y ambientalismo (que impulsa la protección o la conservación del ambiente natural). Para abordar los problemas ambientales debemos entender las relaciones, a menudo complicadas y délicadas, que existen entre los organismos y el ambiente. La ciencia de la ecología proporciona las bases para esta comprensión. Si, por ejemplo, se sabe que el fosfato promueve el crecimiento de las algas en los lagos, se debe decidir la limitación del uso de fertilizantes ricos en fosfato en las áreas que rodean a los lagos para evitar que se acumulen demasiadas algas.

Gran parte de los conocimientos actuales sobre temas ambientales con que cuenta la sociedad provienen del libro *Silent Spring* que publicó Rachel Carson en 1962 **(fig. 50-4)**. En este libro, que se considera un clásico, Carson advirtió que el uso indiscriminado de pesticidas como el DDT producía la disminución no deseada de varias poblaciones de organismos no dañinos. En la actualidad, la lluvia ácida, la inanición localizada en ciertas áreas, agravada por el uso erróneo de la tierra y por el crecimiento de la población, la contaminación de la tierra y el agua con desechos tóxicos y la lista creciente de especies extintas o en vías de extinción, debido a la destrucción de sus ambientes, son solo algunos de los problemas que amenazan al hogar que compartimos con millones de otras formas de vida.

Muchos ecologistas influyentes, como, por ejemplo, Gene Likens, reconocen que tienen la responsabilidad de educar a los legisladores y al público, en general, para que conozcan las decisiones que afectan al ambiente. Una parte importante de esta responsabilidad consiste en comunicar la complejidad científica de



◀ Fig. 50-4. Rachel Carson. En Silent Spring, un libro fundamental para el movimiento ambientalista moderno, Carson ofreció un mensaje amplio: "El 'control de la naturaleza' es una frase concebida en la arrogancia, procedente de la biología y la filosofía de la edad de Neanderthal, cuando se suponía que la naturaleza servía para la conveniencia del hombre".

los problemas ambientales. Los políticos y los abogados suelen buscar respuestas definitivas para este tipo de preguntas ambientales, como, por ejemplo, la cantidad de bosque antiguo que se requiere para "salvar" al búho manchado. Aunque los estudios ecológicos pueden proporcionar información de los ambientes, las respuestas a este tipo de cuestiones suelen abarcar otras preguntas: ¿cuántas lechuzas se deben salvar?, ¿qué grado de urgencia se asocia con su protección?, ¿cuánto tiempo pueden sobrevivir en la región de bosque con que cuentan? Los ecologistas pueden contribuir a obtener respuestas a estas preguntas para que el público y los legisladores puedan tomar decisiones informadas sobre los aspectos ambientales.

Aunque la información ecológica de que se dispone siempre es incompleta, las decisiones no pueden esperar hasta que se conozcan todas las respuestas. Pero, con lo que se sabe sobre las interconexiones existentes en la biosfera, es probable que sea sensato respetar el **principio precautorio**, que puede expresarse simplemente como "más vale prevenir que curar". Aldo Leopold, el famoso conservacionista de vida silvestre, expresó este principio de una forma muy adecuada en su frase: "El mantenimiento de todas las partes es la primera precaución que se debe tomar para conseguir una reparación inteligente".

Evaluación de conceptos

50-1

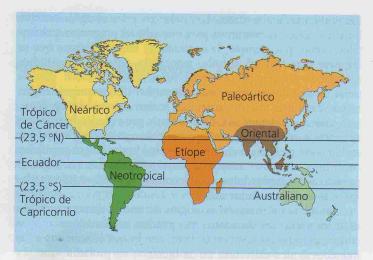
- 1. Diferencie los términos ecología y ambientalismo. ¿Cómo se relaciona la ecología con el ambientalismo?
- 2. ¿De qué modo puede un suceso que se produce en una escala de tiempo ecológica afectar a los sucesos que se desarrollan en una escala de tiempo evolutiva?
- 3. ¿Dentro de qué áreas de la ecología actúa directamente cada uno de los siguientes ecologistas?: a) uno que estudia la distribución y la abundancia de canguros rojos en Australia, b) uno que evalúa cambios por los cuales ciertas especies de plantas abundan más en un bosque después de un incendio.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 50-2

Las interacciones entre los organismos y el ambiente limitan la distribución de las especies

En el capítulo 22 se comentó el tema de la *biogeografia*, que es el estudio de la distribución pasada y presente de las especies en el contexto de la teoría de la evolución. Hace tiempo, los ecologistas reconocieron patrones globales y regionales en la distribución de los organismos dentro de la biosfera. Los canguros viven en Australia, pero no en los Estados Unidos, mientras que el antílope americano vive en el oeste de los Estados Unidos, pero no en Europa ni en África. Hace más de un siglo, Darwin, Wallace y otros naturalistas comenzaron a identificar patrones amplios de distribución por medio de la delimitación de regiones biogeográficas (fig. 50-5). En la actualidad, estas regiones



▲ Fig. 50-5. Regiones biogeográficas. Los desplazamientos continentales y las barreras, como los desiertos y los límites montañosos, contribuyen al desarrollo de la flora y la fauna características de las regiones biogeográficas principales de la Tierra. Las zonas no están delimitadas en forma estricta sino que se superponen en sectores donde coexisten especies procedentes de regiones adyacentes.

biogeográficas se asocian con patrones de desplazamiento que se produjeron después de la ruptura del supercontinente Pangea (véase cap. 26).

La biogeografía proporciona un buen punto de partida para comprender los límites de la distribución geográfica de una especie. Con el fin de comprender la forma en que los ecologistas pueden obtener estos conocimientos, se desarrollará la serie de preguntas que se presenta en el algoritmo de la **figura 50-6**.

Dispersión y distribución

Los movimientos de los individuos desde centros con gran densidad de población o desde su área de origen, denominado dispersión, contribuyen a la distribución global de los organismos. Por ejemplo, ¿por qué no hay canguros en los Estados Unidos? Un biogeógrafo podría proponer esta simple hipótesis:

no pudieron llegar allí porque había una barrera que impidió su dispersión; el área fue inaccesible para los canguros desde su aparición en la Tierra. Sin embargo, aunque los canguros terrestres no llegaron a los Estados Unidos por sus propios medios, algunos otros organismos adaptados para la dispersión a través de distancias prolongadas, como, por ejemplo, algunas aves, lograron superar estas barreras. La dispersión de los organismos es crucial para entender tanto el aislamiento geográfico durante la evolución (véase cap. 24) como los patrones amplios de distribución geográfica de las especies.

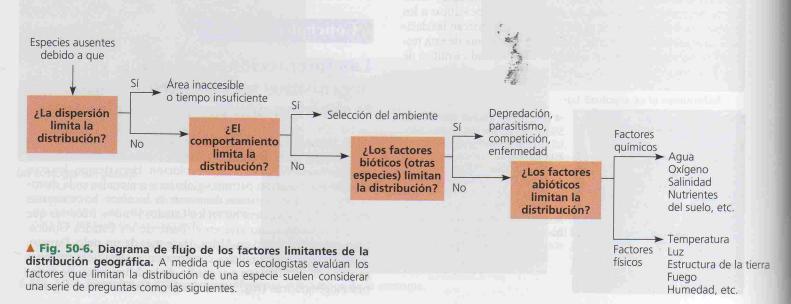
Expansiones de los límites naturales

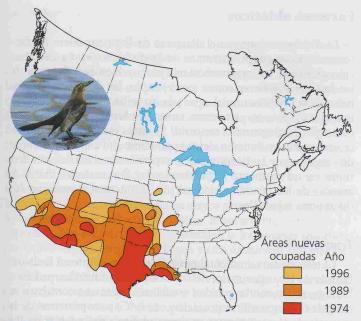
El papel de la dispersión se demuestra cuando los organismos amplían sus límites naturales al introducirse en áreas donde no habían vivido antes. Por ejemplo, Bubulcus ibis (nombre común garza bueyera) (véase fig. 53-10), una especie distribuida ampliamente en África, Eurasia y Australia, no se encontraba en América hace 200 años. Pero a finales de la década de 1800, algunas de estas poderosas aves voladoras lograron atravesar el Océano Atlántico y colonizar la región nordeste de América del Sur. Desde este sitio, las aves gradualmente se diseminaron hacia el norte a través de América Central e ingresaron en América del Norte hasta llegar a Florida en la década de 1950. Desde entonces se distribuyeron ampliamente y en la actualidad cuentan con poblaciones en zonas tan occidentales como la costa del Pacífico y tan hacia el norte como la región del sur de Canadá. El grajo de cola grande, un ave grande y llamativa relacionada con los mirlos y las oropéndolas, es otra especie que expandió sus límites naturales con el paso del tiempo y se desplazó hacia el norte desde la costa del Golfo de México y el Valle de Río Grande (fig. 50-7).

Las expansiones de los límites naturales muestran con claridad la influencia de la dispersión sobre la distribución, pero, pocas veces, es posible observar este tipo de dispersión. Como consecuencia, los ecologistas a menudo desarrollan métodos experimentales para comprender mejor la función de la dispersión en la limitación de la distribución de las especies.

Trasplantes de especies

Una manera directa de determinar si la dispersión es un factor esencial en la limitación de la distribución consiste en





▲ Fig. 50-7. Diseminación de crías de poblaciones de grajos de cola grande en los Estados Unidos entre 1974 y 1996. El grajo expandió su área reproductiva en forma notable en solo 22 años.

observar los resultados de los trasplantes intencionales o accidentales de una especie hacia zonas donde no se hallaba con anterioridad. Para considerar que un trasplante es eficaz, algunos de los organismos no solo deben sobrevivir en el área nueva sino que además deben reproducirse en esta región. Por tanto, el éxito de un trasplante no puede determinarse hasta después de haber terminado, por lo menos, un ciclo de vida. Si un trasplante tiene éxito, se puede llegar a la conclusión de que el límite potencial de la especie es mayor que su límite real; en otras palabras, la especie podría vivir en ciertas áreas donde no habita en la actualidad.

Las especies introducidas en zonas geográficas nuevas suelen alterar las comunidades y los ecosistemas de esa zona y, por lo general, se diseminan bastante más allá del área donde estaban inicialmente (véase cap. 55). En consecuencia, los ecologistas no suelen realizar experimentos de trasplante en la actualidad; en cambio, documentan los resultados obtenidos cuando una especie se trasplanta con otros fines, como, por ejemplo, para introducir animales para la caza o para la pesca deportiva o cuando se trasplanta una especie de manera accidental.

Conducta y selección del hábitat

Como se demuestra en los experimentos de trasplante, algunos organismos no ocupan todo su límite potencial, incluso aunque sean capaces de dispersarse hacia esas áreas no ocupadas. Para proseguir con la serie de preguntas de la figura 50-6, ¿desempeña la conducta un papel en la limitación de la distribución en estos casos? Cuando los individuos parecen evitar ciertos hábitats, incluso aunque sean adecuados para ellos, su distribución puede verse limitada por la conducta de selección del hábitat. Aunque la selección del hábitat se aplica generalmente a los animales, las plantas también pueden elegir sus ambientes —por ejemplo, por medio de la producción de semillas que germinan solo en condiciones ambientales determina-

das- pese a que las plantas no pueden moverse una vez que produjeron raíces.

Aunque la selección de los ambientes es uno de los procesos ecológicos menos conocidos, algunos tipos se han evaluado en forma meticulosa, como, por ejemplo, la selección de hábitat desarrollada por varias especies de insectos. Los insectos hembra suelen poner sus huevos solo en respuesta a un conjunto de estímulos muy limitado, lo que podría restringir la distribución de los insectos a ciertas especies de plantas huésped. Por ejemplo, las larvas de los barrenillos del maíz europeos se pueden alimentar de una amplia variedad de plantas, pero se desarrollan en forma casi exclusiva en el maíz porque las hembras que ponen los huevos se sienten atraídas por los olores producidos por esta planta. También cabe considerar la ecología de los mosquitos anofeles. Estos insectos son portadores de enfermedades, por lo que se han evaluado extensivamente con el fin de erradicar el paludismo de las áreas tropicales. Cada especie suele asociarse con un tipo de hábitat específico. Es sorprendente que grandes áreas de hábitat tropical, en apariencia adecuado, estén completamente libres de mosquitos peligrosos. La selección del hábitat a través del sitio donde los mosquitos hembra depositan los huevos parece limitar su distribución.

Podría parecer que un mosquito tropical es deficiente porque no pone sus huevos en arrozales apropiados. Pero esta conducta solo puede reflejar el hecho de que los arrozales son un ambiente evolutivo reciente y que el mosquito no está adaptado a él. La adaptación no es instantánea y la evolución no produce organismos adaptados a todos los ambientes a la perfección (véase cap. 23).

Factores bióticos

Si la conducta no limita la distribución de una especie, la siguiente pregunta es si los factores bióticos, esto es, otras especies, son las responsables de la limitación. En muchos casos, una especie no puede completar su ciclo de vida si se traslada a una zona nueva. Esta incapacidad de sobrevivir y reproducirse puede deberse a interacciones negativas con otros organismos en forma de depredación, parasitismo, enfermedad o competición. Tanto la supervivencia como la reproducción pueden restringirse debido a la ausencia de otras especies de las que dependen las especies trasplantadas. Por ejemplo, la falta de una especie polinizadora específica podría impedir la reproducción de una planta trasplantada, aunque esta dependencia específica es poco frecuente. Los ejemplos más comunes de limitación biótica sobre la distribución geográfica incluyen a los depredadores (organismos que matan a sus presas) y a herbívoros (organismos que comen plantas o algas). En términos simples, los organismos que comen pueden limitar la distribución de los organismos comidos por ellos.

A continuación examinaremos un caso específico de un herbívoro que limita la distribución de una especie comestible. En ciertos ecosistemas marinos suele observarse una relación inversa entre la abundancia de erizos de mar y de algas marinas (algas marinas gigantes, como las kelp). Donde hay gran cantidad de erizos de mar que se alimentan de algas marinas y de otras algas no se establecen colonias importantes de estas plantas. Esto implica que la distribución local de las algas marinas parece estar limitada por los erizos de mar. Esta clase de interacción puede evaluarse por medio de experimentos de "eliminación y agregación". En estudios realizados cerca de Sydney, Australia, W. J. Fletcher de la University of Sydney evaluó la hipótesis que establecía que los erizos de mar eran un factor biótico limitante para

la distribución de las algas marinas. Fletcher consideró que si esta hipótesis era correcta, las algas marinas deberían invadir un área en la que hubiera disminuido la cantidad de erizos de mar. En cambio, si se agregaban erizos a un área rica en algas marinas, las algas debían disminuir. Una complicación de este estudio es que suele haber muchos otros herbívoros además de los erizos de mar en los ambientes donde pueden proliferar las algas marinas; esto implica que Fletcher debía realizar una serie de manipulaciones en sus experimentos de campo para aislar la influencia de los erizos de mar sobre las algas marinas en su área de estudio (fig. 50-8).

Además de la depredación y la alimentación de los herbívoros, la presencia de recursos alimenticios, parásitos, enfermedades y organismos competidores o su ausencia pueden actuar como limitaciones bióticas para la distribución de las especies. Lamentablemente, algunos de los casos más importantes de limitación se produjeron cuando los seres humanos introdujeron (de forma accidental o intencionada) depredadores exóticos o enfermedades en áreas nuevas que eliminaron a las especies nativas. Se pueden hallar ejemplos de este tipo de impactos en el capítulo 55, que trata sobre ecología conservacionista.

Factores abióticos

La última pregunta en el diagrama de flujo considera los factores abióticos como limitantes de la distribución. La distribución global de los organismos refleja muy bien la influencia de los factores abióticos, como, por ejemplo, las diferencias regionales en la temperatura, el agua y la luz solar. Debemos recordar que el ambiente se caracteriza tanto por heterogeneidad espacial como por heterogeneidad temporal. En otras palabras, el ambiente varía tanto en función del tiempo como del espacio. Aunque dos regiones de la Tierra pueden experimentar condiciones distintas en un momento determinado, las fluctuaciones diarias y anuales de los factores abióticos pueden atenuar o acentuar las diferencias regionales.

Temperatura

La temperatura ambiental es un factor importante en la distribución de los organismos, debido a su efecto sobre los procesos biológicos. Las células pueden estallar si el agua que contienen se congela (a temperaturas por debajo de 0 °C) y las proteínas de la mayoría de los organismos se desnaturalizan por encima de los

45 °C. Además, pocos organismos pueden mantener un metabolismo activo cuando la temperatura es muy alta o muy baja. Algunas adaptaciones permiten que algunos organismos, como, por ejemplo, los procariontes termófilos (véase cap. 27), vivan a pesar de que la temperatura no se encuentra dentro de los límites aceptables para otros seres vivos.

La temperatura interna de un organismo depende del intercambio de calor con su medio ambiente y la mayoría de los organismos no pueden mantener la temperatura de los tejidos más de unos pocos grados por encima o por debajo de la temperatura ambiental (véase cap. 40). Como endotermos, los mamíferos y las aves son las excepciones principales, pero incluso las especies endotérmicas funcionan mejor dentro de intervalos de temperatura ambiental bastante estrechos.

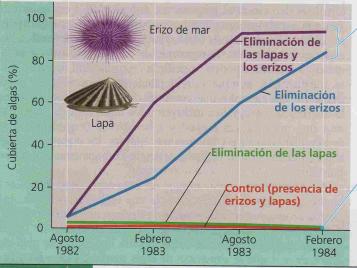
odma mi no

Figura 50-8

Investigación ¿La alimentación de los erizos de mar y de las lapas afecta a la distribución de las algas marinas?

W. J. Fletcher evaluó los efectos de la presencia de dos animales que se alimentan de algas, los erizos de mar y las lapas, sobre la abundancia de algas marinas cerca de Sydney, Australia. En áreas adyacentes al sitio de control se eliminaron los erizos, las lapas o ambos.

RESULTADOS Fletcher observó una gran diferencia en el crecimiento de las algas marinas entre las áreas con erizos de mar y las que carecían de ellos.



La eliminación de las lapas y los erizos o solo de los erizos aumentó en forma notable la proliferación de las algas marinas.

Casi no crecieron algas en las áreas donde se dejaron tanto erizos como lapas o cuando solo se eliminaron las lapas.

La eliminación de las lapas y de los erizos produjo un gran aumento de las algas, lo que indica que ambas especies ejercen cierta influencia sobre la distribución de las algas. Pero como la eliminación de los erizos de mar aumentó el crecimiento de las algas y, a la vez, la eliminación exclusiva de las lapas ejerció un efecto escaso, Fletcher llegó a la conclusión de que los erizos de mar ejercían un impacto mucho mayor que las lapas sobre la limitación de la distribución de las algas marinas.

Agua

La gran variación en la disponibilidad de agua entre las distintas regiones es otro factor importante para la distribución de las especies. Los organismos que viven en agua dulce y los que viven en el mar permanecen sumergidos en ambientes acuáticos, pero la mayoría están limitados a los ambientes de agua dulce o salada debido a su capacidad limitada de osmorregulación. Los organismos terrestres se enfrentan a una amenaza de deshidratación casi constante y su distribución global refleja su capacidad de obtener y conservar agua. Los organismos del desierto revelan varias adaptaciones para adquirir y conservar agua en los ambientes más secos, como se describió en el capítulo 44.

Luz solar

La luz solar proporciona la energía que impulsa casi todos los ecosistemas, aunque solo las plantas y otros organismos que realizan la fotosíntesis utilizan esta fuente de energía de forma directa. La intensidad de la luz no es el factor más importante en la limitación del crecimiento de las plantas en muchos ambientes terrestres, aunque la sombra producida por el estrato superior de un bosque determina una competición por la luz en el estrato inferior. No obstante, en los ambientes acuáticos, la intensidad y las características de la luz limitan la distribución de los organismos que realizan la fotosíntesis. Cada metro de profundidad de agua absorbe de forma selectiva alrededor del 45% de la luz roja y el 2% de la luz azul que la atraviesa. Como consecuencia, la mayor parte de la fotosíntesis se lleva a cabo en los ambientes acuáticos relativamente cercanos a la superficie. Los organismos que desarrollan la fotosíntesis absorben parte de la luz que penetra en el agua y esto disminuye aun más los niveles de luz en las regiones profundas del ambiente acuático.

La luz también es importante para el desarrollo y la conducta de muchos organismos sensibles a los fotoperíodos, que son las duraciones relativas de los días y las noches. El fotoperíodo es un indicador más fiable que la temperatura para señalar acontecimientos estacionales, como, por ejemplo, la floración de las plantas (véase cap. 39) o la migración de los animales.

Viento

El viento amplifica los efectos de la temperatura ambiental sobre los organismos, al incrementar la pérdida de calor asociada con la evaporación y la convección (véase cap. 40). Además, el viento contribuye a que los organismos pierdan agua aumentando la velocidad de enfriamiento por evaporación en los animales y transpiración en las plantas. Asimismo, el viento puede ejercer un efecto notable sobre la morfología de las plantas porque inhibe el crecimiento de las ramas del lado del árbol de donde viene el viento, lo que produce un aspecto "en forma de bandera" (fig. 50-9).

Rocas y tierra

La estructura física, el pH y la composición mineral de las rocas y el suelo limitan la distribución de las plantas y, en consecuencia, de los animales que se alimentan de ellas, lo que contribuye a la distribución en mosaico observada en los ecosistemas



▲ Fig. 50-9. "Aspecto en forma de bandera" de las ramas de un árbol debido al viento.

terrestres. En los manantiales y los ríos, la composición del sustrato (superficie del lecho) puede afectar a la composición química del agua, lo que, en definitiva, influye sobre los organismos que viven en ese ambiente. En los ecosistemas de agua dulce y de agua marina, la estructura del sustrato determina qué organismos pueden adherirse a él o excavar cuevas dentro de él.

Como ya se comentaron los factores abióticos que afectan a la distribución de los organismos, se puede detallar la función importante del clima sobre la determinación de la distribución de las especies.

Clima

Existen cuatro factores abióticos –temperatura, agua, luz solar y viento– que constituyen los componentes principales del clima, esto es, las condiciones del tiempo prevalecientes en un área determinada. Los factores climáticos, en particular, la temperatura y el agua, ejercen una influencia fundamental sobre la distribución de los organismos. Los patrones climáticos se pueden describir en dos escalas: macroclima, que son los patrones a nivel global, regional y local, y microclima, que son patrones muy delicados, como, por ejemplo, los que se observan en una comunidad de organismos que viven debajo de un tronco caído. En primer lugar se considerará el macroclima de la Tierra.

Patrones climáticos globales

Los patrones climáticos globales de la Tierra dependen en gran medida de los estímulos enviados por la energía solar y del movimiento del planeta en el espacio. El calentamiento producido por el sol sobre la atmósfera, la tierra y el agua determina las variaciones de la temperatura, los ciclos de movimiento del aire y la evaporación del agua, que son responsables de las diferencias notables en el clima de las distintas latitudes. En la **figura 50-10**, que se encuentra en las dos páginas siguientes, se resumen los patrones climáticos terrestres y la manera en que se desarrollan.

Efectos regionales, locales y estacionales sobre el clima

La proximidad de las masas de agua y de algunas características topográficas, como, por ejemplo, una montaña, producen variaciones regionales, y la presencia de elementos más pequeños en el paisaje contribuyen a las variaciones climáticas locales. Estas variaciones regionales y locales determinan la distribución en mosaico de la biosfera. La variación estacional constituye otra influencia sobre el clima.

Masas de agua. Las corrientes oceánicas influyen en el clima de las costas continentales porque calientan o enfrían las masas de aire que cubren estas costas y luego atraviesan los continentes. Por lo general, las regiones costeras son más húmedas que las áreas ubicadas en el interior del continente en las mismas latitudes. El clima frío y neblinoso producido por la corriente fría de California, que se dirige hacia el sur, a lo largo de la costa occidental de los Estados Unidos, mantiene un ecosistema de bosques templados en el que predominan las grandes coníferas en la región nordeste del Pacífico y los bosques de secuoyas en sectores más meridionales. De la misma manera, la corriente cálida del Golfo, que transcurre hacia el norte desde el mar Caribe y atraviesa el Atlántico Norte, modifica el clima de la costa occidental del Norte de Europa. Como consecuencia, la región noroccidental de Europa es más cálida durante el invierno que Nueva Inglaterra, que, en realidad, se encuentra más al sur pero recibe

Exploración de los patrones climáticos globales

VARIACIÓN LATITUDINAL DE LA INTENSIDAD DE LA LUZ SOLAR

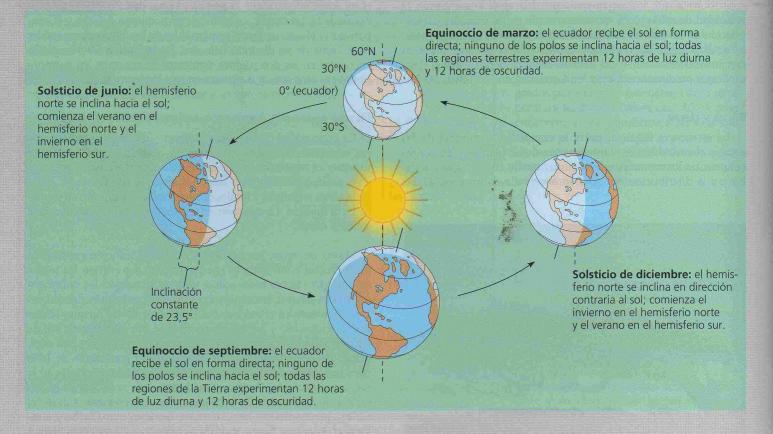
La forma redonda de la Tierra produce una variación latitudinal en la intensidad de la luz solar. Dado que esta luz contacta con el ecuador en sentido perpendicular, esta región recibe la mayor parte del calor y la luz por unidad de superficie. A medida que aumenta la latitud, la luz solar contacta con la Tierra en un ángulo oblicuo y, por tanto, la energía solar es más difusa sobre su superficie.



VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA INTESIDAD DE LA LUZ SOLAR

La inclinación de la Tierra produce variaciones estacionales en la intensidad de la radiación solar. Como el planeta está inclinado sobre su eje 23,5 ° en relación con su plano de órbita alrededor del sol, los **trópicos** (las regiones que se encuentran entre la latitud 23,5 ° Norte y 23,5 ° Sur)

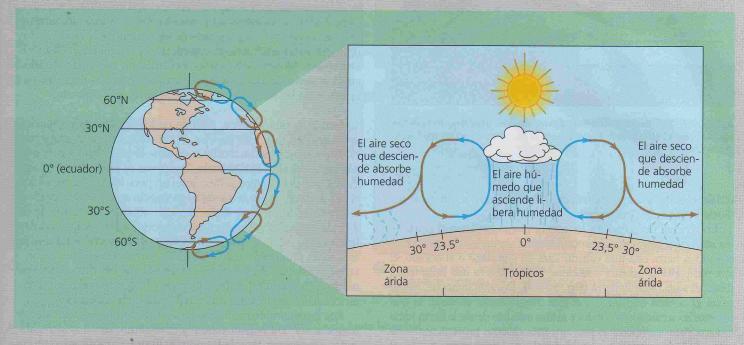
reciben la mayor cantidad de radiación solar y experimentan la menor variación estacional. La luz y la temperatura se modifican en forma progresiva a medida que la latitud avanza hacia los polos.



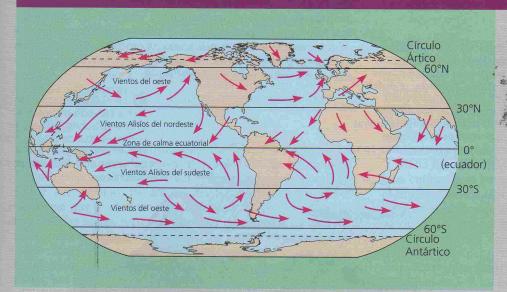
PATRONES GLOBALES DE CIRCULACIÓN DEL AIRE Y DE PRECIPITACIONES

La radiación solar intensa cerca del ecuador inicia un patrón global de circulación del aire y de precipitaciones. Las temperaturas elevadas en los trópicos evaporan el agua de la superficie terrestre y producen la elevación de masas de aire cálido y húmedo (flechas azules) que fluyen hacia los polos. Las masas de aire que se elevan liberan gran parte de su contenido de agua y producen abundantes precipitaciones en las regiones tropicales. Las masas de aire, que ya están muy altas y secas, descienden (flechas marrones) hacia la Tierra y absorben humedad del suelo para

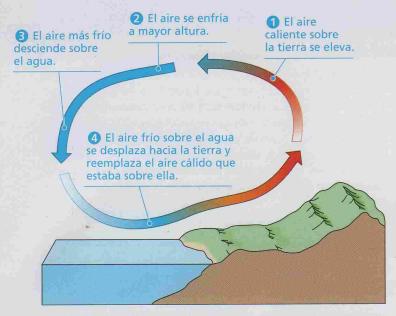
producir un clima árido que determina el desarrollo de los desiertos habituales en las latitudes que rodean los 30 ° al norte y al sur. Luego, parte del aire que desciende fluye hacia los polos y deposita abundantes precipitaciones (aunque menos que en los trópicos). Las masas de aire vuelven a elevarse y liberan la humedad cerca de la latitud de 60 °. Parte del aire frío y seco que se eleva fluye hacia los polos, donde desciende y vuelve a dirigirse hacia el ecuador, para absorber humedad y producir los climas exentos de lluvias y muy fríos de las regiones polares.



PATRONES GLOBALES DE VIENTOS



El aire que fluye cerca de la superficie terrestre crea patrones globales de vientos predecibles. A medida que la Tierra rota sobre su eje, las regiones cercanas al ecuador se mueven más rápido que las de los polos, lo que determina una desviación de los vientos desde sus trayectorias verticales ilustradas más arriba y produce flujos que se dirigen más hacia el este y el oeste. Los vientos fríos van desde el este hacia el oeste en los trópicos; los vientos prevalentes en las zonas templadas y las áreas entre los trópicos y el Círculo Ártico o el Círculo Antártico se dirigen desde el oeste hacia el este.



▲ Fig. 50-11. Efectos moderadores de las grandes masas de agua sobre el clima. Esta figura ilustra lo que sucede en un día cálido de verano.

influencias de la corriente fría del Labrador, que se dirige al sur desde la costa de Groenlandia.

En general, los océanos y los grandes lagos moderan el clima de los ambientes terrestres cercanos. Durante un día cálido de verano, cuando la tierra está más caliente que un gran lago o el océano, el aire sobre ella se calienta y se eleva, lo que genera una brisa fresca desde el agua hacia la tierra **(fig. 50-11)**. Durante la noche, el aire sobre el océano o el lago, que está más caliente, se eleva, lo que invierte la circulación y conduce el aire más frío desde la tierra hacia el agua para reemplazarlo por aire más caliente proveniente de la playa. No obstante, la proximidad del agua no siempre atenúa el clima. En verano, en las regiones centrales, como la costa central y

del sur de California, las brisas frías y secas del océano se calientan cuando entran en contacto con la tierra, que absorbe la humedad y produce un clima cálido y seco a solo unos pocos kilómetros de la costa. Este patrón climático también se observa en el área que rodea al Mar Mediterráneo, por lo que recibe el nombre de *clima mediterráneo*.

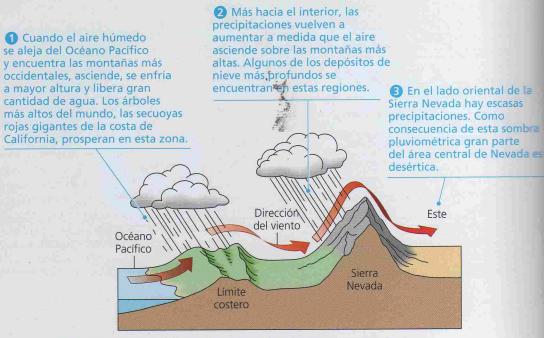
Montañas. Las montañas ejercen un efecto significativo sobre la cantidad de luz solar que llega a una zona, así como sobre la temperatura local y las lluvias de la región. En el hemisferio norte, las laderas meridionales reciben más luz solar que las laderas septentrionales cercanas y, en consecuencia, son más cálidas y secas. Estas diferencias abióticas influyen en la distribución de las especies; por ejemplo, en muchas montañas de la región occidental de los Estados Unidos, los abetos y otras coníferas ocupan las laderas

septentrionales, mientras que los arbustos resistentes a las sequías viven en las laderas meridionales. Además, en cualquier latitud específica, la temperatura del aire disminuye alrededor de 6 °C por cada 1 000 m de aumento de altitud, con una reducción paralela de la temperatura ante el aumento de la latitud. Por ejemplo, en la zona templada septentrional, un aumento de altitud de 1 000 m produce un cambio de temperatura equivalente al ocasionado por un incremento de 880 km en la latitud. Ésta es una de las razones por las cuales las comunidades biológicas de las montañas son similares a las de regiones menos elevadas pero más alejadas del ecuador.

Cuando el aire cálido y húmedo se aproxima a una montaña, se eleva y se enfría, lo que produce la liberación de la humedad sobre la ladera que no se enfrenta al viento (fig. 50-12). En el lado de la montaña que se enfrenta al viento, el aire más frío y seco desciende, absorbe la humedad y produce una "sombra pluviométrica". Por lo general, en los límites de esta ladera de la montaña hay desiertos y este fenómeno se evidencia mejor en el Great Basin y el Desierto de Mojave de la región occidental de los Estados Unidos, en el desierto de Gobi en Asia y en los pequeños desiertos que caracterizan las zonas del sureste de algunas islas caribeñas.

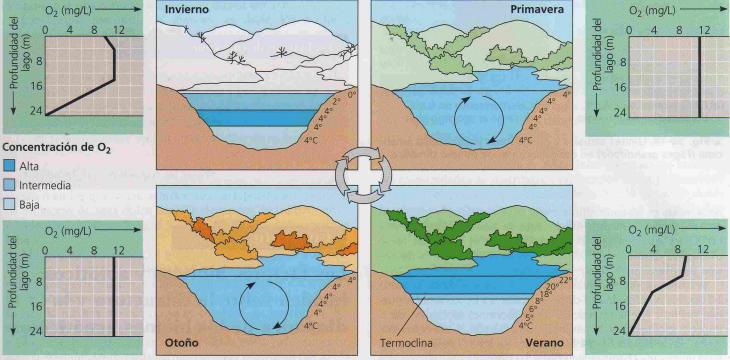
Cambios estacionales. Además de los cambios generales descritos en la duración de los días, la radiación solar y la temperatura, el ángulo del sol se modifica durante el año y esto afecta a los ambientes locales. Por ejemplo, las franjas de aire húmedo y seco a cada lado del ecuador se desplazan un poco hacia el norte y hacia el sur a medida que se modifica el ángulo solar, lo que produce temporadas húmedas y secas, respectivamente, alrededor de los 20 º de latitud, donde crecen muchos bosques tropicales de árboles caducos. Además, las modificaciones de los vientos durante las estaciones producen variaciones en las corrientes oceánicas, que, a veces, ocasionan el ascenso de masas de agua fría rica en nutrientes desde las profundidades del océano, lo que favorece la alimentación de los organismos que viven cerca de la superficie.

Los lagos también son sensibles a los cambios estacionales de temperatura. Durante el verano y el invierno, muchos lagos ubicados en regiones templadas presentan una estratificación térmica, es decir, capas organizadas de forma vertical en función de la



▲ Fig. 50-12. De qué forma las montañas afectan a las precipitaciones.

- 1 En invierno el agua más fría del lago (0 °C) se encuentra justo debajo de la superficie del hielo; el agua se calienta en forma progresiva a medida que aumenta la profundidad del lago y la temperatura típica del fondo oscila entre 4°C y 5 °C.
- 2 En primavera, cuando el sol derrite el hielo, el agua de la superficie se calienta hasta 4 °C y desciende por debajo de las capas más frías subyacentes, lo que elimina la estratificación térmica. Los vientos de la primavera mezclan el agua hasta una mayor profundidad y conducen oxígeno (O₂) hacia el agua del fondo (véanse gráficos) y nutrientes hacia la superficie.



- 4 En otoño, a medida que el agua superficial se enfría con rapidez, desciende por debajo de las capas subyacentes y vuelve a mezclar el agua hasta que la superficie empieza a congelarse y se restablece el perfil de temperaturas del invierno.
- 3 En verano el lago recupera un perfil térmico definido, con agua cálida en la superficie separada del fondo frío por una zona vertical estrecha de cambios rápidos de temperatura, que se denomina termoclina.

▲ Fig. 50-13. Recambio estacional en los lagos con cubierta de hielo invernal.

temperatura. En este tipo de lagos, el agua se mezcla dos veces al año como consecuencia de los perfiles cambiantes de la temperatura (fig. 50-13). Este recambio, como se suele denominar, lleva agua con oxígeno desde la superficie hacia el fondo del lago tanto en primavera como en otoño. Estos cambios cíclicos en las propiedades abióticas de los lagos son esenciales para la supervivencia y el crecimiento de los organismos en todos los niveles dentro de este ecosistema.

Microclima

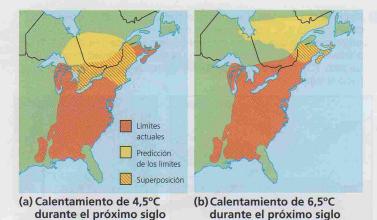
Existen muchas características del medio que influyen en los microclimas porque determinan las propiedades de las sombras, afectan la evaporación desde la tierra y cambian los patrones de los vientos. Por ejemplo, los árboles del bosque suelen templar el microclima que se produce debajo de ellos. En consecuencia, las áreas abiertas suelen presentar extremos de temperatura más elevados que el interior del bosque debido a la mayor radiación solar y a las corrientes ventosas que se establecen como consecuencia del calentamiento y el enfriamiento rápidos en el terreno libre de árboles; por lo general, la evaporación también es mayor en estas áreas. Dentro de un bosque, las regiones más bajas suelen ser más húmedas que las más altas y tienden a albergar especies de árboles diferentes. Un tronco o una roca grande alojan organismos como salamandras, gusanos e insectos y los protege de las temperaturas y la humedad extremas. Cada ambiente terrestre posee mosaicos

similares con diferencias ínfimas en los factores abióticos que influyen en las distribuciones locales de los organismos.

Cambio climático a largo plazo

Si la temperatura y la humedad son los factores limitantes más importantes para la distribución geográfica de las plantas y los animales, el cambio climático global que se desarrolla en la actualidad comprometerá la biosfera notablemente (véase cap. 54). Para predecir sus posibles efectos se pueden evaluar los cambios que se produjeron en las regiones templadas desde que finalizó la última era glacial.

Hasta hace alrededor de 16 000 años, los glaciares continentales cubrían gran parte de América del Norte y Eurasia. Cuando el clima se calentó y los glaciares retrocedieron, la distribución de los árboles se expandió hacia el norte. El polen fosilizado depositado en los lagos y estanques refleja un registro detallado de estas migraciones (parece extraño pensar que los árboles "migran", pero debemos recordar [cap. 38] que el viento y los animales pueden dispersar las semillas, a veces a través de grandes distancias). Si los investigadores pueden determinar los límites climáticos de las distribuciones geográficas actuales de los organismos, también pueden establecer predicciones relacionadas con la forma en que estas distribuciones se modificarán debido al calentamiento del clima. Cuando se aplica este método en las plantas, una duda importante que surge es si la dispersión de



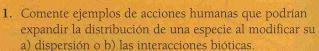
▲ Fig. 50-14. Límites actuales y predicciones para el haya americana (Fagus grandifolia) en dos situaciones de cambio climático.

las semillas es bastante rápida como para mantener la migración de cada especie a medida que el clima se modifica. Por ejemplo, los fósiles sugieren que la migración hacia el norte del abeto oriental se retrasó casi 2 500 años, en parte, debido a la dispersión relativamente lenta de las semillas.

A continuación comentaremos un caso específico de la forma en que los registros fósiles de las migraciones de los árboles pueden permitir el establecimiento de predicciones asociadas con el impacto biológico de la tendencia actual hacia el calentamiento global. En la **figura 50-14** se muestran los límites geográficos del haya americana (*Fagus grandifolia*) y las predicciones relacionadas con estos límites en dos modelos diferentes de cambios climáticos. Estos modelos determinan que el límite septentrional del haya se desplazará entre 700 y 900 km hacia el norte y que su límite meridional se movilizará hacia el norte a una distancia todavía mayor. Si estas predicciones son correctas, el haya deberá desplazarse aproximadamente entre 7 y 9 km por año hacia el norte para adap-

tarse al clima más cálido. No obstante, desde el final de la última era glacial, el haya migró hacia su límite actual a una velocidad de solo 0,2 km por año. La triste conclusión es la siguiente: sin ayuda humana para mover estos árboles hacia nuevos límites, donde puedan sobrevivir cuando el clima se caliente, las especies que migran como el haya americana podrían extinguirse.

Evaluación de conceptos



2. Explique la forma en que el calentamiento solar desigual de la superficie de la Tierra influye sobre los patrones climáticos globales.

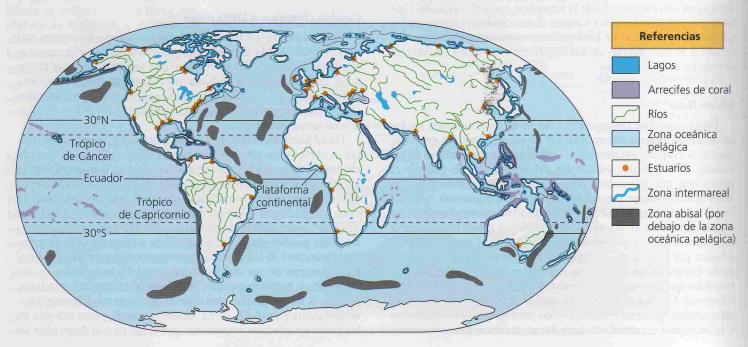
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 50-3

Los factores bióticos y abióticos inciden sobre la estructura y la dinámica de los biomas acuáticos

Se ha comentado la manera en que los factores bióticos y abióticos influyen en la distribución de los organismos en la Tierra. Las diversas combinaciones de estos factores determinan la naturaleza de muchos **biomas** terrestres, que son asociaciones ecológicas importantes que ocupan regiones geográficas amplias de tierra o agua. En primer lugar se analizarán los biomas acuáticos (fig. 50-15).

▼ Fig. 50-15. Distribución de los biomas acuáticos principales.



Los biomas acuáticos abarcan la mayor parte de la biosfera debido a su superficie y en la tierra se encuentran todos sus tipos. Los ecologistas distinguen entre los biomas de agua dulce y los marinos en función de diferencias físicas y químicas. Por ejemplo, los biomas marinos suelen tener una concentración salina promedio del 3%, mientras que los de agua dulce suelen caracterizarse por una concentración salina menor del 1%.

Los biomas marinos más grandes, es decir, los océanos, cubren alrededor del 75% de la superficie terrestre y, en consecuencia, ejercen un enorme impacto sobre la biosfera. La evaporación del agua proveniente de los océanos aporta la mayor parte del agua de lluvia y las temperaturas del océano provocan un efecto fundamental sobre el clima global y los patrones de vientos. Además, las algas marinas y las bacterias que realizan la fotosíntesis producen un porcentaje importante del oxígeno mundial y consumen cantidades enormes de dióxido de carbono procedente de la atmósfera.

Los biomas de agua dulce están muy conectados con la tierra y con los componentes bióticos de los biomas terrestres que atraviesan o en los que se encuentran. Las características específicas de un bioma de agua dulce también dependen de los patrones y la velocidad del flujo de agua y del clima al que está expuesto el bioma.

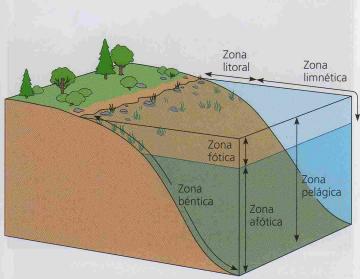
Muchos biomas acuáticos presentan estratos físicos y químicos, como se ilustra en la **figura 50-16** que muestra un ambiente lacustre y otro marino. Tanto el agua propiamente dicha como los organismos que viven en ella y realizan fotosíntesis absorben la luz, de manera que, como ya se comentó, su intensidad disminuye con rapidez a medida que aumenta la profundidad. Los ecologistas distinguen entre la **zona fótica** en la parte superior, donde hay suficiente cantidad de luz para que se desarrolle la fotosíntesis, y la **zona afótica** en la parte inferior, donde penetra poca cantidad de luz. En el fondo de todos los biomas acuáticos,

el sustrato se denomina **zona béntica**. Esta zona está compuesta de arena y sedimentos orgánicos e inorgánicos ("limo") y alberga comunidades de organismos denominados colectivamente **bentos**. Una fuente de alimentos importante para el bentos es la materia orgánica muerta denominada **detritos**, que "se precipita" desde el agua superficial productiva de la zona fótica. Las regiones más profundas del lecho oceánico se denominan zonas abisales.

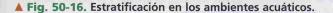
La energía térmica procedente de la luz solar calienta el agua superficial hasta la profundidad que alcanza, pero las aguas más profundas tienden a permanecer bastante frías. Como consecuencia, la temperatura del agua en los lagos tiende a estratificarse, en especial, durante el verano y el invierno (fig. 50-13). En el océano, y en la mayoría de los lagos, una capa estrecha de cambios rápidos de la temperatura denominada **termoclina** separa la capa superior caliente uniforme de las aguas más profundas que presentan una temperatura uniforme más fría.

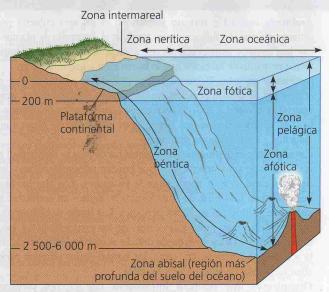
Tanto en los ambientes de agua dulce como en los marinos, las comunidades se distribuyen en función de la profundidad del agua, el grado de penetración de la luz, la distancia desde la playa y la situación en aguas abiertas o en el fondo. Las comunidades marinas reflejan las limitaciones observadas en la distribución de las especies como resultado de estos factores abióticos. El fitoplancton, el zooplancton y muchas especies de peces se desarrollan en la zona fótica a profundidades relativamente superficiales (fig. 50-16b). Debido a que el agua absorbe muy bien la luz y a que el océano es muy profundo, la mayor parte del volumen del océano está casi desprovisto de luz (la zona afótica) y alberga una cantidad relativamente escasa de vida, excepto microorganismos y poblaciones escasas de peces e invertebrados luminiscentes.

En la **figura 50-17**, que se presenta en las próximas cuatro páginas, se describen los principales biomas acuáticos.



(a) Estratos de un lago. El ambiente del lago suele clasificarse de acuerdo con tres criterios físicos: penetración de la luz (zonas fótica y afótica), distancia desde la playa y profundidad del agua (zonas litoral y limnética) y sector abierto (zona pelágica) o fondo (zona béntica).



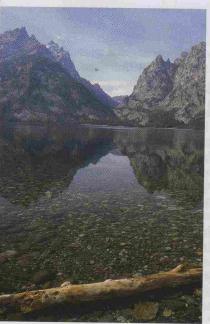


(b) Estratos marinos. Al igual que los lagos, el ambiente marino se estratifica de acuerdo con la penetración de la luz (zonas fótica y afótica), la distancia desde la playa y la profundidad del agua (zonas intermareal, nerítica y oceánica) y mar abierto (zona pelágica) o fondo (zonas béntica y abisal).

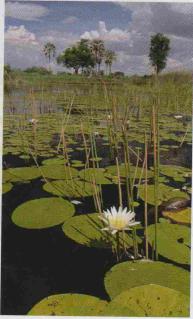
Exploración de los biomas acuáticos

LAGOS

Ambiente físico Las masas de agua inmóviles pueden variar desde estanques de unos pocos metros cuadrados de superficie hasta lagos que cubren miles de kilómetros cuadrados. La luz disminuye a medida que aumenta la profundidad y determina la creación de estratos (fig. 50-16a). Los lagos templados pueden presentar termoclinas estacionales (fig. 50-13); los lagos tropicales de las tierras bajas tienen una termoclina anual.



Lago oligotrófico en Grand Teton, Wyoming



Lago eutrófico en el delta de Okavango, Botswana

Ambiente químico La salinidad (contenido salino), la concentración de oxígeno y el contenido de nutrientes son bastante diferentes en los lagos y pueden modificarse considerablemente en función de las estaciones. Los lagos oligotróficos poseen escasa cantidad de nutrientes y suelen ser ricos en oxígeno; los lagos eutróficos son ricos en nutrientes y, por lo general, poseen escasa cantidad de oxígeno si están cubiertos por hielo en invierno y en la zona más profunda durante el verano. La concentración de materia orgánica que se descompone en los sedimentos del lecho es baja en los lagos oligotróficos y elevada en los lagos eutróficos.

Características geológicas Los lagos oligotróficos tienden a presentar menor superficie con respecto a su profundidad en comparación con los lagos eutróficos. Durante períodos prolongados, un lago oligotrófico puede tornarse más eutrófico a medida que el agua de desagüe agrega sedimentos y nutrientes.

Organismos que realizan fotosíntesis Las tasas de fotosíntesis son mayores en los lagos eutróficos que en los oligotróficos. Las plantas acuáticas con raíces y flotantes viven en la zona litoral, que abarca el agua superficial y bien iluminada cerca de la playa. Más lejos de la playa se encuentra la zona limnética, donde el agua es demasiado profunda para permitir el desarrollo de plantas acuáticas con raíces y alberga una gran variedad de fitoplancton y cianobacterias.

Animales En la zona limnética, los animales flotantes pequeños o zooplancton se encuentran sobre el fitoplancton. En la zona béntica hay una gran variedad de animales invertebrados y la composición de especies depende, en parte, de la concentración de oxígeno. Los peces viven en todas las áreas del lago que tienen suficiente cantidad de oxígeno.

Impacto humano La contaminación procedente del agua de desagüe de la tierra fertilizada y los desechos municipales determina un enriquecimiento de los nutrientes, lo que puede producir una proliferación desmesurada de las algas, agotamiento del oxígeno y muerte de los peces.

TERRENOS PANTANOSOS

Ambiente físico Un terreno pantanoso es un área cubierta por agua durante un período suficiente para permitir el desarrollo de plantas acuáticas. Los terrenos pantanosos pueden abarcar desde los que se inundan de forma permanente hasta los que lo hacen de manera infrecuente.

Ambiente químico Debido a la tasa elevada de producción de materia orgánica y de descomposición en los terrenos pantanosos, en ocasiones, tanto el agua como el suelo poseen escasa concentración de oxígeno disuelto. Los terrenos pantanosos tienen gran capacidad de filtrar nutrientes disueltos y contaminantes químicos.

Características geológicas Las cuencas pantanosas se desarrollan en acumulaciones de agua superficiales, que pueden presentarse como depresiones en tierras altas o como lagos y estanques. Los ríos pantanosos se desarrollan en las orillas de estas fuentes de agua y en corrientes superficiales que se inundan en forma periódica. Los bordes de los terrenos pantanosos se desarrollan junto a las costas de los grandes lagos y los mares, donde el agua avanza y retrocede debido al ascenso del nivel del lago o a la acción de las mareas. Por tanto, los bordes de los terrenos pantanosos abarcan biomas de agua dulce y marinos.

Organismos que realizan fotosíntesis Los terrenos pantanosos se encuentran entre los biomas más productivos de la Tierra. Sus suelos saturados con agua favorecen el crecimiento de plantas, como, por ejemplo, lirios de agua y espadañas flotantes de los estanques, muchos juncos, alerces y abetos negros, que desarrollaron adaptaciones para crecer en el agua o en el suelo, que, en ocasiones, carecen de oxígeno debido a la presencia de agua sin aire. En los pantanos predominan las plantas leñosas, mientras que en los lodazales predominan los musgos sphaguun.



Reserva Nacional de terrenos pantanosos de Okefenokee en Georgia

Animales Los terrenos pantanosos albergan una comunidad diversa de invertebrados que permiten el desarrollo de una gran variedad de aves. Los herbívoros, desde crustáceos y larvas de insectos acuáticos hasta ratas almizcleras, consumen algas, detritos y plantas. Los carnívoros también son variados y, entre ellos, se incluyen libélulas, nutrias, caimanes y búhos. Impacto humano En algunas regiones, el drenaje y el llenado destruyó hasta el 90% de los terrenos pantanosos.

ARROYOS Y RÍOS

Ambiente físico La característica física más prominente de los arroyos y los ríos es la intensidad de la corriente. La cabecera suele ser fría, transparente, turbulenta y rápida. A medida que avanza en sentido distal y después de la unión de numerosos tributarios que forman el río, el agua suele ser más cálida y turbia dado que los ríos suelen transportar más sedimentos que sus fuentes. Las corrientes y los ríos presentan estratos verticales que se extienden desde el agua superficial hasta el lecho.

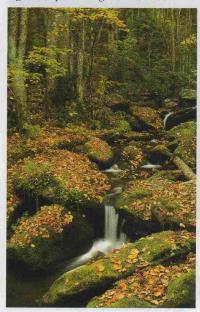
Ambiente químico El contenido de sal y nutrientes de los arroyos y los ríos aumenta desde el origen hasta la desembocadura. En las corrientes, las fuentes suelen ser ricas en oxígeno. El agua del río también puede contener una concentración bastante elevada de oxígeno, excepto donde ha un enriquecimiento de la materia orgánica de fuentes naturales o humanas.

Características geológicas Los canales cabecera de las corrientes suelen ser estrechos, con un lecho rocoso que se alterna entre rápidos y estanques. Los extremos distales de los ríos suelen ser amplios y sinuosos. Los lechos de los ríos suelen poseer sedimentos que se depositaron durante períodos prolongados.

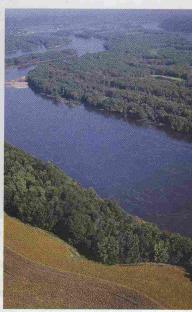
Organismos que realizan fotosíntesis Las corrientes de cabecera que atraviesan las praderas o los desiertos pueden ser ricas en algas o plantas acuáticas con raíces, pero en las corrientes que atraviesan los bosques templados o las selvas tropicales, las hojas y el resto de la materia orgánica producidos por la vegetación terrestre son la fuente principal de alimentos para los consumidores acuáticos. En los ríos, un porcentaje elevado de la materia orgánica está compuesto de materia disuelta, muy fragmentada, que se transporta por la corriente desde las cabeceras en los bosques.

Animales En los ríos y las corrientes no contaminados habita una gran diversidad de peces e invertebrados que se distribuyen de acuerdo con estratos verticales.

Impacto humano La contaminación municipal, industrial y asociada con la agricultura degrada la calidad del agua y destruye los organismos acuáticos. La creación de presas y el control de las inundaciones alteran el funcionamiento de los ecosistemas de las corrientes y los ríos y amenazan a algunas especies migratorias, como el salmón.



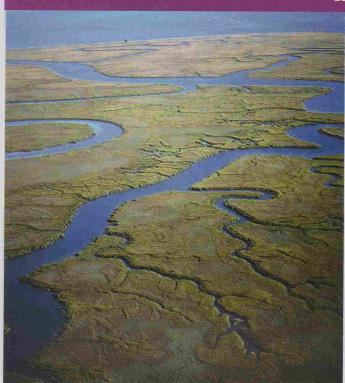
Corriente de cabecera en las Great Smoky Mountains



Río Mississippi en un sector alejado de la cabeceras

1095

ESTUARIOS



Estuario en una llanura costera baja de Georgia.

Ambiente físico Un estuario es un área de transición entre el río y el mar. Los estuarios tienen patrones de flujo muy complejos. Durante el ascenso de la marea, el agua de mar penetra en el canal del estuario y retrocede durante su descenso. A menudo, el agua marina, que tiene densidad elevada, ocupa el fondo de un canal del estuario, mientras que el agua de río, que tiene menor densidad, forma una capa superficial que se mezcla poco con la capa salina del fondo.

Ambiente químico La salinidad varía en los distintos sitios del estuario, desde un estado muy similar al del agua dulce hasta el del agua de mar. La salinidad también varía con el ascenso y el descenso de las mareas. Los nutrientes provenientes del río determinan que los estuarios, al igual que los terrenos pantanosos, constituyan uno de los biomas más productivos. Características geológicas Los patrones de flujo de los estuarios combinados con los sedimentos transportados por el agua de río y las mareas producen una mezcla compleja de canales, islas, diques y plataformas de

Organismos que realizan fotosíntesis Las hierbas y las algas de las salinas, incluido el fitoplancton, son los principales productores de los estuarios.

Animales En los estuarios viven gran cantidad de gusanos, ostras, cangrejos de mar y muchas de las especies de peces que consumen los seres humanos. Debido a la abundante cantidad de comida en los estuarios, muchos invertebrados y peces marinos los usan para reproducirse; otros migran a través de los estuarios hacia ambientes de agua dulce. Los estuarios también son áreas cruciales para la alimentación de muchos vertebrados semiacuáticos, en particular, aves acuáticas.

Impacto humano La contaminación procedente del sector río arriba y también el llenado y el dragado han destruido estuarios en todo el mundo.

Exploración de los biomas acuáticos

ZONAS INTERMAREALES



Zona intertidal rocosa en la costa de Oregón

Ambiente físico Una zona intermareal queda sumergida y se expone en forma periódica debido a la acción de las mareas, dos veces al día en las costas marinas. Las zonas más altas experimentan exposiciones más prolongadas al aire y el ambiente físico sufre más variaciones. Entre los desafíos físicos a los que se enfrentan los organismos que viven en estas zonas se encuentran las variaciones de temperatura y salinidad y las fuerzas mecánicas producidas por la acción de las olas. Los cambios en las condiciones físicas cuando la pleamar se convierte en bajamar limitan las distribuciones de muchos organismos en estratos específicos, como se ilustra en la fotografía. Ambiente químico Las concentraciones de oxígeno y nutrientes suelen ser elevadas y se renuevan con cada cambio de las mareas.

Características geológicas Los sustratos de las zonas intermareales, que suelen ser rocosos o arenosos, determinan conductas y anatomía específicas de los organismos que viven en esta región. La configuración de las bahías o las costas influye en la magnitud de las mareas y la exposición relativa de los organismos a la acción de las olas.

Organismos que realizan fotosíntesis Hay una gran diversidad de biomasas de algas marinas que se adhieren a las zonas intermareales rocosas, en especial, en las áreas más bajas. Debido a la inestabilidad del sustrato, las zonas intermareales arenosas expuestas al oleaje intenso suelen carecer de plantas o algas adheridas, mientras que las zonas arenosas ubicadas en bahías protegidas o lagunas suelen permitir el desarrollo de lechos ricos en hierbas y algas marinas.

Animales Muchos de los animales de los ambientes intertidales rocosos han desarrollado adaptaciones estructurales que les permiten adherirse a sustratos duros. La composición, la densidad y la diversidad de los animales varían notablemente desde las zonas altas hacia las más bajas. Muchos de los animales que viven en los ambientes arenosos o fangosos intertidales, como, por ejemplo, gusanos y almejas que se alimentan de partículas en suspensión y crustáceos de predadores, se entierran en la arena o el fango y se alimentan cuando las mareas traen fuentes de alimentos. Otros animales habituales de estas áreas son las esponjas, las anémonas de mar, los moluscos, los equinodermos y los peces pequeños.

Impacto humano La contaminación con petróleo alteró muchas áreas intermareales. El uso recreativo ha causado una disminución importante de los miembros de aves y tortugas de mar que ponen sus huevos en las playas.

BIOMA OCEÁNICO PELÁGICO

Ambiente físico El bioma oceánico pelágico es un espacio grande de mar abierto de color azul que se mezcla de forma constante por la acción de las corrientes oceánicas conducidas por los vientos. El agua de la superficie de las zonas oceánicas templadas se recambia desde el otoño hasta la primavera. Debido a la mayor claridad del agua, la zona fótica se extiende hasta mayores profundidades que en el agua marina de la costa.

Ambiente químico Los niveles de oxígeno suelen ser elevados. Las concentraciones de nutrientes suelen ser más bajas que en el agua de la costa. Dado que los estratos se forman en función de la temperatura anual, algunas áreas tropicales del bioma oceánico pelágico tienen concentraciones de nutrientes más bajas que los océanos templados. El recambio que se pro-

duce desde el otoño hasta la primavera renueva los nutrientes en las zonas fóticas de las áreas oceánicas templadas y de mayo-

Características geológicas La característica geológica más notable del bioma oceánico pelágico es su grandeza y la gran profundidad de las cuencas oceánicas. Este bioma cubre alrededor del 70% de la superficie terrestre y tiene una profundidad promedio de casi 4 000 m. El sector más profundo en el océano se encuentra a más de 10 000 m por debajo de la superficie. Organismos que realizan fotosíntesis Los organismos predominantes que realizan fotosíntesis son el fitoplancton, que se compone de bacterias fotosintéticas que flotan con las corrientes oceánicas. El recambio durante la primavera y la renovación de los nutrientes en los océanos templados producen un aumento máximo del crecimiento del fitoplancton. Pese Océano abierto cercano a la isla de Hawaii

a la gran extensión de su bioma, el plancton que realiza fotosíntesis desarrolla menos de la mitad de la actividad fotosintética de la Tierra.

Animales Los animales más abundantes y otros heterótrofos de este bioma se encuentran en el zooplancton. Estos protozoos, gusanos, copépodos, krill del tipo de los camarones, medusas y las pequeñas larvas de invertebrados y peces se alimentan del plancton que realiza fotosíntesis. El bioma oceánico pelágico también abarca animales nadadores, como, por ejemplo, calamares grandes, peces, tortugas de mar y mamíferos marinos.

Impacto humano La pesca desmesurada ha reducido las acumulaciones de peces en todos los neéanos de la Tierra, y, además, ha contaminado debido a la eliminación de desechos y a los derrames de petróleo.



ARRECIFES DE CORAL

Ambiente físico Los corales que forman arrecifes solo se encuentran en la zona fótica de los ambientes marinos tropicales relativamente estables que tienen agua transparente en la superficie. Estas estructuras son sensibles a temperaturas por debajo de 18 a 20 °C y por encima de 30 °C.

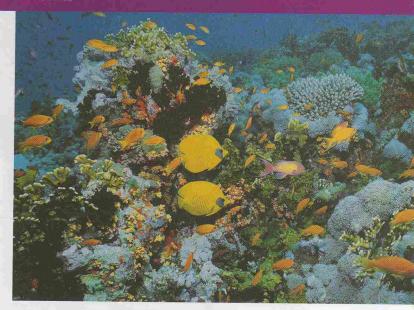
Ambiente químico Los corales requieren concentraciones elevadas de oxígeno y su desarrollo está limitado por la entrada elevada de agua dulce y nutrientes.

Características geológicas Los corales requieren un sustrato sólido para adherirse. Un arrecife de coral, que está compuesto, sobre todo, de los esqueletos de los corales de carbonato de calcio, se desarrolla durante un período prolongado en las islas oceánicas; comienza como un arrecife periférico sobre islas jóvenes elevadas, forma una barrera cerca de la costa en un momento posterior y se convierte en un atolón de coral cuando la isla oceánica más antigua se sumerge.

Organismos que realizan fotosíntesis Las algas dinoflageladas viven dentro de los corales y mantienen una relación mutualista y simbiótica que proporciona moléculas orgánicas para los corales. Diversas algas marinas rojas y verdes también desarrollan tasas elevadas de fotosíntesis sobre los arrecifes de coral.

Animales Los corales, un grupo diverso de cnidarios (véase cap. 33), son los animales que predominan en los arrecifes de coral. No obstante, la variedad de peces e invertebrados es muy elevada. La diversidad global de animales en los arrecifes de coral compite con la de las selvas tropicales.

Impacto humano La recolección de esqueletos de coral, a menudo, con venenos y explosivos, y la pesca desmesurada en busca de alimentos y para



Arrecife de coral en el Mar Rojo

el comercio en los acuarios, han reducido las poblaciones de corales y peces en los arrecifes. El calentamiento global y la contaminación pueden contribuir a la mortalidad de los corales a gran escala.

ZONA BÉNTICA DEL OCÉANO

Ambiente físico La zona béntica del océano está compuesta por el suelo del océano por debajo de la superficie de la zona nerítica (costera) y de la zona pelágica (fig. 50-16b). Aunque en las aguas superficiales cercanas a la costa la zona béntica recibe suficiente luz solar para que se desarrollen organismos que realizan fotosíntesis, la mayor parte de la zona béntica del océano no recibe luz solar. Las temperaturas del agua disminuyen con el aumento de la profundidad mientras que la presión incrementa. Como consecuencia, los organismos en la zona béntica muy profunda o abisal están adaptados al frío continuo (alrededor de 3 °C) y a presiones de agua muy altas.

Ambiente químico Excepto en algunas áreas de enriquecimiento orgánico se presentan concentraciones de oxígeno suficientes para permitir el desarrollo de una gran diversidad de animales.

Características geológicas Los sedimentos blandos cubren la mayor parte de la zona béntica. Sin embargo, hay áreas de sustratos rocosos sobre

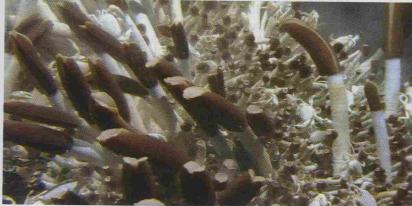
los arrecifes, las montañas submarinas y la nueva capa oceánica creada por los volcanes del piso del océano.

Organismos que producen alimentos Los organismos que realizan fotosíntesis, sobre todo, las algas marinas y las algas filamentosas, solo se encuentran en las áreas bénticas superficiales que tienen suficiente luz para permitir su desarrollo. Las asociaciones únicas de organismos, como, por ejemplo, las que se ilustran en la fotografía, se asocian con **respiraderos hidrotermales de la profundidad del mar** de origen volcánico en las crestas de la mitad del océano. En este ambiente oscuro, cálido y con escasa concentración de oxígeno, los productores de alimentos son procariontes quimioautótrofos (véase cap. 27) que obtienen energía por medio de la oxidación de H₂S formado por una reacción entre el agua caliente y el sulfato disuelto (SO₄²⁻).

Animales Las comunidades bénticas neríticas se componen de numerosos

invertebrados y peces. Más allá de la zona fótica, la mayoría de los consumidores dependen totalmente de la materia orgánica que desciende desde regiones más elevadas. Entre los animales de las comunidades de los respiraderos hidrotermales de la profundidad del mar hay poliquetos tubícolas gigantes (en la fotografía de la izquierda), algunos de más de 1 m de longitud. Estos animales se alimentan, aparentemente, de procariontes quimiosintéticos que viven como simbiontes dentro de los gusanos. Muchos otros invertebrados, como, por ejemplo, artrópodos y equinodermos, también abundan alrededor de los respiraderos hidrotermales.

Impacto humano La pesca indiscriminada ha diezmado importantes poblaciones de peces bénticos, como, por ejemplo, el abadejo de los grandes bancos de Newfoundland. El vertido de desechos orgánicos ha determinado la creación de áreas bénticas carentes de oxígeno.



Comunidad del respiradero hidrotermal de la profundidad del mar

Evaluación de conceptos



Las siguientes preguntas corresponden a la figura 50-17.

- 1. ¿Tienen los pleópteros ("moscas de las piedras"), unos insectos acuáticos bénticos que requieren concentraciones relativamente elevadas de oxígeno, mayor probabilidad de vivir en lagos oligotróficos que en lagos eutróficos? ¿Por qué?
- 2. ¿Por qué los organismos que forman el fitoplancton son los fotosintéticos más importantes en el bioma oceánico pelágico y no las algas bénticas o las plantas acuáticas con raíces?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 50-4

El clima determina en gran medida la distribución y la estructura de los biomas terrestres

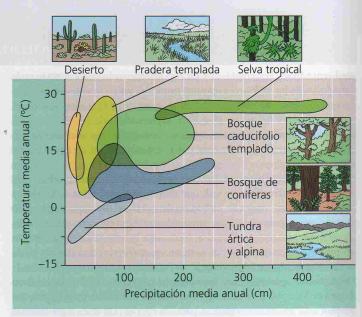
Todos los factores abióticos comentados en este capítulo, pero sobre todo el clima, son importantes para determinar la ubicación de un bioma terrestre específico en un área determinada. No sólo existen patrones climáticos en la superficie de la Tierra que dependen de la latitud (fig. 50-10), sino también patrones de distribución de biomas.

Clima y biomas terrestres

La construcción de un **climógrafo**, es decir, un gráfico de la temperatura y de las precipitaciones en un área específica, permite determinar el gran impacto del clima sobre la distribución de los organismos. Por ejemplo, en la **figura 50-18** se ilustra un climógrafo que muestra la temperatura y las precipitaciones medias anuales en algunos de los biomas de los Estados Unidos. Se debe señalar que el intervalo de precipitaciones en los bosques de coníferas del norte es similar al de los bosques templados, pero los intervalos de temperatura son diferentes. Las praderas suelen ser más secas que cualquier tipo de bosque y los desiertos son todavía más secos.

La temperatura y las precipitaciones medias anuales se correlacionan de forma bastante adecuada con los biomas de las diversas regiones. Sin embargo, es importante distinguir el término correlación del término causalidad. Aunque el climógrafo proporciona evidencias circunstanciales que indican que la temperatura y las precipitaciones son importantes para la distribución de los biomas, no confirma que estas variables regulen su ubicación. Solo un análisis meticuloso de las tolerancias de cada especie en relación con el agua y la temperatura podría establecer los efectos de control que ejercen estas variables.

Como se ilustra en la figura 50-18, hay regiones en las cuales los biomas se superponen. Por tanto, debe haber otros factores, aparte de la temperatura y la precipitación media, que desempeñen un papel importante en la determinación de la localización de los biomas. Por ejemplo, ciertas áreas de los Estados Unidos tienen una combinación específica de temperatura y precipitaciones que permite el mantenimiento del bosque caducifolio templado, pero



▲ Fig. 50-18. Climógrafo para algunos de los tipos principales de biomas norteamericanos. Las áreas ilustradas en esta figura muestran los límites de temperatura y precipitaciones medias anuales en los biomas.

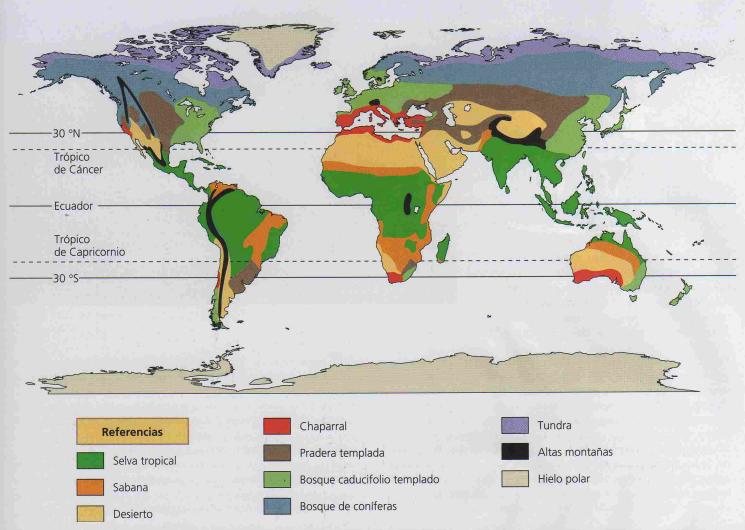
otras áreas con valores similares en estas variables permiten el desarrollo del bosque de coníferas. ¿Cómo se explica esta variación? En primer lugar, se debe recordar que el climógrafo se basa en promedios anuales. A menudo, en el clima no solo es importante la media o el promedio, sino que, además, el patrón de variación climática es fundamental. Por ejemplo, algunas zonas pueden recibir precipitaciones regulares durante todo el año, mientras que otras áreas con la misma cantidad de precipitaciones anuales tienen temporadas húmedas y secas bien diferenciadas. Un fenómeno similar puede asociarse con la temperatura. Es posible que otros factores, como, por ejemplo, el lecho rocoso de un área, afecten bastante a la disponibilidad de nutrientes minerales y a la estructura de la tierra, que, en definitiva, determinarán la clase de vegetación que se desarrolle en el lugar.

En la **figura 50-19** se ilustra la distribución general de los principales biomas terrestres.

Características generales de los biomas terrestres

La mayoría de los biomas terrestres reciben sus nombres de las características físicas o climáticas importantes y de su vegetación predominante. Por ejemplo, las praderas templadas suelen hallarse en latitudes medias, donde el clima es más moderado que en los trópicos o en las regiones polares, y en ellos predominan varias especies de pastos. Todos los biomas también albergan microorganismos, hongos y animales característicos adaptados a ese ambiente específico. Por ejemplo, las praderas templadas tienen más probabilidades de albergar mamíferos grandes de pastoreo que los bosques.

La estratificación vertical es una característica importante de los biomas terrestres y la forma y el tamaño de las plantas define, en gran medida, su ubicación. Por ejemplo, en muchos bosques, las capas consisten en una **bóveda** superior, luego el estrato de árboles bajos, los arbustos, la capa basal de plantas herbáceas, el suelo del bosque (capa de desechos) y, por último, la capa de raíces. Los biomas no boscosos tienen estratos similares aunque menos pronunciados. Las praderas tienen una capa de pasto y hierbas pequeñas de hojas anchas, una capa de desechos y una capa de raíces. La estratificación de la vegetación proporciona muchos ambientes dis-



▲ Fig. 50-19. Distribución de los biomas terrestres principales. Aunque los biomas terrestres se ilustran con límites claros en esta figura, los biomas reales muestran una transición gradual entre sí y a veces a través de áreas relativamente grandes.

tintos para los animales, que, a menudo, ocupan sitios bien definidos en la cadena alimenticia, desde aves y murciélagos insectívoros y carnívoros, que se alimentan por encima de la bóveda, hasta mamíferos pequeños, gusanos y artrópodos que recorren las capas de desechos y de raíces en busca de alimentos.

Aunque en la figura 50-19 se muestran límites bien definidos entre los biomas, en realidad, los biomas terrestres suelen unirse sin límites claros. El área de transición, denominada **ecotono**, puede ser amplia o estrecha.

La composición real de especies en cada bioma varía de un sitio a otro. Por ejemplo, en la selva de coníferas septentrional (taiga) de los Estados Unidos, el abeto rojo es común en el este pero no se presenta en casi todo el resto del bioma, donde sí abundan los abetos negros y blancos. Aunque la vegetación de los desiertos africanos se asemeja superficialmente a la de los desiertos norteamericanos, las plantas en realidad pertenecen a familias diferentes. Este tipo de "equivalentes ecológicos" puede provenir del fenómeno de evolución convergente (fig. 25-5).

Los biomas son dinámicos y son más frecuentes las alteraciones que la estabilidad. Por ejemplo, los huracanes crean aberturas para nuevas especies de selvas tropicales y bosques templados. En los bosques de coníferas septentrionales, los árboles más antiguos mueren y caen o la nieve puede romper ramas, lo que produce aberturas que permiten el crecimiento de especies caducas, como, por ejemplo, el álamo y el abedul. Como consecuencia, los biomas

suelen revelar una distribución en mosaico extensa con varias comunidades diferentes en un área determinada.

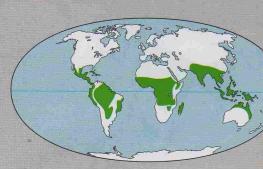
En muchos biomas, las plantas predominantes dependen de los desastres periódicos. Por ejemplo, los incendios naturales son un componente intégral de las praderas, las sabanas, los chaparrales y muchos bosques de coníferas. Antes del desarrollo urbano y la agricultura, gran parte del sudeste de los Estados Unidos estaba dominado por una sola especie de conífera, el pino de hoja larga. Sin incendios periódicos, los árboles caducifolios mostraban una tendencia a sustituir a los pinos. En la actualidad, los cuidadores forestales utilizan el fuego como herramienta para ayudar a mantener muchos bosques de coníferas.

En algunos biomas contemporáneos, la actividad humana ha afectado de manera notable a los patrones naturales de los desastres físicos periódicos. El fuego, que formaba parte de la vida en las Grandes Planicies, se controla en la actualidad porque la tierra se emplea para la agricultura. Los seres humanos han alterado gran parte de la superficie terrestre y han reemplazado los biomas originales por otros dedicados al urbanismo y la agricultura. La mayor parte de la región oriental estadounidense, por ejemplo, se clasificó como bosque caducifolio templado, pero la actividad humana ha eliminado todo el bosque original excepto un pequeño porcentaje.

En la **figura 50-20**, que se presenta en las cuatro páginas siguientes, se describen los biomas terrestres principales.

Exploración de los biomas terrestres

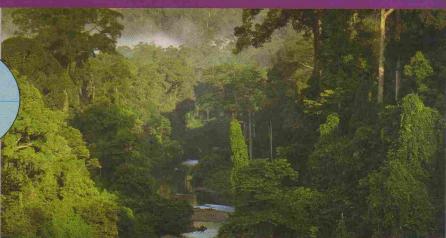
SELVA TROPICAL



Distribución Regiones ecuatorial y subecuatorial. Precipitación En las selvas tropicales, las precipitaciones son relativamente constantes y oscilan entre 200 y 400 cm por año. En los bosques tropicales secos, la precipitación es, sobre todo, estacional, oscila entre 150 y 200 cm por año y la región se caracteriza por seis a siete meses secos.

Temperatura Las temperaturas del aire son cálidas durante el año con una media entre 25 °C y 29 °C con escasas variaciones durante las estaciones

Plantas Las selvas tropicales presentan estratos y la competencia por la luz es intensa. En las selvas tropicales, los estratos corresponden a una capa de árboles sobresalientes que crecen por encima de una bóveda cerrada, los árboles de la bóveda cerrada y las capas de arbustos y hierbas. Por lo general, los bosques tropicales secos tienen menos estratos. Los árboles de hojas anchas perennes predominan en las selvas tropicales, mientras que, en los bosques secos, las hojas se caen durante la temporada seca. Las epífitas, como, por ejemplo, bromeliáceas y orquídeas, suelen cubrir a los árboles



Selva tropical en Borneo

de las selvas tropicales, pero son menos abundantes en los bosques secos. Los arbustos espinosos y los cactus son habituales en los bosques tropica-

Animales La diversidad animal es mayor en las selvas tropicales que en cualquier otro bioma terrestre. Los animales, como por ejemplo los anfibios, las aves y otros reptiles, mamíferos y artrópodos, están adaptados al ambiente tridimensional y suelen ser poco notorios.

Impacto humano Los seres humanos establecieron hace mucho tiempo comunidades prósperas en las selvas tropicales. En la actualidad, el crecimiento rápido de la población que se asocia con la proliferación de la agricultura y el desarrollo destruye estas regiones.

DESIERTO

Distribución Los desiertos se presentan en una banda cercana a las latitudes de 30 °C al norte y al sur o en otras latitudes en el interior de los continentes (por ejemplo, el desierto de Gobi en el norte y el centro de Asia). Precipitación Las precipitaciones son escasas y muy variables, por lo general, inferiores a 30 cm al año.

Temperatura La temperatura varía en función de las estaciones y el momento del día. La temperatura máxima del aire en los desiertos cálidos puede superar los 50 °C; en los desiertos fríos la temperatura del aire puede descender por debajo de -30 °C.

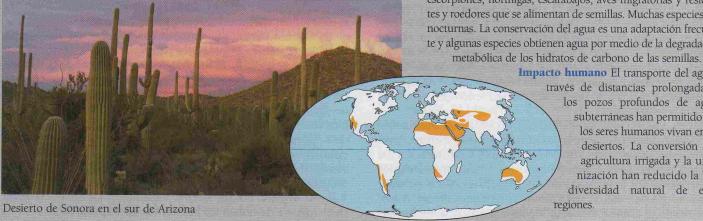
Plantas En los paisajes de los desiertos predomina la vegetación baja y

espaciada; la proporción de suelo desnudo es alta en comparación con lo que se observa en otros biomas terrestres. Las plantas son cactus, arbustos con raíces profundas y hierbas que crecen durante los períodos húmedos infrecuentes. Las adaptaciones de las plantas al desierto consisten en la tolerancia al calor y a la deshidratación, almacenamiento de agua y disminución de la superficie de las hojas. Suelen observarse defensas físicas, como, por ejemplo, espinas, defensas químicas, como toxinas, en las hojas de los arbustos: muchas de las plantas que desarrollan fotosíntesis pertenecen al tipo C4 o CAM (véase cap. 10).

Animales Los animales más comunes en el desierto son víboras e iguanas, escorpiones, hormigas, escarabajos, aves migratorias y residentes y roedores que se alimentan de semillas. Muchas especies son nocturnas. La conservación del agua es una adaptación frecuente y algunas especies obtienen agua por medio de la degradación

> Impacto humano El transporte del agua a través de distancias prolongadas y

> > los pozos profundos de aguas subterráneas han permitido que los seres humanos vivan en los desiertos. La conversión a la agricultura irrigada y la urbanización han reducido la biodiversidad natural de estas regiones.



SABANA



Sabana típica en Kenia

Distribución Regiones ecuatorial y subecuatorial.

Precipitación Las precipitaciones, que dependen de las estaciones, totalizan un promedio de entre 30 cm y 50 cm por año. La temporada seca puede durar hasta ocho o nueve meses.

Temperatura La sabana es cálida durante todo el año, con una temperatura promedio entre 24 °C y 29 °C, pero con cierta variación estacional más pronunciada que en las selvas tropicales.

Plantas Los árboles dispersos que se encuentran en la sabana suelen ser espinosos con hojas con superficies reducidas, lo que representa una adaptación a las condiciones relativamente secas. Los incendios son habituales en la temporada seca y las especies de plantas predominantes están adaptadas a los incendios y toleran las sequías estacionales. Las hierbas y las plantas pequeñas de hojas anchas, que constituyen la mayor parte de la cobertura de la tierra, crecen con rapidez en respuesta a las llu-

vias estacionales y soportan que los grandes mamíferos y otros herbívoros se alimenten de ellos.

Animales Los mamíferos herbívoros grandes, como, por ejemplo, el ñú y la cebra, y sus depredadores, como los leones y las hienas, son los habitantes habituales de esta región. Sin embargo, los herbívoros dominantes suelen ser insectos, sobre todo, termitas. Durante las sequías estacionales, los animales que se alimentan de pastizales deben migrar hacia otros sitios de la sabana que tienen más hierbas y pozos de agua.

Impacto humano Los primeros seres humanos parecen haber vivido en las sabanas. Los incendios producidos por los seres humanos podrían ayudar a mantener este bioma. La creación de haciendas de ganado y la caza indiscriminada han producido la disminución de las poblaciones de mamíferos grandes.

CHAPARRAL

Distribución Este bioma se encuentra en las latitudes medias costeras de varios continentes y sus muchos nombres reflejan su amplia distribución: chaparral en América del Norte, matorral en España y Chile, garigue y maquis en el sur de Francia y finbos en Sudáfrica.

Precipitación Las precipitaciones dependen de las estaciones, con inviernos lluviosos y veranos largos y secos. Por lo general, las precipitaciones anuales oscilan dentro de un intervalo entre 30 cm y 50 cm.

Temperatura El otoño, el invierno y la primavera son fríos, con temperaturas promedio que oscilan entre 10 °C y 12 °C. La temperatura promedio durante el verano puede alcanzar los 30 °C y la temperatura diurna máxima puede superar los 40 °C.

Plantas En el chaparral predominan los arbustos y los árboles pequeños, junto con una gran diversidad de pastos y hierbas. Hay gran variedad de plantas y muchas especies están limitadas a un área geográfica específica relativamen-

consisten en hojas duras perennes de plantas leñosas, lo que reduce la pérdida de agua. Las adaptaciones a los incendios también son notables. Algunos de los arbustos producen semillas que solo germinan después de un incendio; las reservas de alimentos almacenadas en las raíces resistentes al fuego les permiten volver a brotar con rapidez y usar los nutrientes liberados por el fuego.

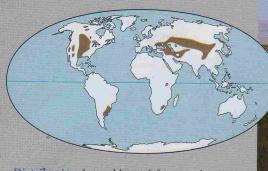
Animales Los animales nativos son el ciervo y la cabra, que se alimentan de ramas y brotes de la vegetación leñosa, y una gran diversidad de mamíferos pequeños. Los chaparrales también permiten el desarrollo de una gran variedad de anfibios, aves y otros reptiles e insectos.

Impacto humano En los chaparrales se desarrollaron asentamientos, lo que determinó la reducción de estas zonas debido al desarrollo de la agricultura y la urbanización. Los seres humanos contribuyen a la producción de incendios que arrasan a los chaparrales.



Exploración de los biomas terrestres

PRADERA TEMPLADA



Distribución Los veldts sudafricanos, la puszta (Gran llanura) húngara, las pampas argentinas y uruguayas, las estepas rusas y las planicies y praderas de la región central norteamericana son todas **praderas templadas**.

Precipitación La precipitación es bastante estacional, con inviernos relativamente secos y veranos húmedos. Por lo general, el promedio de precipitación anual oscila entre 30 y 100 cm. Las sequías periódicas son habituales.

Temperatura Los inviernos suelen ser firíos, con un promedio de temperatura que suele descender bastante por debajo de −10 °C. Los veranos son cálidos, con un promedio de temperatura que suele aproximarse a los 30 °C. **Plantas** Las plantas predominantes son las hierbas y las plantas pequeñas de hoja anchas, con alturas que oscilan desde unos pocos centímetros hasta 2 metros en la pradera de pastos largos. Las plantas desarrollan algunas adaptaciones a las sequías periódicas y prolongadas, y a los incendios. Los



Pradera nacional de Sheyenne en Dakota del Norte

pastos de las praderas templadas brotan poco después de que cesa el incendio. El asentamiento de mamíferos grandes que pacen en estos pastos impide el establecimiento de arbustos leñosos y árboles.

Animales Los mamíferos nativos son animales grandes que pacen en las praderas, como, por ejemplo, el visón y el caballo salvaje. En las praderas templadas también habita una amplia variedad de animales que viven en cuevas, como, por ejemplo, las marmotas de la llanura norteamericana.

Impacto humano Los suelos fértiles y profundos determinan que las praderas templadas sean sitios ideales para la agricultura, en especial, para cosechar cereales. Como consecuencia, la mayoría de las praderas norteamericanas y gran parte de las que se encuentran en Eurasia se convirtieron en granjas.

BOSQUE DE CONÍFERAS

Distribución El **bosque de coníferas** septentrional o *ta*iga se extiende a través de una banda ancha en la región norte de América del Norte y Eurasia hasta el extremo de la tundra ártica y es el bioma terrestre más grande del planeta.

Precipitación Por lo general, las precipitaciones oscilan entre 30 y 70 cm y las sequías periódicas son habituales. Sin embargo, algunos bosques de coníferas costeros del noroeste de los Estados Unidos (junto al Pacífico) son selvas tropicales templadas y pueden recibir más de 300 cm de precipitaciones anuales.

Temperatura El invierno suele ser frío y largo; el verano puede ser cálido. Algunas áreas del bosque de coníferas siberiano presentan temperaturas que oscilan desde -70 °C en invierno hasta más de 30 °C en verano.

Plantas En los bosques de coníferas predominan estos últimos árboles, como, por ejemplo, el pino y distintas clases de abeto. La forma cónica de muchas coníferas impide la acumulación demasiada nieve que puede romper las ramas. La diversidad de plantas en las capas de arbustos y hierbas es menor que en los bosques caducifolios templados.

Animales Hay muchas aves migratorias que se alojan en los bosques de coníferas, pero también hay muchas especies que viven allí durante todo el año. Hay varios mamíferos en estos bosques, como, por ejemplo el alce, el oso pardo y el rigre siberiano. El aumento periódico de las poblaciones de insectos que se alimentan de los árboles predominantes puede destruir gran cantidad de ellos.

Impacto humano Aunque no hay poblaciones humanas establecidas en estos bosques de coníferas, su tala se realiza a una velocidad alarmante y los bosques más antiguos pronto pueden desaparecer.

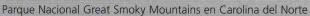


Parque nacional Rocky Mountain en Colorado



BOSQUE CADUCIFOLIO TEMPLADO





Distribución Se encuentran, sobre todo, en latitudes medias del hemisferio norte, con áreas más pequeñas en Nueva Zelanda y Australia.

Precipitación El promedio de precipitaciones puede oscilar entre 70 y más de 200 cm por año. La lluvia es abundante en todas las estaciones y se presenta como lluvia en verano y como nieve en invierno.

Temperatura Durante el invierno, el promedio de temperatura se encuentra alrededor de 0 °C. Los veranos presentan temperaturas máximas cercanas a los 30 °C y son cálidos y húmedos.

Plantas Un **bosque caducifolio templado** maduro tiene capas verticales muy diversas y bien delimitadas que consisten en una bóveda cerrada, uno o dos estratos de árboles más bajos, una capa de arbustos y un estrato her-



báceo. Hay pocas epífitas. Las plantas que predominan en el hemisferio norte son árboles caducos que pierden sus hojas antes del invierno cuando

las temperaturas bajas reducirían la fotosíntesis y dificultarían la absorción de agua a partir de la tierra congelada. En Australia predominan los eucaliptos perennes.

Animales En el hemisferio norte, muchos mamíferos hibernan durante el invierno, mientras que muchas especies de aves migran hacia climas más cálidos. Los mamíferos, las aves y los insectos utilizan todos los estratos verticales del bosque.

Impacto humano El hombre ha poblado masivamente los bosques templados de hojas anchas de todo el mundo. La tala de árboles para la agricultura y el desarrollo urbano han destruido casi todos los bosques caducos de América del Norte. Sin embargo, debido a su capacidad de recuperación, estos bosques vuelven a ocupar gran parte de sus límites originales.

TUNDRA

Distribución La tundra ocupa áreas amplias del Ártico que representan el 20% de la superficie terrestre. El viento y las temperaturas bajas crean comunidades de plantas similares, denominadas *tundras alpinas*, en los picos de las altas montañas de todas las latitudes, incluso en los trópicos. **Precipitación** Las precipitaciones oscilan entre 20 y 60 cm anuales en la tundra ártica, pero pueden exceder los 100 cm en la tundra alpina. **Temperatura** Los inviernos son largos y fríos y el promedio de tempe-

ratura en algunas áreas desciende por debajo de –30 °C. Los veranos son cortos con temperaturas frías, con un promedio menor de 10 °C.

Plantas La vegetación de la tundra es, sobre todo, herbácea y está compuesta de una mezcla de líquenes, musgos, pastos y hierbas pequeñas de hojas anchas, junto con arbustos enanos y árboles. Hay una capa permanente de tierra congelada denominada escarcha permanente que impide la filtración de agua.

Animales El buey almizclero grande es el animal residente, mientras que el caribú y el ciervo migran a través de esta región. Los depredadores son los osos, los lobos y los zorros. Las aves migratorias utilizan la tundra durante el verano.

Impacto humano La tundra está escasamente poblada, pero ha atraído el interés de la industria minera y de extracción de petróleo durante los últimos años.



Parque Nacional Denali, Alaska, en otoño

A lo largo de este capítulo sobre los diversos biomas acuáticos y terrestres de la Tierra se han presentado muchos ejemplos que indican el impacto considerable que ejercen los factores abióticos sobre el ambiente de un organismo. En el siguiente capítulo se comentarán los organismos en forma más detallada y se examinará la forma en que los mecanismos y las adaptaciones conductuales desempeñan papeles importantes en las interacciones entre un organismo y las partes no vivientes y vivientes de su ambiente.

Evaluación de conceptos



- 1. En función del climógrafo que se muestra en la figura 50-18, ¿cuáles son las diferencias principales entre la tundra seca y el desierto?
- 2. Identifique el bioma natural en el que vive y resuma sus características abióticas y bióticas. ¿Refleja esta descripción el sitio donde vive? Justifique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 50

Concepto 💆 🗀

La ecología es el estudio de las interacciones entre los organismos y el ambiente

- Ecología y biología evolutiva (p. 1081). Los sucesos que se producen en una escala de tiempo ecológica afectan a la vida en una escala de tiempo evolutiva.
- Los organismos y el ambiente (pp. 1081-1082). Algunas preguntas que se formulan los ecologistas son: ¿quién vive en cada sitio?, ¿por qué vive allí? y ¿cuántos individuos hay? Los ecologistas usan las observaciones y los experimentos para analizar la distribución y la abundancia de las especies y otros fenómenos ecológicos. El ambiente de cualquier organismo está formado por componentes tanto abióticos como bióticos.
- Subcampos de la ecología (pp. 1082-1083). La ecología puede dividirse en varios subcampos de estudio, que van desde la ecología del organismo hasta la dinámica de los ecosistemas, los paisajes y la biosfera. Los estudios ecológicos modernos superan los límites existentes entre áreas tradicionalmente separadas.
- Ecología y aspectos ambientales (p. 1083). La ecología proporciona las bases científicas de los principios ambientales. Muchos ecologistas defienden el principio prudente de "mirar antes de saltar".

Concepto 20

Las interacciones entre los organismos y el ambiente limitan la distribución de las especies

- Dispersión y distribución (pp. 1084-1085). La dispersión de los organismos produce patrones amplios de distribución geográfica. Las expansiones de los límites naturales y los trasplantes de especies sugieren hipótesis que explican la razón por la cual las especies se localizan en sitios específicos. Las especies trasplantadas pueden alterar el ecosistema en que se sitúan.
- Conducta y selección del hábitat (p. 1085). Algunos organismos no ocupan sus límites potenciales. La distribución de las especies puede verse limitada por conductas de selección del hábitat.
- Factores bióticos (pp. 1085-1086). Los factores bióticos que afectan a la distribución de los organismos consisten en interacciones con otras especies, como, por ejemplo, depredación y competición.
- Factores abióticos (pp. 1086-1087). Entre los factores abióticos importantes que afectan a la distribución de las especies se

- encuentran la temperatura, el agua, la luz solar, el viento, las rocas y la tierra.
- Clima (pp. 1087-1092). Los patrones climáticos globales dependen, en gran medida, de los estímulos provenientes de la energía solar y la rotación de la Tierra alrededor del sol. Los efectos locales. regionales y estacionales del clima reciben influencias de las masas de agua, las montañas y el ángulo cambiante del sol durante el año. Las pequeñas diferencias en los factores abióticos determinan el desarrollo de microclimas.

Concepto 50=

Los factores bióticos y abióticos inciden sobre la estructura y la dinámica de los biomas acuáticos

Los biomas acuáticos representan la mayor parte de la biosfera en términos de superficie y suelen estar estratificados en función de la penetración de la luz, la temperatura y la estructura de la comunidad. Los biomas marinos tienen mayor concentración salina que los biomas de agua dulce (pp. 1092-1098).

Concepto

El clima determina en gran medida la distribución y la estructura de los biomas terrestres

- Clima y biomas terrestres (p. 1098). Los climógrafos muestran que la temperatura y las precipitaciones se correlacionan con los biomas, pero, como estas áreas se superponen, otros factores abióticos deben cumplir una función en la determinación de sus límites.
- Características generales de los biomas terrestres (pp. 1098-1104). Los biomas terrestres suelen recibir su nombre debido a factores físicos o elimáticos importantes y a su vegetación predominante. La estratificación es una característica notable de estos biomas.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes áreas de estudio se dedica al intercambio de energía, los organismos y la materia entre los ecosistemas?
 - a. Ecología demográfica.
- d. Ecología del ecosistema.
- b. Ecología de los organismos.
- e. Ecología de la comunidad.
- c. Ecología del paisaje.

- 2. ¿Qué afirmación sobre la dispersión es falsa?
 - a. La dispersión es un componente común de los ciclos de vida de las plantas y de los animales.
 - b. La colonización de las áreas devastadas después de las inundaciones o las erupciones volcánicas depende de la dispersión.
 - c. La dispersión solo se produce en una escala de tiempo evolutiva.
 - d. Las semillas son estadios de dispersión importantes en los ciclos de vida de la mayoría de las plantas fanerógamas.
 - e. La capacidad de dispersarse puede limitar la distribución geográfica de una especie.
- 3. Imagine alguna catástrofe cósmica que sacude la Tierra y determina que pierda su inclinación. En cambio, su eje queda perpendicular a una línea que une el sol con la Tierra. El efecto más predecible de este cambio sería:
 - a. La desaparición de las noches y los días.
 - b. Un gran cambio en la duración del año.
 - c. El enfriamiento del ecuador.
 - d. Una pérdida de las variaciones estacionales en las latitudes septentrionales y meridionales.
 - e. La eliminación de las corrientes oceánicas.
- 4. Mientras escalamos montañas podemos observar transiciones en las comunidades biológicas que son análogas a los cambios:
 - a. En los biomas en diferentes latitudes.
 - b. En distintas profundidades del océano.
 - c. En una comunidad durante estaciones diferentes.
 - d. En un ecosistema a medida que transcurre el tiempo.
 - e. Cuando se viaja a través de los Estados Unidos desde el este hacia el oeste.
- 5. Los océanos afectan a la biosfera de todas las siguientes maneras *excepto*:
 - a. Por medio de la producción de una cantidad importante del oxígeno de la biosfera.
 - b. Por medio de la eliminación del dióxido de carbono de la atmósfera.
 - c. Por medio de la moderación del clima en los biomas terrestres.
 - d. Por medio de la regulación del pH en los biomas de agua dulce y en el agua subterránea.
 - e. Como fuente principal de las precipitaciones terrestres.
- 6. ¿Qué zona del lago estaría ausente en uno muy poco profundo?
 - a. Zona béntica.
 - b. Zona afótica.
 - c. Zona pelágica.
 - d. Zona litoral.
 - e. Zona limnética.
- 7. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es *verdadera* con respecto a los lagos oligotróficos y los eutróficos?
 - a. Los lagos oligotróficos son más susceptibles al agotamiento de oxígeno.
 - b. Las tasas de fotosíntesis son más bajas en los lagos eutróficos.
 - c. El agua de los lagos eutróficos tiene concentraciones más bajas de nutrientes.
 - d. Los lagos eutróficos tienen mayor concentración de nutrientes.
 - e. Los sedimentos de los lagos oligotróficos contienen mayor cantidad de materia orgánica capaz de descomponerse.

- 8. ¿Cuál de las siguientes es una característica de la mayoría de los biomas terrestres?
 - a. Promedio de precipitaciones anuales mayor de 25 cm.
 - b. Distribución determinada casi por completo por los patrones de rocas y suelos.
 - c. Límites claros entre biomas adyacentes.
- d. Vegetación que revela estratificación.
 - e. Meses invernales fríos.
- 9. ¿Cuál de los siguientes biomas está apareado *correctamente* con la descripción de su clima?
 - a. Sabana temperatura fría, precipitación uniforme durante el año.
 - b. Tundra veranos largos, inviernos suaves.
 - c. Bosque caducifolio templado estaciones proliferativas relativamente cortas, inviernos suaves.
 - d. Praderas templadas inviernos relativamente cálidos, la mayor parte de las precipitaciones en el verano.
 - e. Selvas tropicales duración de los días y temperatura casi constantes.
- 10. Suponga que la cantidad de las especies de aves depende principalmente del número de estratos verticales en el medio ambiente. Si es así, ¿en cuál de los siguientes biomas habría mayor cantidad de especies de aves?
 - a. Selva tropical.
 - b. Sabana.
 - c. Taiga.
 - d. Bosque templado de hojas anchas.
 - e. Pradera templada.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Comente la forma en que se aplica el concepto de tiempo a las situaciones ecológicas y a los cambios evolutivos. ¿En algún momento coinciden el tiempo ecológico y el tiempo evolutivo? Si es así, ¿podría dar algún ejemplo?

Problemas científicos

Mientras escala una montaña observa una especie de planta que tiene una forma de crecimiento a baja altura y una forma muy distinta en regiones elevadas. Se pregunta si representan dos poblaciones genéticas diferentes de esta especie, cada una adaptada a las condiciones prevalentes, o si esta especie tiene flexibilidad de desarrollo y puede asumir ambas formas de crecimiento en función de las condiciones locales. ¿Qué experimentos podría diseñar para comprobar estas dos hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

En las tiendas de animales de los Estados Unidos se puede comprar una variedad de peces, aves y reptiles no autóctonos. Describa algunas de las situaciones en las cuales este comercio de mascotas podría poner en peligro a las plantas y los animales nativos. ¿Debe el gobierno regular el comercio de mascotas? ¿Existen en la actualidad restricciones sobre las especies que se pueden vender en las tiendas de animales de su ciudad? ¿Cómo compensaría este tipo de regulaciones con los derechos de las personas?

Ecología del comportamiento



▲ Fig. 51-1. Pareja de grullas japonesa (Grus japonicus) del este de Asia durante el cortejo.

Conceptos clave

- **51-1** Los ecólogos del comportamiento distinguen entre las causas próximas y finales de la conducta
- **51-2** Muchos comportamientos tienen un fuerte componente genético
- **51-3** El ambiente interactúa con la composición genética de los animales e influye en el desarrollo de su comportamiento
- **51-4** Los rasgos comportamentales pueden evolucionar por selección natural
- **51-5** La selección natural favorece el comportamiento que aumentan el éxito reproductivo y la supervivencia
- **51-6** El concepto de aptitud inclusiva puede explicar la mayor parte del comportamiento social altruista

Panorama general

Estudio del comportamiento

s probable que los seres humanos hayamos estudiado el de comportamiento animal desde el comienzo de nuestra existencia. Como cazadores -y, a veces, como presas- el conocimiento del comportamiento animal era esencial para la supervivencia del hombre. Pero otros animales también atraen la atención más allá de la necesidad de obtener información práctica. Por ejemplo, las grullas son animales que cautivaron el interés del ser humano desde hace mucho tiempo, tal vez debido a que son grandes y su conducta se observa con facilidad (fig. 51-1). Los machos y las hembras desarrollan rituales de cortejo elaborados que implican movimientos elegantes semejantes a una danza y vocalizaciones sincronizadas. La observación de estos rituales determinó que muchas personas consideraran a estos animales como símbolos de la fidelidad y la devoción. Algunas de las conductas más llamativas de las grullas se asocian con sus migraciones anuales. Todas las primaveras, miles de grullas vuelan desde las tierras frías en el sur de Eurasia, el norte de África y América del Norte hacia tierras más septentrionales donde construyen sus nidos. Varias especies de grullas vuelan cientos o miles de kilómetros, y se detienen periódicamente con el objeto de descansar y alimentarse. Debido a que las grullas que migran vuelan a grandes alturas y cantan mientras vuelan, algunas culturas las consideraron mensajeras entre la Tierra y el Cielo.

La disciplina científica moderna llamada ecología del comportamiento amplía este tipo de observaciones sobre el comportamiento animal por medio de la evaluación de la forma en que se controla esta clase de comportamiento y la manera en que se desarrolla, evoluciona y contribuye a la supervivencia y al éxito reproductivo. Por ejemplo, un ecologista conductista puede tratar de averiguar la relación entre las similitudes o las diferencias entre las formas de cortejo y las semejanzas o diferencias genéticas entre las especies de grullas, además de la manera en que el aprendizaje contribuye al desarrollo del cortejo. La migración podría asociarse con preguntas como: ¿por qué cantan las grullas que migran?, ¿qué factores ambientales desencadenan la migración? o ¿cómo contribuye la migración al éxito reproductivo de las grullas? La ecología conductista es esencial para resolver problemas muy importantes relacionados con temas muy diversos, desde la conservación de especies en peligro hasta el control de enfermedades infecciosas. Este capítulo se centra en estas preguntas y en otras e intenta comprender la forma en que la conducta se relaciona con la genética, el ambiente y la evolución.

Concepto 51-1

Los ecólogos del comportamiento distinguen entre las causas próximas y finales de la conducta

Las preguntas que surgen en relación con el comportamiento pueden dividirse de forma general en dos clases: las que se concentran en el estímulo inmediato y el mecanismo del comportamiento y las que exploran la forma en que el comportamiento contribuye a la supervivencia y la reproducción. No obstante, en primer lugar se considerará una pregunta todavía más fundamental: ¿qué abarca el término comportamiento?

¿Qué es el comportamiento?

Los rasgos relacionados con el comportamiento forman parte del fenotipo del animal de la misma manera que la longitud de sus apéndices o el color de su pelaje. La mayor parte de lo que denominamos conducta es el resultado visible de la actividad muscular de un animal, como cuando un depredador persigue su presa o un pez eleva sus aletas para delimitar su territorio (fig. 51-2). En algunos comportamientos se desarrolla actividad muscular, pero ésta es menos evidente, como cuando un ave usa sus músculos para expulsar aire de sus pulmones y darle forma a los sonidos en su garganta para producir una canción. Algunas actividades no musculares también se consideran conductas, por ejemplo, cuando un animal secreta una hormona que atrae a los miembros del sexo opuesto. Además, se puede considerar que el aprendizaje es un proceso conductual. Por ejemplo, un ave joven puede aprender a reproducir una canción que escucha cuando la canta un adulto de su especie, aunque la actividad muscular basada en la memoria no se desarrolle hasta varios meses después, cuando el ave comienza a cantar la canción por su propia cuenta. Por tanto, además de analizar los comportamientos observables, sobre todo, en la forma de actividades desarrolladas por músculos, los ecólogos del comportamiento también evalúan los mecanismos en que se basan estos comportamientos, que, a veces, no comprometen la actividad de músculos. En palabras más simples, podemos considerar un comportamiento a todo lo que hace un animal y a la forma en que lo hace.

Preguntas próximas y finales

Cuando se observa un comportamiento determinada se pueden formular preguntas *próximas y finales*. Las **preguntas próximas** sobre el comportamiento se concentran en los estímulos ambientales, si es que hay alguno, que desencadenan una conducta, y también en los mecanismos genéticos, fisiológicos y anatómicos de los que depende un comportamiento. Las preguntas próximas suelen comenzar con "cómo". Por ejemplo, como muchos otros animales, las grullas japonesas que se observan en la figura 51-1 se reproducen en primavera y a comienzos del



▲ Fig. 51-2. Un cíclido (Neolamprologus tetracephalus) africano macho con las aletas erguidas. La contracción muscular que eleva las aletas es una respuesta comportamental ante una amenaza en el territorio del pez.

verano. Una pregunta próxima sobre el momento de la reproducción de esta especie sería: ¿cómo influye la duración del día sobre la reproducción de las grullas japonesas? Una hipótesis razonable para la causa próxima de esta conducta es que el efecto del aumento de la duración del día sobre la producción de hormonas y la respuesta a hormonas específicas desencadenan la reproducción. De hecho, en experimentos realizados con varios apimales se ha demostrado que la prolongación de la exposición diurna a la luz produce cambios nerviosos y hormonales que producen comportamientos asociados con la reproducción, como el canto y la construcción del nido en las aves.

A diferencia de las preguntas próximas, las preguntas finales abordan la importancia evolutiva de la conducta. Las preguntas finales son del tipo: ¿por qué la selección natural favorece esta conducta y no una diferente? Las hipótesis que tratan de resolver las preguntas del "¿por qué?" proponen que el comportamiento aumenta la aptitud de alguna forma específica. Una hipótesis probable que explica la reproducción de las grullas japonesas en primavera y comienzos del verano indica que la reproducción es más productiva en ese momento del año. Por ejemplo, en esa época, las aves progenitoras pueden encontrar gran cantidad de alimentos para el crecimiento rápido de las crías, lo que proporciona una ventaja en el éxito reproductivo en comparación con las aves que nacen en otras temporadas.

Aunque la causa próxima es diferente de la causa final, los dos conceptos están conectados entre sí. Los mecanismos próximos producen conductas que han evolucionado porque producen ventajas en algún aspecto en particular. Por ejemplo, el aumento de la duración del día, propiamente dicho, tiene escasa importancia en la adaptación de las grullas japonesas, pero debido a que se asocia con condiciones que aumentan el éxito reproductivo, es decir, mayor disponibilidad de alimentos para las crías, la reproducción cuando los días son más largos es un mecanismo próximo que evolucionó en las grullas.

Etología

A mediados del siglo xx, varios biólogos comportamentales pioneros desarrollaron la etología, que es el estudio científico del comportamiento animal, en particular, en su medio. Algunos etólogos, como Niko Tinbergen de los Países Bajos y Karl von Frisch y Konrad Lorenz de Austria, que compartieron un premio Nobel en 1973, establecieron las bases conceptuales sobre las que se construyó la ecología del comportamiento moderna. En un artículo de 1963, Tinbergen sugirió cuatro preguntas que deben responderse para comprender bien todos los tipos de comportamiento. Sus preguntas, que se siguen considerando fundamentales para la ecología del comportamiento, pueden resumirse de la siguiente manera:

- 1. ¿Cuál es el fundamento básico del comportamiento, que incluye mecanismos químicos, anatómicos y fisiológicos?
- 2. ¿Cómo influye el desarrollo del animal, desde el cigoto hasta el individuo maduro, sobre el comportamiento?
- 3. Cuál es la historia evolutiva del comportamiento?
- 4. ¿Cómo contribuye el comportamiento a la supervivencia y a la reproducción (aptitud)?

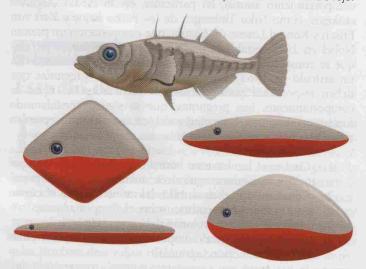
La lista de Tinbergen abarca tanto preguntas próximas como finales. Las dos primeras, que se concentran en el mecanismo y el desarrollo del comportamiento, son preguntas próximas, mientras que las dos últimas son preguntas finales o evolutivas. La naturaleza complementaria de las perspectivas próxima y última puede demostrarse a través de las conductas que solían analizar los etólogos clásicos, como, por ejemplo, los patrones de acción fija y la impronta.

Patrones de acción fija

Un tipo de comportamiento que ha sido evaluado extensamente por los etólogos es el patrón de acción fija (PAF), que es una secuencia de actos no aprendidos que no puede modificarse y que una vez que comienza, debe proseguir hasta terminar. El desencadenante de un PAF es un estímulo sensitivo externo denominado estímulo señal. Tinbergen estudió hechos que se convirtieron en ejemplos clásicos del estímulo señal y el PAF en el pez espinoso macho (Gasterosteus aculeatus) que ataca a otros machos cuando invaden su territorio reproductivo. El estímulo para la conducta de ataque es el vientre rojo del intruso; el gasterosteo no ataca a peces intrusos sin vientre rojo (la hembra de esta especie no tiene el vientre rojo), pero ataca con rapidez a objetos usados como modelo que poseen algún elemento de color rojo (fig. 51-3). En realidad, Tinbergen se interesó en este tema cuando observó por casualidad que su pez respondía de forma agresiva cuando un objeto rojo atravesaba el acuario. Como resultado de esta investigación, que se publicó en 1937,



(a) Pez espinoso (Gasterosteum aculeatus) que muestra su vientre rojo.



(b) El modelo de la parte superior sin el vientre rojo no produce una respuesta agresiva en el pez espinoso de sexo masculino. Los otros modelos, que tienen vientres rojos, producen respuestas intensas.

▲ Fig. 51-3. Estímulos señal en un patrón de acción fija clásico.



CAUSA PRÓXIMA: el vientre rojo del macho intruso actúa como estímulo signo que desencadena la agresión en el macho.

CAUSA FINAL: al alejar a otros machos el individuo disminuye la probabilidad de que los huevos de su territorio sean fertilizados por ellos.

▲ Fig. 51-4. Perspectivas próxima y final en el comportamiento agresiva de machos de peces espinosos (Gasterosteus aculeatus).

Tinbergen descubrió que el color rojo era un componente clave del estímulo señal que desencadenaba la agresión en los machos de esta especie. En la **figura 51-4** se ofrecen explicaciones tanto próximas como finales relacionadas con este PAF específico observado en los machos de los peces espinosos.

Impronta

Otro fenómeno evaluado por los etólogos clásicos es la impronta, un tipo de comportamiento que abarca componentes aprendidos e innatos y que suele ser irreversible. La impronta se distingue de otros tipos de aprendizaje porque posee un período sensible, que es una fase limitada en el desarrollo del animal que representa el único momento en el que se pueden aprender ciertas conductas. Un ejemplo de impronta se observa en los gansos jóvenes que siguen a su madre. En las especies que cuidan a sus crías, la relación entre el padre y las crías es una parte crucial del ciclo de vida. Durante el período de conexión, la cría copia las conductas de su padre y aprende los comportamientos básicos de su especie, a la rez que el padre aprende a reconocer a sus crías. Por ejemplo, en las gaviotas, el período sensible para la conexión entre el padre y las crías dura entre uno y dos días. Si no se produce este enlace, el padre no cuida a las crías y éstas mueren, lo que determina una reducción del éxito reproductivo paterno.

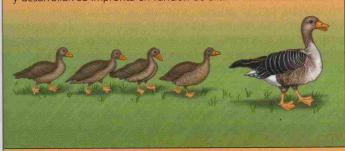
Sin embargo, ¿cómo saben reconocer las crías a partir de quién o de qué deben desarrollar la impronta? ¿Cómo saben los gansos jóvenes que deben seguir a su madre? En las aves, la tendencia a la respuesta es innata; el mundo exterior proporciona el estímulo de impronta, al que está dirigida la respuesta. Los experimentos con muchas especies de aves acuáticas indican que no reconocen a su "madre" de forma innata. Estos animales responden e identifican el primer objeto que encuentran y que tiene ciertas características específicas. En los experimentos clásicos realizados en la década de 1930, Konrad Lorenz demostró que el estímulo de impronta más importante en los gansos grises o gansos alvares era el movimiento de un objeto que se alejaba de las crías. Cuando el ansarino criado en incubadora pasaba sus pri-

meras horas con Lorenz en vez de con un ganso, desarrollaba la impronta con él y, a partir de ese momento, le seguía y no reconocía a su madre biológica ni a otros adultos de la misma especie. Éstos son otros ejemplos de explicaciones próximas y

últimas, como se señala en la figura 51-5.

Las grullas también desarrollan improntas al nacer y esto determina problemas y oportunidades en los programas de crianza en cautiverio creados para salvar especies de grullas en peligro de extinción. Por ejemplo, un grupo de 77 grullas blancas en vías de extinción criadas por grullas grises desarrolló su impronta en las grullas que actuaron como padres sustitutos; ninguna de las grullas blancas formó una relación con otra grulla blanca. Como consecuencia, los programas de cría en cautiverio aíslan a las grullas jóvenes y las exponen a imágenes y sonidos de miembros de su propia especie. Sin embargo, la impronta también puede usarse para contribuir a la conservación de las grullas (fig. 51-6). Las grullas blancas jóvenes que

COMPORTAMIENTO: los gansos jóvenes siguen a su madre y desarrollan su impronta en función de ella.



CAUSA PRÓXIMA: durante un estadio de desarrollo temprano pero crucial los gansos jóvenes observan cómo se aleja de ellos su madre y emite llamados.

CAUSA FINAL: por lo general los gansos que siguen y desarrollan su impronta en función de sus madres reciben más cuidado y aprenden las habilidades necesarias, por lo que tienen más probabildiades de sobrevivir que los que no siguen a sus madres.

▲ Fig. 51-5. Perspectivas próxima y final en la impronta del ganso.



▲ Fig. 51-6. Impronta para la conservación. Los biólogos conservacionistas aprovechan la impronta de las grullas jóvenes para enseñarles una ruta migratoria. Un piloto vestido con un traje de grulla viaja en un aeroplano ultraligero y actúa como padre sustituto.

desarrollan improntas en seres humanos "disfrazados de grullas" aprenden a seguir a estos "padres" que vuelan en aeroplanos ultraligeros a través de nuevas rutas de migración. Es importante señalar que estas grullas forman enlaces con otras grullas blancas.

Aunque esta investigación sobre la impronta y los patrones de acción fija es mucho menos activa que en el pasado, el estudio realizado sobre estos comportamientos ayudó a distinguir entre las causas próxima y última de la conducta. Estos estudios también contribuyeron a establecer una tradición de enfoques experimentales en la ecología del comportamiento.

Evaluación de conceptos

51-1

- 1. Una ardilla terrestre que ve a un depredador puede emitir un grito intenso y breve. Enumere cuatro preguntas relacionadas con este comportamiento, una para cada una de las cuatro preguntas de Tinbergen. Establezca si son preguntas próximas o finales.
- 2. Si un huevo rueda fuera del nido, el ganso lo recupera con movimientos suaves de su pico y su cabeza. Si los investigadores retiran el huevo o lo reemplazan por una pelota durante este proceso, el ganso no altera su respuesta. ¿Qué tipo de comportamiento es éste? Sugiera una explicación próxima y una última.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 51=2

Muchos comportamientos tienen un fuerte componente genético

Múltiples investigaciones han demostrado que los rasgos conductuales, como los aspectos anatómicos y fisiológicos de un fenotipo, son resultado de interacciones complejas entre factores genéticos y ambientales. Esta conclusión contrasta con la concepción popular de que el comportamiento se debe a los genes (naturaleza) o al medio (nutrición). En biología, la naturaleza no se opone a la nutrición. En su lugar, los biólogos analizan la forma en que tanto los genes como el medio influyen en el desarrollo de los fenotipos, incluidos los fenotipos comportamentales. Si bien primero se comentan las influencias genéticas sobre la conducta y se retrasa el comentario sobre las influencias ambientales, se debe recordar que todos los comportamientos dependen tanto de los genes como del ambiente.

Un enfoque para evaluar la influencia de distintos factores sobre una conducta específica consiste en observar esta conducta en función de la norma de reacción (fig. 14-13). Por ejemplo, se podrían medir los fenotipos comportamentales asociados con un genotipo específico que se desarrollan en ciertos ambientes. En algunos casos, el comportamiento es variable y depende de la experiencia ambiental. En otros casos, casi todos los individuos de una población exhiben un comportamiento muy similar, pese a las diferencias ambientales internas y externas durante el desarrollo y el resto de la vida. El comportamiento que es fija desde el punto de vista del desa-

rrollo se denomina comportamiento innato. Estos comportamientos innatos se encuentran bajo una influencia genética fuerte, como se comentará en los siguientes ejemplos.

Movimientos dirigidos

Muchos movimientos de los animales, desde los simples, que se desarrollan dentro de pocos milímetros, hasta movimientos complejos que abarcan cientos o miles de kilómetros, reciben influencias genéticas fuertes. Debido a la función evidente de los genes en el control de estos movimientos de los animales pueden denominarse movimientos dirigidos.

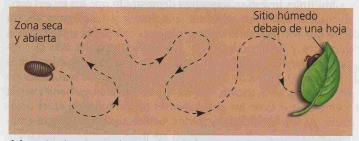
Cinesis

Una cinesis es un cambio simple en la actividad o la velocidad de dirección en respuesta a un estímulo. Por ejemplo, las cochinillas de tierra (también denominadas bichos bolita), crustáceos terrestres que sobreviven mejor en ambientes húmedos, exhiben cinesis en respuesta a variaciones de la humedad (fig. 51-7a). Las cochinillas de tierra son más activas en áreas secas y menos activas en áreas húmedas. Aunque estos animales no se acercan o se alejan de condiciones específicas, el aumento del movimiento cuando el ambiente es seco incrementa su probabilidad de abandonar el área seca y hallar un área húmeda. Como estos animales disminuyen su velocidad en un área húmeda tienden a permanecer allí.

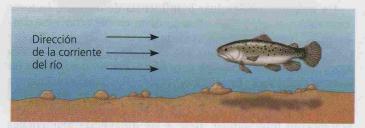
Taxia

A diferencia de la cinesis, la taxia es un movimiento automático de acercamiento (taxia positiva) o alejamiento (taxia negativa) de algún estímulo. Por ejemplo, múchos peces que viven en las corrientes, como la trucha, revelan reotaxia posi-

▼ Fig. 51-7. Cinesis y taxia.



(a) La cinesis aumenta la probabilidad de que una cochinilla de tierra encuentre un ambiente húmedo y permanezca en él.



(b) La reotaxia positiva mantiene a la trucha en contra de la corriente, dirección desde la que provienen la mayor parte de los alimentos.

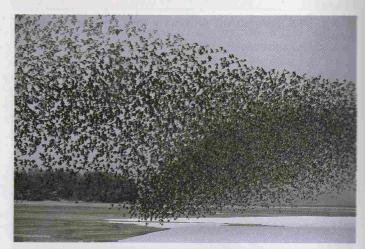
tiva (del griego *rheos*, corriente); estos animales nadan o se orientan automáticamente en dirección corriente arriba (hacia la corriente). Esta taxia evita que el pez pierda su trayectoria y los mantiene situados en la dirección desde donde vienen los alimentos (fig. 51-7b).

Migración

Es fácil suponer que un comportamiento simple, como la cinesis que desarrollan las cochinillas de tierra o la reotaxia positiva de la trucha, se encuentra bajo un control genético fuerte. Sin embargo, las influencias genéticas pueden ser importantes incluso en comportamientos más complejos. Por ejemplo, los ornitólogos observaron que muchas características de la conducta de las aves migratorias están programadas genéticamente (fig. 51-8).

Una de las aves migratorias estudiadas de forma más extensa es la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), un pájaro cantor pequeño que vive en las islas de Cabo Verde en la costa de África occidental y se extiende hasta el norte de Europa. La conducta migratoria de estas aves difiere bastante entre las distintas poblaciones; por ejemplo, aunque todas las currucas capirotadas que viven en la porción septentrional del territorio migran, por lo general, durante la noche, las de las islas Cabo Verde no migran. Durante la temporada de migración normal, las currucas capirotadas migratorias que viven en cautiverio vuelan durante la noche en la jaula sin descansar o mueven sus alas con rapidez mientras están sentadas en una percha.

Peter Berthold y sus colaboradores, del Centro de Investigación Ornitología Max Planck de Randolfzell, Alemania, estudiaron la base genética de esta conducta, que denominaron "inquietud migratoria", en varias poblaciones de currucas capirotadas. En un estudio, el equipo investigador cruzó (apareó) currucas capirotadas migratorias del sur de Alemania con otras no migratorias de Cabo Verde y sometió a sus descendientes a ambientes que simulaban un sitio o el otro. Alrededor del 40% de los descendientes criados en ambas condiciones reveló inquietud migrato-



▲ Fig. 51-8. Migración de las aves, un comportamiento que depende, en gran medida, del control genético. Cada primavera, las gallinetas occidentales (*Calidris mauri*) como las que se observan en la figura migran desde el sitio donde pasan el invierno, que puede ser tan meridional como Perú, hasta sus áreas reproductivas en Alaska. En el otoño, estas aves regresan a sus hogares para vivir durante el invierno.

ria, lo que condujo a Berthold a establecer que la inquietud migratoria era controlada por genes y respetaba un patrón de herencia poligénico (véase cap. 14). Otros experimentos sobre reproducción realizados por Berthold revelaron influencias genéticas en muchos componentes de la migración de la curruca capirotada, como se verá en otro apartado de este capítulo.

Señales y comunicación de los animales

Gran parte de la interacción social entre los animales implica la transmisión de información a través de comportamientos especializados denominadas señales (también conocidas como manifestaciones). En la ecología del comportamiento, una señal es una conducta que

produce una modificación del comportamiento de otro animal. La transmisión, la recepción y la respuesta a las señales constituyen la **comunicación** animal, un elemento esencial para las interacciones entre los individuos. Aunque el ambiente realiza contribuciones significativas en todos los sistemas de comunicación, algunas de sus características dependen de un control genético importante.

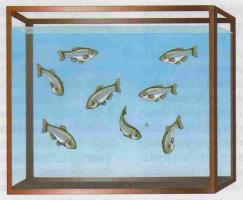
Muchas señales son muy efectivas en términos de costes de energía. Por ejemplo, una señal común entre los peces territoriales es levantar las aletas, lo que les proporciona mayor superficie y suele ser suficiente para que un intruso se aleje (fig. 51-2). Se requiere menos energía para levantar las aletas que para expulsar

a un macho que invade el territorio.

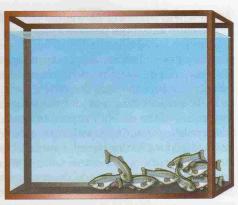
Los animales se comunican por medio de señales visuales, auditivas, químicas (olfatorias), táctiles y eléctricas. El tipo de señal empleada para transmitir información se relaciona bastante con el estilo de vida del animal y su ambiente. Por ejemplo, la mayoría de los mamíferos terrestres son nocturnos, lo que determina que las señales visuales sean relativamente ineficaces. Sin embargo, las señales olfatorias y auditivas funcionan de la misma manera en la oscuridad y en la luz y la mayoría de las especies de mamíferos envían sus señales a través de estos medios. En cambio, las aves son, sobre todo, diurnas y tienen un sentido del olfato relativamente ineficaz; se comunican principalmente por señales visuales y auditivas. A diferencia de la mayoría de los animales, los seres humanos somos diurnos y, al igual que las aves, utilizamos, sobre todo, la comunicación visual y auditiva. Por tanto, se puede disfrutar del canto y los colores brillantes que las aves utilizan para comunicarse entre sí. Si los seres humanos tuvieran las habilidades olfatorias tan desarrolladas de la mayoría de los mamíferos y pudieran detectar la inmensa variedad de sustancias químicas, nuestra perspectiva de la naturaleza sería muy diferente.

Comunicación química

Muchos animales que se comunican a través de olores emiten sustancias químicas denominadas **feromonas**. En la mayoría de los casos, tanto la producción de feromonas como las respuestas de los animales ante su presencia son genéticamente controladas. Las feromonas son frecuentes, sobre todo, entre los mamíferos y los insectos y suelen relacionarse con comportamientos repro-



(a) Las carpas están dispersas en un acuario antes de que se introduzca una sustancia de alarma.



(b) Luego de pocos segundos de introducir la sustancia de alarma los peces se acumulan cerca del fondo del acuario y reducen su movimiento.

▲ Fig. 51-9. Carpas que responden a la presencia de una sustancia de alarma.

ductivos. Por ejemplo, muchas polillas secretan feromonas que pueden atraer a sus parejas desde varios kilómetros de distancia. Una vez que las polillas se reúnen, las feromonas también desencadenan conductas específicas relacionadas con el cortejo.

El contexto de una señal química puede ser tan importante como la señal propiamente dicha. En una colonia de abejas obreras, las feromonas producidas por la reina y sus hijas, las obreras, mantiene el orden social complejo de la colmena. Cuando las abejas obreras de sexo masculino (zánganos) están fuera de la colmena, donde pueden aparearse con una reina, son atraídas por su feromona; cuando los zánganos están dentro de la colmena no muestran cambios por la acción de la feromona de la reina.

Las feromonas también actúan en comportamientos no reproductivas. Por ejemplo, cuando una carpa común o un bagre se lesiona, una sustancia de alarma almacenada en glándulas cutáneas del pez se dispersa en el agua e induce una respuesta de temor en el resto de los peces de la zona. Estos peces cercanos se tornan más alertas y se agrupan en conglomerados densos, con frecuencia cerca del fondo, donde evitan los ataques (fig. 51-9). Las feromonas pueden ser muy efectivas cuando sus concentraciones son bajas. Por ejemplo, solo 1 cm² de piel de la carpa *Pimela promelas* contiene una cantidad suficiente de sustancia de alarma para inducir una reacción aunque esté diluida en 58 000 L de agua.

Comunicación auditiva

Las canciones que interpretan la mayoría de las aves provienen del aprendizaje, por lo menos parcialmente, a partir de otros individuos de la misma especie. En cambio, en muchas especies de insectos, los rituales de apareamiento abarcan canciones características que suelen depender de un control genético directo. En especies de *Drosophila*, los machos producen sonido por medio de la vibración de sus alas y las hembras son capaces de reconocer las canciones de los machos de su especie a través de detalles como los intervalos entre los pulsos de las vibraciones de las alas, el ritmo de la canción y la duración de los pulsos. Varias evidencias indican que la estructura de la canción en los machos de *Drosophila* se controla por los genes y está sujeta a una presión selectiva intensa. Por ejemplo, los machos criados de forma aislada producen una canción característica de su especie, aunque no se hayan expuesto a otros machos productores de ese sonido.

Además, la canción que emiten los machos presenta escasas variaciones entre individuos pertenecientes a una especie de Drosophila.

Aunque las especies de Drosophila poseen diferencias morfológicas y desarrollan sonidos de apareamiento distintos, algunas otras especies de insectos solo pueden identificarse a través de las canciones o las conductas de cortejo. Por ejemplo, en una época se creía que las crisopas verdes morfológicamente idénticas que vivían en el norte de Europa y en América del Norte pertenecían a una sola especie, Chrysoperla carnea. Sin embargo, los estudios realizados por Charles Henry y sus colaboradores y estudiantes de la University of Connecticut sobre las canciones de apareamiento revelaron la presencia de, por lo menos, 15 especies distintas, cada una con una canción de apareamiento diferente (fig.

51-10). Varias de estas especies idénticas desde el punto de vista morfológico pueden presentarse en el mismo ambiente (ejemplo del aislamiento conductual de las especies; figura 24-4).

Aunque durante más de 20 años de investigación, estos autores nunca observaron híbridos en las distintas especies de crisopas salvajes, Henry y sus colaboradores pudieron producir híbridos entre distintas especies en condiciones de laboratorio. Si bien todos los organismos de una especie cantan la misma canción, los descendientes híbridos criados en el laboratorio producen canciones que contienen elementos de ambas especies paternas. Estos datos llevaron a los investigadores a concluir que las canciones emitidas por las distintas especies de crisopas verdes dependían de un control genético.

Figura 51-10

investigación ¿Están bajo control genético los diferentes cantos de las especies estrechamente relacionadas de crisopas verdes?

EXPERIMENTO Charles Henry, Lucía Martínez y Kent Holsinger cruzaron machos y hembras de Chrysoperla plorabunda y Chrysoperla johnsoni, dos especies con morfologías idénticas que entonan distintas canciones para el cortejo.

SONOGRAMAS

Progenitor de Chrysoperla plorabunda

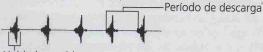


Unidad repetitiva convencional

Los investigadores registraron y compararon los cantos de ambos progenitores con los de la progenie híbrida que se había criado aislada de otras crisopas.

RESULTADOS La progenie híbrida F₁ entona un canto en el cual la longitud de la unidad repetitiva convencional es similar a la que produce el padre Chrysoperla plorabunda, pero el período de descarga, que es el intervalo entre las descargas vibratorias, es más parecido al del padre Chrysoperla johnsoni.

Híbridos F₁ fenotipo típico



Unidad repetitiva convencional

Los resultados de este experimento indican que los cantos entonados por Chrysoperla plorabunda y Chrysoperla johnsoni se controlan por genes.

Influencias genéticas sobre el apareamiento y el comportamiento paterno

La investigación comportamental descubrió una variedad de comportamientos en los mamíferos que se encuentran bajo un control genético relativamente fuerte, así como los mecanismos fisiológicos de estos comportamientos. Una de las líneas de investigación más llamativa se dedica al apareamiento y a la conducta paterna de los machos de ratones de pradera (Microtus ochrogaster).

Los ratones de pradera y algunas otras especies de ratones campestres son monógamos y este rasgo social solo se observa en cerca del 3% de los mamíferos. Los machos también contribuyen a la atención de las crías, otro rasgo relativamente poco frecuente en los mamíferos. A diferencia de casi todas las demás especies de ratones campestres, el macho del ratón de pradera forma un vínculo estrecho con una sola hembra después del apareamiento y se asocia con ella en conductas de higiene y abrigo (fig. 51-11). Además, aunque un macho no apareado con una hembra es muy poco agresivo con otros machos o hembras de la misma especie. un macho que tiene pareja se torna muy agresivo con machos o hembras de la especie, pero no con su pareja. Pocos días después del nacimiento de las crías, el individuo macho dedica bastante tiempo a cubrirlos, lamerlos y transportarlos, a la vez que mantiene la vigilancia en busca de intrusos.

Durante la última década, la investigación realizada por Thomas R. Insel y sus colaboradores en la Emory University ha dilucidado los controles genéticos y fisiológicos de las conductas paternas y sociales complejas observadas en los ratones de pra-



Fig. 51-11. Pareja de ratones de pradera (Microtus ochrogaster) acurrucados. Los ratones de pradera de América del Norte son monógamos. Los machos se asocian en forma muy estrecha con sus parejas, como se ilustra en esta figura, y contribuyen al cuidado de las crías.

dera. Los primeros datos sugirieron que la arginina-vasopresina (AVP), un neurotransmisor compuesto por nueve aminoácidos que se libera durante al apareamiento, podría mediar tanto la formación de un vínculo como la agresión desarrollada por los machos. En el sistema nervioso central, la AVP se une con un receptor denominado V_{1a}. Los investigadores de la Emory University hallaron diferencias significativas entre la distribución de los receptores V1a en el cerebro de los ratones de pradera monógamos y en ratones de montaña promiscuos (que viven en regiones montañosas del oeste de América del Norte).

Para determinar si la distribución de los receptores V_{1a} es un factor clave en el control del comportamiento de apareamiento y cuidado paterno en los ratones de pradera, Insel y sus colaboradores insertaron el gen para el receptor V_{1a} de este ratón en un ratón de laboratorio. Este individuo transgénico no solo desarrolló una distribución cerebral de los receptores V_{1a} bastante similar a la de los ratones de pradera, sino que además reveló muchos de los comportamientos de apareamiento de los ratones campestres monógamos. En cambio, el ratón de tipo salvaje de sexo masculino no presentó la misma distribución del receptor V_{1a} y no reveló este tipo de comportamiento. Por tanto, aunque hay muchos genes que influyen sobre la conducta de apareamiento en estos ratones, parece ser que un solo gen puede mediar un porcentaje considerable de este comportamiento complejo (y tal vez del comportamiento de cuidado paterno) que se observa en los ratones de pradera. Se debe dilucidar si otras conductas complejas se encuentran bajo influencias genéticas simples similares. Además, aunque los genes influyen en las conductas de muchas maneras, el medio también ejerce efectos significativos sobre el comportamiento, como se describirá en la próxima sección.

Evaluación de conceptos 🥭 🏴 🔏



- 1. ¿Cuál de estos elementos ejerce mayor influencia sobre el desarrollo de los comportamientos, la "naturaleza" o la "crianza"? Explique su respuesta.
- 2. Utilice un ejemplo para explicar la forma en que los investigadores estudian si un comportamiento específico tiene un componente genético importante.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 5

El ambiente interactúa con la composición genética de los animales e influye en el desarrollo de su comportamiento

Aunque existen numerosas demostraciones experimentales de la influencia genética sobre el comportamiento, los investigadores también establecieron la influencia del ambiente en el comportamiento. Los factores ambientales, como la calidad de la dieta, la naturaleza de las interacciones sociales y las oportunidades de aprender, pueden influir en el desarrollo del comportamiento en todos los grupos de animales.

Influencia de la dieta sobre el comportamiento de elección de la pareja

Un ejemplo de influencia ambiental sobre el comportamiento se ve en el papel de la dieta sobre la selección de la pareja en Drosophila mojavensis, que se aparea y pone sus huevos en tejidos de cactus en vías de descomposición. Las poblaciones de D. mojavensis de la región de Baja California en México se desarrollan casi en su totalidad en el cactus sinita, mientras que la mayoría de las poblaciones de Sonora, México y Arizona usan cactus pitayos. Estos cactus sirven de alimento para las larvas en fase de desarrollo.

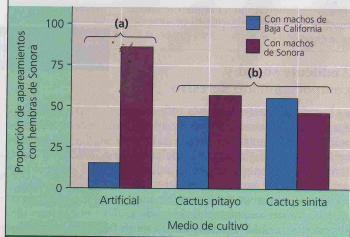
Cuando D. mojavensis de Baja California y Sonora se reprodujeron en un medio artificial de laboratorio con plátano, los investigadores observaron que las hembras de la población de Sonora tendían a evitar aparearse con los machos de Baja California. En función de estas observaciones iniciales, William Etges y Mitchell Ahrens de la University of Arkansas demostraron que los alimentos ingeridos por las larvas de D. mojavensis influían bastante sobre la pareja que elegían las hembras, en especial, las de las poblaciones de Sonora (fig. 51-12).

Figura 51-12

Investigación ¿Cómo afecta la dieta a la elección de la pareja en la hembra de Drosophila mojavensis?

EXPERIMENTO William Etges desarrolló una población de D. mojavensis de Baja California y otra de Sonora en tres medios de cultivo distintos: medio artificial, cactus sinita (la planta de Baja California) y cactus pitayo (la planta de Sonora). De cada medio de cultivo, Etges recogió 15 parejas de D. mojavensis de Baja California compuestas de un macho y una hembra y 15 parejas de Sonora y analizó la cantidad de apareamientos entre machos y hembras en las dos poblaciones.

RESULTADOS Cuando D. mojavensis se desarrolló en un medio artificial, las hembras de la población de Sonora mostraron mayor preferencia por los machos de Sonora (a). Cuando D. mojavensis se desarrolló en el medio del cactus, las hembras de Sonora se aparearon con machos de Sonora y de Baja California con una frecuencia aproximadamente equivalente (b).



CONCLUSIÓN La diferencia en la selección de la pareja que mostraron las hembras que se desarrollaron con diferentes dietas indica que esta elección en las hembras de poblaciones de D. mojavensis de Sonora depende de influencias intensas del ambiente dietético en el que se desarrolló la larva.



Fig. 51-13.
Therese Markow (derecha) y un colega recolectan Drosophila mojavensis de un cactus.

Pero, ¿por qué las hembras de Sonora evitan a los machos de Baja California que se desarrollaron con una de las dietas pero no a otros que se desarrollaron con otras dietas? En otras palabras, ¿cuál es la causa próxima de la conducta? Therese Markow, de la Arizona State University, y Eric Toolson, de la University of New Mexico, propusieron que la base fisiológica de las preferencias observadas en relación con la pareja dependía de diferencias en los hidrocarburos del exoesqueleto de las moscas (fig. 51-13). Ésta pareció una hipótesis razonable porque, además de utilizar canciones de cortejo y otro tipo de información sensorial, Drosophila emplea su sentido del gusto para determinar los hidrocarburos en el exoesqueleto de sus posibles parejas. Para analizar la influencia de los hidrocarburos presentes en el exoesqueleto Etges y Ahrens criaron machos de Baja California en un medio artificial y luego les agregaron extractos de hidrocarburos procedentes de exoesqueletos de machos de la población de Sonora. En lugar de rechazar a estos machos de Baja California, las hembras de Sonora los aceptaron con la misma frecuencia que a los de Sonora.

El estudio de Etges y Ahrens demostró la forma en que los efectos del ambiente nutricional pueden modificar una con-

ducta crucial. A continuación se comentará la manera en que el ambiente social modifica la conducta, por lo menos, en una especie.

Ambiente social y comportamiento agresivo

Los descubrimientos de la influencia genética sobre las conductas de apareamiento en los machos de los ratones campestres de la pradera se complementaron de estudios paralelos realizados en otro roedor monógamo, el ratón de California (*Peromyscus californicus*). Igual que los ratones campestres de la pradera, los ratones de California machos son muy agresivos con otros ratones y proporcionan un cuidado paterno meticuloso. Sin embargo, a diferencia de la otra especie, los ratones de California de sexo masculino que no están en pareja también son agresivos.

Janet Bester-Meredith y Catherine Marler, de la Universidad de Wisconsin de Madison, evaluaron la influencia del ambiente social sobre el comportamiento del ratón de California de sexo masculino. Para manipular el ambiente social inicial, colocaron a los ratones de California recién nacidos en nidos de ratones de patas blancas (Peromyscus leucopus), una especie cuyos machos no son monógamos y cuidan muy poco a sus crías. Además, las investigadoras colocaron ratones de patas blancas recién nacidos en nidos de ratones de California. Esta "crianza cruzada", que consistió en la colocación de las crías de cada especie en el nido de la otra especie, alteró el comportamiento de ambas (cuadro 51-1). Por ejemplo, cuando los ratones de California de sexo masculino criados por ratones de patas blancas se deslizaban fuera del nido, sus padres no los recuperaban con tanta frecuencia como cuando los criaron padres de su misma especie. Cuando estos ratones de California criados por padres sustitutos tuvieron descendientes también dedicaron menos tiempo para recuperar a sus crías. Además, los ratones de California criados por padres sustitutos fueron menos agresivos con los intrusos. En cambio, los ratones de patas blancas de sexo masculino criados por ratones de California fueron más agresivos que los criados por su propia especie. En un estudio realizado por Bester-Meredith y Marler, los cerebros de los ratones de California criados por ratones de patas blancas presentaron concentraciones más bajas del mismo neurotransmisor (AVP) asociado con el aumento de la agresión y el cuidado paterno en los ratones de pradera de sexo masculino.

El hecho de que los ratones criados por padres que no eran de su especie adoptaran algunas conductas de sus padres sustitutos sugiere que la experiencia durante el desarrollo puede producir cambios en el comportamiento agresivo y de cuidado paterno en estos roedores y estas modificaciones pueden transmitirse de una generación a otra.

Aprendizaje

Una de las formas más significativas a través de la cual las condiciones ambientales pueden influir en el comportamiento es a través del aprendizaje, que es la modificación del comportamiento en función de experiencias específicas. Los comportamientos aprendidos abarcan desde algunos muy simples, como,

Cuadro 51-1. Influencia del cruzamiento de padres en ratones de sexo masculino

de sexo masculino								
Especies	Agresión hacia los intrusos	Agresión en situaciones neutras	Comporta- miento paterno	Contenido de arginina- vasopresina (AVP) en el cerebro				
Ratones de California criados por ratones de patas blancas	Menor	Sin diferencias	Menor	Menor				
Ratones de patas blancas criados por ratones de California	Sin diferencias	Mayor	Sin diferencias	Sin diferencias				

*Las comparaciones se realizaron con ratones criados por padres de su misma especie.

Datos de J. K. Bester-Meredith y C. A. Marler, Vasopressin and the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice. *Behavioral Neuroscience* 117(2003):455-463.

por ejemplo, la impronta que determina que un ave recién nacida que sigue a un individuo determinado lo reconozca como padre, hasta otros muy complejos. Antes de considerar algunas formas complejas de aprendizaje describiremos brevemente otra forma muy simple: la habituación.

Habituación

La habituación es la pérdida de la capacidad de respuesta a los estímulos que transmiten información escasa o nula. Hay muchos ejemplos de este tipo. Una hidra se contrae cuando percibe cualquier alteración o perturbación como un estímulo táctil suave; si este estímulo se repite varias veces sin producir consecuencias la hidra deja de responder. Muchos mamíferos y aves reconocen gritos de alarma de miembros de su especie, pero, por último, dejan de responder si después de los gritos no se producen ataques reales (efecto de "Pedro y el lobo"). En relación con la causa final, la habituación podría aumentar la aptitud para permitir que el sistema nervioso del animal se concentre en estímulos que indican la presencia de alimentos, parejas o amenazas reales, en lugar de malgastar tiempo o energía en una gran cantidad de estímulos que son irrelevantes para la supervivencia y la reproducción del animal. A continuación se comentarán algunas formas más complejas de aprendizaje.

Aprendizaje espacial

Todos los ambientes naturales muestran cierto grado de variación espacial. Por ejemplo, los sitios adecuados para formar un nido pueden ser más comunes en algunos lugares que en otros. Como consecuencia, la aptitud de un organismo puede aumentar gracias a la capacidad de aprendizaje espacial, que consiste en la modificación del comportamiento en función de la experiencia con la estructura espacial del ambiente, que abarca la ubicación de los nidos, los peligros, los alimentos y las posibles parejas.

En un experimento clásico realizado en 1932, Niko Tinbergen evaluó la manera en que las avispas encuentran la entrada de sus avisperos. Este autor movió un círculo de piñas que rodeaban la entrada a un avispero y observó que la avispa se detenía en el centro de las piñas aunque la entrada a su hogar ya no se encontraba allí (fig. 51-14). La avispa usaba las piñas como marcas terrestres o indicadores de la ubicación. El uso de marcas terrestres es un mecanismo cognitivo más complejo que la taxia o la cinesis porque implica el aprendizaje. La avispa vuela hacia un estímulo (en este caso, el centro de las piñas) como en una taxia, pero el estímulo es una marca terrestre arbitraria que el animal debe recordar, en lugar de un estímulo constante como la luz. La entrada de un avispero puede tener piñas alrededor, mientras que otra puede estar cerca de un grupo de piedras. Cada avispa debe aprender las marcas terrestres únicas de cada avispero.

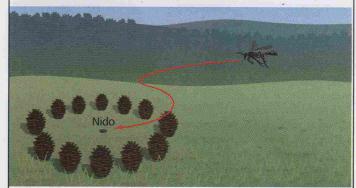
El experimento de Tinbergen reveló que para que el aprendizaje espacial sea una forma segura de desplazarse a través del ambiente, las marcas terrestres utilizadas deben ser estables (dentro del marco temporal de una actividad específica). Por ejemplo, es poco probable que las piñas que señalan la presencia del avispero se muevan. Si se emplea información poco segura para el aprendizaje, el animal puede tener problemas graves. Si una avispa aprende a ubicar su avispero con objetos que podrían volarse, el coste podría incapacitarla para ubicar y proporcionar provisiones al nido y, en consecuencia, una disminución del éxito reproductivo de las avispas.

Figura 51-14

Investigación ¿Las avispas cavadoras usan marcas terrestres para encontrar su nido?

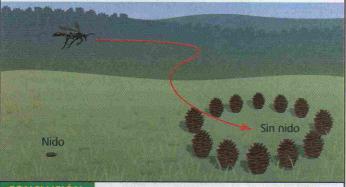
EXPERIMENTO

Una avispa de sexo femenino cava y cuida cuatro o cinco nidos subterráneos separados, para lo que debe volar de una a otra todos los días con alimentos para la única larva que vive en cada nido. Para comprobar su hipótesis de que la avispa usa marcas terrestres para localizar sus nidos, Niko Tinbergen seña-ló un nido con una formación circular de piñas.



Después de que la madre visitó el nido y se alejó, Tinbergen movió las piñas unos pocos centímetros hacia uno de los lados del nido.

Cuando la avispa regresó, voló hacia el centro del círculo de piñas en lugar de al nido. Al repetir los experimentos con muchas avispas siempre obtuvo los mismos resultados.



CONCLUSIÓN El experimento confirmó la hipótesis de que estas avispas usan márcas terrestres para localizar sus nidos.

Debido a que algunos medios son más estables que otros, los animales pueden emplear diferentes clases de información para lograr el aprendizaje espacial en ambientes distintos. Lucy Odling-Smee y Victoria Braithwaite de la Universidad de Edimburgo establecieron la hipótesis de que el pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) proveniente de estanques confiaba más en marcas terrestres que la misma especie procedente de ríos con corrientes más cambiantes. Odling-Smee y Braithwaite entrenaron a 20 gasterosteos de río y 20 de estanques para que nadaran a través de un laberinto en forma de T que desembocaba en una recompensa (una combinación de alimentos y otros peces con los que los gasterosteos podían aprender). En la primera fase del experimento, los investigadores pusieron la recompensa en un extremo del laberinto y marcaron la dirección correcta para llegar a la recompensa con marcas terrestres representadas por dos plantas

de plástico. Los peces que aprendieron a encontrar la recompensa se sometieron a un segundo grupo de pruebas, en las cuales, las autoras colocaron recompensas en ambos extremos del laberinto y cambiaron la ubicación de las marcas terrestres. Los resultados indicaron que los peces de los estanques localizaron las recompensas combinando el aprendizaje de determinar la dirección a seguir y las marcas de referencia, mientras que la mayoría de los peces de los ríos solo aprendieron a girar en determinadas direcciones. Estos resultados sugieren que el grado de variabilidad del ambiente influye sobre las estrategias de aprendizaje espacial que utilizan los animales.

Mapas cognitivos

Un animal puede moverse en su medio ambiente de forma flexible y eficiente solo a través de marcas terrestres que le sirven para orientarse. Por ejemplo, las abejas obreras podrían recordar diez marcas terrestres y ubicar su colmena y las flores en relación con estas marcas. Un mecanismo más adecuado es el **mapa cognitivo**, que es una representación interna o código de las relaciones espaciales entre los objetos donde vive el animal.

Es muy difícil distinguir experimentalmente entre un animal que emplea marcas terrestres y otro que utiliza un mapa cognitivo verdadero. Los investigadores encontraron evidencias que respaldan el uso de mapas cognitivos en los córvidos, una familia de aves que incluye al cuervo, la corneja, la chara (urraca chillona) y el cascanueces. Muchos córvidos almacenan los alimentos en escondites, de los que pueden recuperarlos más adelante. Por ejemplo, las charas piñoneras (Gymnorhinus cyanocephalus) y el cascanueces de Clark (Nucifraga columbiana) almacenan nueces en miles de escondites que, a veces, se encuentran muy distanciados entre sí. Las aves no solo vuelven a localizar cada escondite, sino que además reçuerdan la calidad de los alimentos y no se dirigen a los escondites donde éstos eran relativamente perecederos y podrían haberse deteriorado desde que se almacenaron. La investigación de Alan Kamil de la Universidad de Nebraska sugirió que las charas piñoneras y los cascanueces de Clark usaban mapas cognitivos para memorizar la localización de los escondites. En un experimento con cascanueces de Clark, Kamil modificó la distancia entre las marcas terrestres y descubrió que las aves podían aprender a hallar el punto medio entre ellas. Esta conducta sugiere que las aves son capaces de usar una regla geométrica abstracta general para ubicar un escondite con semillas. En el experimento de Kamil, la regla consistía en que "los escondites con semillas estaban a mitad de camino entre dos marcas terrestres específicas". Estas reglas son el fundamento de los mapas cognitivos, que benefician al organismo porque disminuyen la cantidad de detalles que se deben recordar para volver a ubicar un objeto.

Aprendizaje asociativo

Como se comentó en relación con el aprendizaje, el animal modifica su conducta de acuerdo con la información procedente de su medio. Por ejemplo, un ratón de patas blancas sin experiencia podría atacar con facilidad a una oruga de colores brillantes que se mueve con lentitud, como la larva de la mariposa monarca, solo para descubrir que su boca se llena de un líquido venenoso de sabor desagradable. Después de esta experiencia, el ratón podría no atacar insectos del mismo color y con el mismo tipo de comportamiento. La capacidad de muchos animales para asociar una característica del ambiente (un estímulo como el

color) con otro (sabor desagradable) se denomina aprendizaje asociativo.

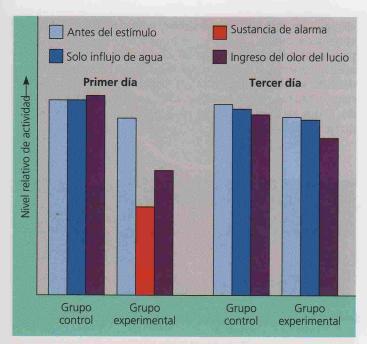
El aprendizaje asociativo y sus bases genéticas y neurológicas se evaluaron extensamente en la mosca de la fruta Drosophila melanogaster. William Quinn, William Harris y Seymour Benzer del Instituto de Tecnología de California publicaron la primera demostración de aprendizaje asociativo en Drosophila hace más de 30 años. El equipo de investigación entrenó moscas de esta especie para evitar sectores con un aroma específico mediante la asociación de la exposición al olor con una descarga eléctrica. Éste es un ejemplo de un tipo de aprendizaje asociativo denominado condicionamiento clásico, en el que un estímulo arbitrario, en este caso un aroma, se asocia con una recompensa o un castigo, es decir, la descarga eléctrica. Los individuos entrenados de esta manera evitaban el aroma específico por 24 horas. La investigación más profunda realizada durante las tres últimas décadas reveló que Drosophila tiene una capacidad de aprendizaje sorprendente y se convirtió en modelo para el estudio de este componente de la conducta.

El estudio del aprendizaje asociativo en el laboratorio se extendió a ambientes naturales. El papel que puede desempeñar el aprendizaje asociativo para ayudar a los animales a evitar a los depredadores se ha evaluado, sobre todo, en peces e insectos acuáticos. Resulta beneficioso recordar el comentario anterior sobre la sustancia de alarma en la piel de las carpas pequeñas y otras especies relacionadas con ellas, que induce una respuesta de temor automática en los peces cercanos. Nichole Korpi y Brian Wisenden, de la Universidad del Estado de Minnesota en Moorhead, realizaron un estudio para determinar si esta sustancia de alarma podía estar comprometida en un proceso de aprendizaje asociativo a través del cual los peces aprendían a evitar a

los depredadores.

Korpi y Wisenden evaluaron al pez cebra (*Danio rerio*), que se encuentra con frecuencia en los acuarios. Como depredador, los autores eligieron al lucio. El pez cebra, un animal pequeño proveniente del sur de Asia, y el lucio, un pez de los lagos septentrionales, no viven en el mismo ambiente de forma natural. ¿Era posible que el pez cebra aprendiera a asociar el olor de este depredador desconocido con su sustancia de alarma si se producía un retraso entre la exposición a la sustancia de alarma y al olor del depredador? Los autores propusieron que un retraso de 5 minutos podía representar un modelo realista para el intervalo posible entre la aparición de la alarma y el encuentro con el depredador.

Estos investigadores expusieron a un pez cebra de experimentación a un influjo de 20 mL de agua con la sustancia de alarma y, luego, 5 minutos después, a 20 mL de agua con el olor del lucio. Los peces cebra del grupo control se expusieron a un influjo de agua sin estímulos (sin la sustancia de alarma) y luego, a agua con el olor del lucio. Durante el primer día del experimento, los peces cebra del grupo control no modificaron su actividad en respuesta al influjo de agua sin estímulos o con olor del lucio (fig. 51-15). Esta falta de respuesta en el grupo control es esencial para interpretar los resultados porque indica que los peces cebra no desarrollan una reacción innata ante el olor del lucio. Como era lógico, los peces cebra del grupo experimental redujeron su actividad notablemente en respuesta a la sustancia de alarma. Cuando se agregó el olor del lucio 5 minutos después, su actividad aumentó un poco, es decir que se observó una diferencia con respecto a la respuesta de alarma típica. Tres días después, los peces cebra del grupo control todavía no habían desarrollado una respuesta ante la llegada de agua o del olor del lucio (fig. 51-15). Los peces del grupo experimental tampoco



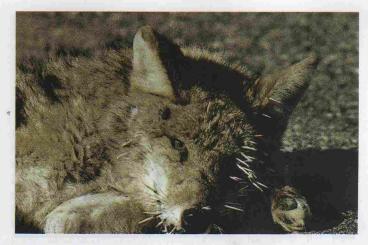
▲ Fig. 51-15. Aprendizaje asociativo en el pez cebra. Los cambios en la actividad indicaron que el grupo experimental de peces cebra había aprendido a asociar el olor del lucio con la presencia de la sustancia de alarma.

mostraron una respuesta significativa ante la aplicación de agua sin estímulos. Sin embargo, estos animales redujeron un poco su actividad cuando advirtieron el olor del lucio. Korpi y Wisenden llegaron a la conclusión de que los peces cebra del grupo experimental habían aprendido a asociar el olor del lucio con la sustancia de alarma, pese a que, el primer día del estudio, la exposición a los dos estímulos se produjo distanciada por un intervalo de 5 minutos. Según el condicionamiento clásico, el pez cebra se había *condicionado* al olor del lucio asociado con la sustancia de alarma. Los resultados del experimento demostraron que su asociación se mantenía durante tres días.

Otro tipo de aprendizaje asociativo es el **condicionamiento operante**, también denominado aprendizaje por ensayo y error. En este caso, el animal aprende a asociar un comportamiento propio con una recompensa o un castigo y luego tiende a repetir o evitar esa conducta **(fig. 51-16)**. Como en el ejemplo del ratón que ingiere una oruga con sabor desagradable, los depredadores aprenden, con rapidez, a asociar ciertas clases de presas con experiencias dolorosas y modifican su conducta de acuerdo con ellas.

Cognición y resolución de problemas

El estudio de la cognición asocia la conducta con la función del sistema nervioso. El término *cognición* tiene varias definiciones. En sentido estricto es sinónimo de conciencia o conocimiento. En un sentido amplio —la forma en que usamos el término en este libro— **cognición** es la capacidad del sistema nervioso de un animal para percibir, almacenar, procesar y usar información obtenida por los receptores sensoriales. El estudio de la cognición animal, denominado **etología cognitiva**, examina la conexión entre el sistema nervioso de un animal y su conducta.



▲ Fig. 51-16. Condicionamiento operante. El coyote joven con la cara llena de púas posiblemente haya aprendido a evitar los puercoespines.

Un área de investigación en etología cognitiva investiga la forma en que el cerebro de un animal representa objetos en el ambiente. Por ejemplo, los investigadores descubrieron que muchos animales, como los insectos, pueden clasificar los objetos de acuerdo con conceptos como "igual" y "diferente". Martin Giurfa y sus colaboradores, del Centro de Investigación sobre Cognición Animal de Toulouse, Francia, entrenaron a abejas obreras para conectar una muestra de un color con una marca del mismo color en una de dos ramas de un laberinto en forma de Y. Más adelante, las abejas entrenadas pudieron combinar patrones en blanco y negro en la misma orientación en el laberinto, lo que indica la posibilidad de reconocer la "igualdad" del problema.

Cuando se observa el modo en el que un animal resuelve un problema, se descubre que su sistema nervioso tiene una capacidad notable para procesar la información. Por ejemplo, si se coloca un chimpancé en una habitación con un plátano colgado lejos de su alcance y varias cajas en el suelo, el chimpancé puede "medir" la situación y apilar las cajas para poder alcanzar el alimento. Este tipo de comportamiento original de resolución de problemas está muy desarrollado en algunos mamíferos, en especial, en primates y delfines, y también se han visto ejemplos importantes en algunas especies de aves, en especial, cuervos, cornejas y grajos. El ecólogo del comportamiento Bernd Heinrich de la Universidad de Vermont realizó un experimento en el que los cuervos debían obtener alimentos colgados en una cuerda. Varios cuervos resolvieron el problema utilizando una pata para izar la cuerda hacia arriba mientras que con la otra pata sostenían la cuerda para que el alimento no volviera a caerse; otros cuervos mostraron grandes variaciones individuales en sus intentos para resolver el problema.

Una fuente de información importante utilizada por muchos animales para resolver problemas es el comportamiento de otros individuos. La investigación de larga duración, realizada por Tetsuro Matsuzawa, del Instituto de Investigación de Primates de la Universidad de Kyoto, en Japón, reveló que los chimpancés aprendían a resolver problemas copiando de las conductas de otros chimpancés. Matsuzawa y sus colegas demostraron que los chimpancés salvajes jóvenes de Bossou, Guinea, aprendían a usar dos piedras como un martillo y un yunque para romper semillas de aceite



▲ Fig. 51-17. Los chimpancés jóvenes aprenden a romper semllas de aceite de palma por medio de la observación de los individuos mayores.

de palma después de observar y copiar a chimpancés experimentados en esta acción (fig. 51-17).

Interacción genética y ambiental en el aprendizaje

En la investigación sobre el desarrollo del canto de las aves se encontraron grados variables de influencias genéticas y ambientales en el aprendizaje de las conductas complejas. En algunas especies, el aprendizaje parece desempeñar solo una parte poco importante en el desarrollo del canto. Por ejemplo, cuando se crían benteveos lejos de adultos de su especie, desarrollan el canto característico de su propia especie sin haberlo escuchado: en otras palabras, su canto es innato. En cambio, entre las aves cantoras —un grupo que abarca los gorriones, los petirrojos y los canarios— el aprendizaje desempeña un papel fundamental en el desarrollo del canto.

Las técnicas de aprendizaje del canto varían entre las especies. Algunas aves experimentan un período sensible en el que desarrollan su canto. Por ejemplo, si un gorrión corona blanca se aísla durante los primeros 50 días de su vida y no puede oír gorriones reales ni registrar el canto de su especie, es incapaz de desarrollar el canto adulto característico. Aunque la cría no canta durante el período sensible, memoriza el canto de su especie cuando escucha a otros individuos. Durante este período sensible, los individuos jóvenes parecen recibir más estímulos del canto de su propia especie que del de otras especies y pían más en respuesta a estos estímulos. Por tanto, los gorriones jóvenes corona blanca aprenden los cantos que emiten durante la adultez, pero el aprendizaje parece estar ligado a preferencias controladas por los genes.

Después del período sensible, en el que los gorriones de corona blanca memorizan el canto de su especie, se produce una segunda fase de aprendizaje cuando el ave comienza a entonar algunas notas que los investigadores denominan subcanto. El ave oye su propio canto y lo compara con el que memorizó durante el período sensible. Una vez que el canto del gorrión coincide con el memorizado, se "cristaliza" como canción final y el ave solo produce este canto adulto durante el resto de su vida.

Existen excepciones importantes a esta situación de aprendizaje del canto observada en los gorriones corona blanca. Por

ejemplo, los canarios no experimentan un período sensible para aprender a cantar. El canario joven comienza con un subcanto, pero la melodía completa que debe entonar no se cristaliza de la misma manera que en el gorrión. Entre las temporadas de reproducción, el canto se flexibiliza y el macho adulto puede aprender nuevas "sílabas" todos los años, y agregarlas al canto ya entonado. Todos los años, un nuevo estadio plástico permite el aprendizaje de sílabas nuevas.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Cómo pueden aumentar los mapas cognitivos la capacidad de un animal para aprender relaciones espaciales?
- 2. Describa tres formas por las cuales el medio de un animal puede influir en el desarrollo de su comportamiento.
- 3. ¿Cómo podría el aprendizaje asociativo explicar la razón por la cual los insectos con sabor desagradable o que pican tienen colores similares?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 51-

Los rasgos comportamentales pueden evolucionar por selección natural

Debido a la influencia de los genes sobre la conducta, la selección natural puede determinar la evolución de los rasgos conductuales en las poblaciones. Una de las fuentes principales que aporta evidencias relacionadas con esta evolución es la variación del comportamiento entre especies y dentro de una especie.

Variación del comportamiento en poblaciones naturales

Son habituales las diferencias en el comportamiento entre especies relacionadas entre sí. Como se comentó, los machos de diferentes especies de *Drosophila* entonan diferentes cantos para el cortejo. Otro ejemplo se observa en los ratones de pradera: en algunas especies, tanto los machos como las hembras cuidan a las crías, mientras que, en otras especies, las crías solo reciben atención materna. Aunque, a veces, es menos evidente, también es posible observar diferencias significativas en el comportamiento *dentro* de una especie animal. Cuando la variación del comportamiento dentro de una especie se asocia con una modificación de las condiciones ambientales puede evidenciar una evolución previa.

Variación en la selección de la presa

Uno de los ejemplos más conocidos de variación con base genética en el comportamiento dentro de una especie es el de la culebra dejarretera *Thamnophis elegans* cuando elige a su presa (fig. 51-18a). Stevan Arnold de la Universidad de Chicago descubrió que la dieta natural de esta especie es bas-



(b) Babosa (Ariolimus californicus); no en escala

▲ Fig. 51-18. Depredador y presa potencial.

tante variada en California. Las poblaciones costeras se alimentan de salamandras, ranas y sapos, pero, sobre todo, de babosas. Las poblaciones que viven en el interior del continente se alimentan de ranas, sanguijuelas y peces, pero no de babosas. En realidad, las babosas no suelen aparecer en el hábitat donde vive *T. elegans* dentro del continente.

El contraste en la disponibilidad de presas condujo a Arnold a comparar la respuesta de las poblaciones costeras y continentales de *T. elegans* cuando recibían pedazos de babosas *Ariolimus californicus* (fig. 51-18b), que se encuentran en todos los ambientes costeros de *T. elegans* pero no dentro del continente. En la primera prueba, Arnold ofreció estas babosas a individuos procedentes de ambos tipos de poblaciones salvajes. La mayoría de las culebras costeras ingirieron las babosas pero las continentales tendían a rechazarlas.

Dado que la diferencia en el comportamiento alimentario pudo estar condicionada por la experiencia en su ambiente natural, Arnold evaluó las respuestas en serpientes jóvenes nacidas en el laboratorio y observó que el 73% de los hijos de madres que vivían cerca de la costa atacaban a las babosas cuando las recibían, mientras que solo el 35% de las serpientes hijas de individuos del interior del continente aceptaban las babosas.

Arnold propuso que cuando las serpientes colonizaron los ambientes costeros hace más de 10 000 años, un grupo de individuos podía reconocer las babosas por quimiorrecepción. Debido a que estas serpientes aprovecharon esta fuente de alimentos abundante, desarrollaron mayor aptitud que las serpientes de la población que ignoraba a las babosas; en consecuencia, la capacidad de reconocer a las babosas como presas aumentó en la población durante cientos a miles de generaciones. La variación actual del comportamiento entre las dos poblaciones constituye una evidencia de esta evolución.

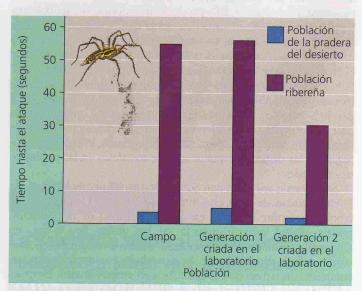
Variación en el comportamiento agresivo

Aunque las diferencias en la conducta alimenticia descritas por Arnold están separadas por cientos de kilómetros, esta distancia no es necesaria para que se produzca una variación intraespecífica. En las regiones áridas, la presencia de agua puede producir diferencias ambientales llamativas separadas por distancias cortas, en particular, donde un desierto se une con un monte ribereño (en la orilla de un río). El contraste evidente en la vegetación supone solo una de las muchas diferencias, que se extienden hasta la ecología del comportamiento de las especies que habitan en las zonas ribereñas y en los ambientes áridos cercanos.

Agelenopsis aperta es una especie de araña que teje una tela en forma de embudo que vive tanto en las zonas ribereñas como en los ambientes áridos vecinos de la región occidental de los Estados Unidos. La tela que teje A. aperta está compuesta por una lámina de seda que finaliza en un embudo escondido en algún refugio de su hábitat. Cuando forrajea (conducta asociada con el reconocimiento, la búsqueda, la captura y el consumo de alimentos), la araña se sienta en la boca del embudo. Cuando la presa contacta con la red, la araña se dirige hacia ella para realizar su captura.

Susan Riechert y sus colaboradores, de la Universidad de Tennessee en Knoxville, observaron un contraste significativo en la conducta de estas arañas cuando vivían en selvas ribereñas y cuando se hallaban en zonas semiáridas y áridas de Arizona y Nuevo México. En los ambientes áridos con escasa cantidad de alimentos, *A. aperta* es más agresiva hacia la posible presa y hacia otras arañas y vuelve a forrajear con mayor rapidez después de una alteración.

Ann Hedrick y Riechert evaluaron si la mayor agresividad de las arañas *A. aperta* de ambientes áridos reflejaba una diferencia genética entre las dos poblaciones o una respuesta aprendida porque el ambiente donde viven posee escasa cantidad de alimentos (**fig. 51-19**). Los investigadores compararon el tiempo que tardaba cada araña en atacar, el tiempo desde el primer contacto entre la presa y la red y el momento en que la araña la tocaba. Además, los autores observaron que, en sus ambientes naturales, las arañas de los desiertos atacaban a 15 tipos de presas con mayor rapidez que las ribereñas. Hedrick y Riechert lle-



▲ Fig. 51-19. Agresividad de las arañas que tejen en forma de embudo (Agelenopsis aperta) que viven en dos ambientes diferentes. Las arañas que tejen en forma de embudo obtenidas de la naturaleza y las que se criaron en el laboratorio procedentes de praderas desérticas muestran un retraso menor hasta el ataque de la presa potencial que las que provienen de ambientes ribereños.

varon arañas hembra provenientes de los dos ambientes al laboratorio para que pusieran sus huevos. Con el tiempo de ataque como medida, los investigadores compararon la agresividad de las arañas criadas en el laboratorio con las de los ambientes desérticos y ribereños y repitieron el experimento con la progenie de cada población nacida en el laboratorio.

Los experimentos revelaron una diferencia notable entre la *A. aperta* del desierto y la ribereña en relación con el tiempo que tardaba en atacar a su presa. Los sitios ribereños son ricos en presas para las arañas pero hay una gran densidad de depredadores potenciales, en particular, aves. Riechert propuso que este mayor riesgo de depredación era la causa del comportamiento más tímido en los ambientes ribereños. En función de estos resultados, Hedrick y Riechert llegaron a la conclusión de que la diferencia en la agresividad entre las arañas *A. aperta* del desierto y ribereña poseía una base genética y era producto de la selección natural, en función de diferencias en los comportamientos de forrajeo y de defensa del territorio, que, en realidad, son, sobre todo, respuestas determinadas por genes. Sus hallazgos fueron confirmados por experimentos posteriores con *A. aperta* tras-

Evidencias experimentales a favor de la evolución del comportamiento

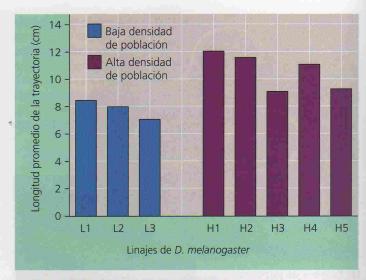
plantada de un ambiente al otro.

En busca de formas más directas para demostrar la evolución del comportamiento, los investigadores intentaron realizar experimentos de laboratorio y de campo con organismos que tienen vidas cortas, lo que permite observar los cambios a lo largo de muchas generaciones.

Estudios de laboratorio sobre el comportamiento de forrajeo en Drosophila

En unos pocos casos, los investigadores pudieron relacionar el comportamiento con genes específicos. Por ejemplo, Marla Sokolowski (de la Universidad de Toronto) evaluó un polimorfismo en un gen para el forrajeo denominado for en Drosophila melanogaster. Un alelo, for $_{\rm S}$, produce un fenotipo comportamental denominado "sitter", que determina que la larva de la mosca se mueva menos que el promedio de los individuos. Un alelo diferente, for $_{\rm R}$, produce un fenotipo comportamental "rover", por el cual, la larva se mueve más que el promedio de los individuos. Sokolowski comprobó que las frecuencias de alelos en la población natural de Drosophila melanogaster eran del 70% para for $_{\rm R}$ y del 30% para for $_{\rm S}$. Sin embargo, la autora señaló que aunque la base mecanicista de las diferencias entre las conductas está bien definida, se sabe poco acerca de la importancia evolutiva y ecológica de las distintas frecuencias de estos alelos en las poblaciones naturales

Sokolowski se asoció con Sofía Pereira y Kimberly Hughes, de la Universidad de York en Ontario, para realizar un estudio de laboratorio sobre la forma en que la densidad de la población podría afectar a la frecuencia de los alelos for_R y for_S en Drosophila. Sokolowski y sus colegas criaron Drosophila en poblaciones de baja densidad y de alta densidad y comenzaron con frecuencias equitativas de los dos alelos en ambos linajes. Después de 74 generaciones, las larvas de linajes de poblaciones de baja densidad y alta densidad mostraron diferencias evidentes en la conducta, determinadas por diferencias en el promedio de la longitud de la trayectoria para el forrajeo (**fig. 51-20**). Estos investigadores llegaron a la conclusión de que el alelo for_S se presentaba con mayor frecuencia en las poblaciones de baja densi-



▲ Fig. 51-20. Evolución del comportamiento de forrajeo en poblaciones de *Drosophila melanogaster* criadas en el laboratorio. Después de vivir en poblaciones con baja densidad durante 74 generaciones, *D. melanogaster* siguió un camino de forrajeo significativamente más corto que el de los individuos que viven en poblaciones de alta densidad.

dad, en las cuales era necesario un trayecto breve para hallar alimentos y un trayecto más largo produciría un gasto de energía innecesario. En cambio, el alelo for_R era más frecuente en las poblaciones con mayor densidad, en las que las trayectorias más largas podían permitir que la larva se desplazara más allá de las áreas carentes de alimentos. En otras palabras, estos investigadores observaron un cambio evolutivo en el comportamiento en las poblaciones de su laboratorio.

Patrones migratorios en la curruca capirotada

Un ejemplo de cambio evolutivo en el comportamiento de una población salvaje procede de estudios realizados sobre el comportamiento migratoria en una población de currucas capirotadas, que se comentaron en la sección anterior sobre migración. Los patrones migratorios de estas aves se analizaron detalladamente en la región occidental de Europa debido a que allí existe un gran interés por el estudio de las aves y una larga historia de marcación de estos animales. Las currucas capirotadas del noroeste de Europa suelen migrar hacia la región occidental del Mediterráneo durante el invierno. Como consecuencia, las aves alemanas migran en dirección sudoeste, mientras que las británicas migran hacia el sur. En la década de 1950, algunas currucas capirotadas comenzaron a pasar sus inviernos en Gran Bretaña y, con el paso del tiempo, la población de aves que pasaba sus inviernos en Gran Bretaña aumentó hasta contar con varios miles de individuos. Lo sorprendente fue que estas aves no nacían en Gran Bretaña para luego permanecer allí durante el invierno. Por medio de la colocación de bandas en las patas de algunas aves se demostró que provenían de la región continental de Europa y migraban en dirección occidental hacia Gran Bretaña en lugar de hacia el sur en dirección al Mediterráneo.

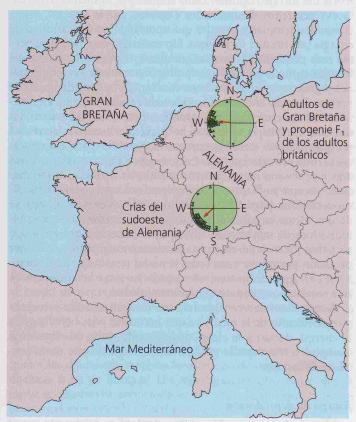
Peter Berthold y sus colaboradores capturaron a 20 machos y 20 hembras de currucas capirotadas que pasaban sus inviernos en Gran Bretaña y las transportaron a su laboratorio en la región sudoeste de Alemania. Luego compararon la orientación migra-

toria de estas aves y su progenie F_1 con la de las aves jóvenes procedentes de la región sudoeste de Alemania. Los ecólogos del comportamiento saben desde hace tiempo que la inquietud migratoria que Berthold había estudiado no era una actividad al azar sino dirigida. Esto significa que las aves enjauladas que mos-

▼ Fig. 51-21. Evidencia a favor de una base genética para la orientación migratoria.



(a) Las currucas capirotadas colocadas en una jaula en forma de embudo dejaron marcas que indican la dirección hacia la que trataron de migrar.



(b) Las currucas capirotadas capturadas en Gran Bretaña durante el invierno y su progenie criada en el laboratorio revelaron una orientación migratoria hacia el oeste, mientras que las crías alemanas tenían una orientación migratoria hacia el sudoeste.

traban inquietud migratoria orientaban su actividad en la dirección que migrarían si estuvieran libres. En el otoño, cuando las aves desarrollan inquietud migratoria, el equipo de Berthold colocó las aves de sus tres grupos de estudio en jaulas grandes en forma de embudo cubiertas de vidrio y tapizadas con papel carbónico durante 1,5 a 2 horas. A medida que las aves se movían alrededor de los embudos, las marcas que hacían en el papel indicaban la dirección en que trataban de "migrar" (fig. 51-**21a)**. Los resultados demostraron que la orientación migratoria de las aves adultas capturadas en Gran Bretaña era muy similar a la de la progenie criada en el laboratorio (fig. 51-21b). Esta similitud contrastó bastante con la orientación migratoria de las aves jóvenes procedentes de Alemania. Este estudio indica que la orientación migratoria tiene una base genética porque las currucas capirotadas británicas y las alemanas criadas en condiciones similares demostraron orientaciones migratorias muy distintas.

Sin embargo, ¿evoluciona la conducta con el tiempo? El estudio de Berthold indica que el cambio del comportamiento migratorio en las currucas capirotadas procedentes del oeste de Europa se produjo en una etapa reciente, y rápida, hace alrededor de 50 años. Antes de 1960 no había individuos de esta especie en Alemania que migraran hacia el oeste; no obstante, en la década de 1990, las aves que migraban hacia el oeste constituían entre el 7 y el 11% de las poblaciones alemanas y austríacas. Berthold sugirió que una vez que comenzaba una migración hacia el oeste, persistía y aumentaba su frecuencia como consecuencia de varios factores, como, por ejemplo, inviernos más leves en Gran Bretaña y aumento de los alimentos en el invierno en parte debido al uso amplio de espacios para las aves en Gran Bretaña. Estas hipótesis se relacionan con el tema de la próxima sección, que es la forma en que la conducta puede influir sobre la supervivencia y la reproducción y, por tanto, conducir a la evolución.

Evaluación de conceptos 🥏



- Explique la razón por la cual la variación geográfica en la conducta de forrajeo de las culebras podría demostrar que el comportamiento evoluciona por selección natural.
- 2. ¿Por qué Hedrick y Riechert examinaron la variación conductual en arañas criadas en el laboratorio en lugar de hacerlo en arañas salvajes?
- 3. ¿Qué conclusiones obtuvieron Berthold y sus colaboradores de sus estudios sobre los patrones migratorios de las currucas capirotadas?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 51-5

La selección natural favorece el comportamiento que aumenta el éxito reproductivo y la supervivencia

Los componentes genéticos del comportamiento, al igual que todos los aspectos del fenotipo, evolucionaron por selección natural para que el individuo posea rasgos que aumentan la supervivencia y el éxito reproductivo de la población. Dos de las formas más directas, por las cuales una conducta puede afectar a la aptitud, son sus influencias sobre el forrajeo y la elección de la pareja.

Conducta de forrajeo

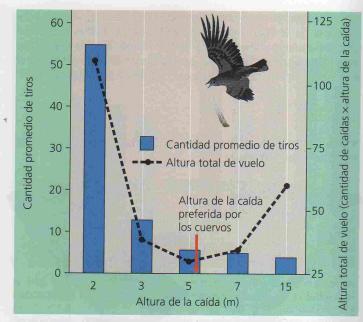
Puesto que la nutrición adecuada es esencial para la supervivencia y el éxito reproductivo de un animal, sería lógico que la selección natural favorezca comportamientos que aumentan la eficacia de la alimentación. El comportamiento de obtención del alimento o forrajeo no solo abarca la ingesta de alimentos, sino además todos los mecanismos que utiliza un animal para reconocer, buscar y capturar elementos alimenticios. La teoría del forrajeo óptimo considera el comportamiento de forrajeo como un compromiso entre los beneficios de la nutrición y los costes de obtener los alimentos, como el gasto de energía o el riesgo de ser devorado por un depredador mientras se busca el alimento. De acuerdo con esta teoría, la selección natural debe favorecer el comportamiento de forrajeo que disminuya al mínimo los costes y aumente al máximo los beneficios. Algunos ecologistas del comportamiento realizan análisis de coste-beneficio para evaluar las causas próximas y finales de las distintas estrategias de forrajeo.

Costes de energía y beneficios

Reto Zach, de la Universidad de Columbia Británica, realizó un análisis de los costes y los beneficios del comportamiento alimentario en cuervos del noroeste del Pacífico. Los cuervos norteños (Corvus caurinus), como muchas otras especies de cuervos, son oportunistas que comen diversos alimentos. En la isla Mandarte de la Columbia Británica, los cuervos buscan gasterópodos (caracoles de mar) en los pequeños embalses de agua entre las rocas. Un ave toma un caracol de mar con su pico, vuela y lo deja caer sobre las rocas para que se rompa el caparazón. Si la caída es satisfactoria, el cuervo se puede alimentar de las partes blandas del molusco. Si el caparazón no se rompe, el cuervo lo recupera y vuelve a dejar caer el caracol hasta que se rompe el caparazón. Cuanto más alto vuela el ave antes de dejar caer el caracol, menos intentos necesita para que se rompa. Puesto que hay un coste energético asociado con la altura del ascenso del cuervo, Zach predijo que los cuervos volarían en promedio hasta una altura que le proporciona la mayor cantidad de alimento en relación con la cantidad de energía total necesaria para romper el caparazón del caracol.

Para determinar la altura óptima, Zach colocó un palo de 15 m de largo y luego dejó caer caparazones de tamaños relativamente uniformes sobre rocas desde diferentes alturas a lo largo del palo. Este autor registró la cantidad de intentos requeridos para romper el caparazón desde cada altura y la multiplicó por la altura de la caída con el fin de obtener la altura total de vuelo. Luego calculó la altura total promedio necesaria para romper los caparazones y, para ello, multiplicó el número promedio de intentos desde una altura determinada por la altura de la caída. Los experimentos de Zach determinaron que la altura de 5 m era óptima, es decir, que producía el menor gasto de energía. Cuando Zach midió la altura promedio de vuelo real en los cuervos que tenían este comportamiento con los caracoles, obtuvo el valor de 5,23 m, muy cercano a la predicción basada en la relación óptima entre la energía obtenida (alimento) y la energía gastada (fig. 51-22).

El comportamiento alimentario de la mojarra de agallas azules (Lepomis macrochirus) confirma de forma complementaria la



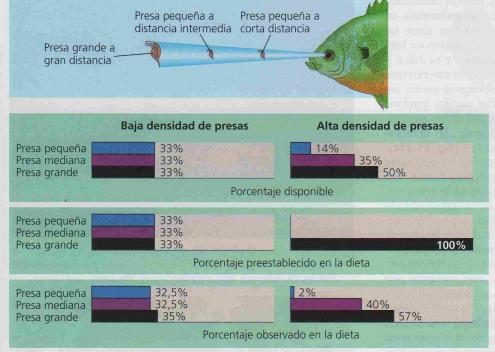
▲ Fig. 51-22. Costes y beneficios de energía en la conducta de forrajeo. Los resultados experimentales indican que la conducta de dejar caer caparazones desde una altura de 5 m produce la ruptura con la menor cantidad de trabajo. La altura real de la caída preferida por los cuervos es casi la misma que la que disminuye al mínimo la altura total de vuelo.

teoría del forrajeo óptimo. Estos animales se alimentan de crustáceos pequeños denominados Daphnia, por lo general, seleccionando ejemplares grandes que aportan la mayor cantidad de energía por unidad de tiempo. Sin embargo, este pez elige presas más pequeñas si las más grandes están lejos. La teoría del forrajeo óptimo predice que la proporción entre presas pequeñas y grandes también varía en función de la densidad total de presas. Cuando la densidad es elevada resulta eficiente concentrarse en los crustáceos más grandes, pero cuando las densidades son muy bajas, el pez debe presentar escasa selectividad porque necesita todas las presas disponibles para cubrir sus requerimientos de energía. En los experimentos, las mojarras más jóvenes son más selectivos cuando las densidades son más altas, aunque no hasta el extremo necesario para lograr una eficacia máxima (fig. 51-23). Las mojarras jóvenes se alimentan de una forma bastante eficiente, pero no tan óptima, como los individuos de mayor edad. Esto puede deberse a que las mojamas más jóvenes perciben la distancia y el tamaño con menor precisión porque su vista todavía no ha terminado de desarrollarse; el aprendizaje también puede mejorar la eficiencia de esta conducta, a medida que avanza la edad.

Aunque los cuervos y las mojarras de agallas azules son ejemplos adecuados de la forma en que los costes y los beneficios de la energía afectan a la elección de los alimentos, los siguientes ejemplos revelan que la energía no es el único coste de la conducta de forrajeo.

Riesgo de depredación

Uno de los principales costes potenciales del forrajeo es el riesgo de depredación. Es evidente que si el animal se alimenta aumentando al máximo los beneficios y disminuye al mínimo los costes de energía sin importarle riesgo de convertirse en alimen-



▲ Fig. 51-23. Alimentación de la mojarra de agallas azules. Cuando se alimenta de *Daphnia* (una pulga acuática), el pez no ingiere el animal al azar sino que elige a su presa de acuerdo con el tamaño y la distancia, y tiende a buscar presas que parecen más grandes. Las presas pequeñas (rinden poca energía) que se encuentran a distancias medias podrían ignorarse, pero las presas pequeñas que están cerca podrían obtenerse con un gasto de energía relativamente bajo. En los experimentos descritos en esta figura, cuando la presa se encontró en concentraciones bajas, el pez sol de agallas azules se alimentó de forma no selectiva, como indica la teoría del forrajeo óptimo.

to de algún depredador, no optimiza su conducta de forrajeo. Los investigadores evaluaron la influencia del riesgo de depredación sobre el comportamiento de forrajeo en varias especies, como, por ejemplo, el venado cola negra o bura (Odocoileus hemionus). Un depredador importante de este animal en las regiones montañosas del oeste de los Estados Unidos es el león de montaña (Puma concolor). Un equipo de investigadores de varias instituciones evaluaron poblaciones de venados bura en Idaho para determinar si forrajeaban de una manera que redujera el riesgo de ser devorados por los leones de montaña. El equipo investigó la manera en que la disponibilidad de alimentos y el riesgo de depredación variaban en el paisaje del estudio, que estaba compuesto por parches de áreas selváticas y áreas abiertas no selváticas. Estos investigadores observaron que la disponibilidad de alimentos para este animal era bastante uniforme en todas las áreas, aunque un poco menor en las zonas abiertas. En cambio, el riesgo de depredación variaba bastante porque los leones de montaña mataban a la mayoría de los ciervos en los límites de la selva y solo a una pequeña cantidad en las áreas abiertas y en el interior de las selvas (fig. 51-24).

¿Cómo responde el comportamiento alimentario del venado bura a las diferencias notables en el riesgo de depredación en las distintas áreas de forrajeo? Los investigadores observaron que el ciervo se alimentaba, sobre todo, en las áreas abiertas para evitar los límites y el interior de la selva (fig. 51-24). Además, cuando los ciervos se encuentran en los límites de la selva, pasan más tiempo analizando los alrededores que cuando están en áreas abiertas o en el interior de la selva. Las evidencias indican que el comportamiento de forrajeo de los venados bura refleja variaciones en el riesgo de

depredación más que en la disponibilidad de alimentos. Este resultado, al igual que los obtenidos por el estudio con el pez sol de agallas azules, subrayan que la conducta suele reflejar un compromiso ante presiones selectivas competitivas.

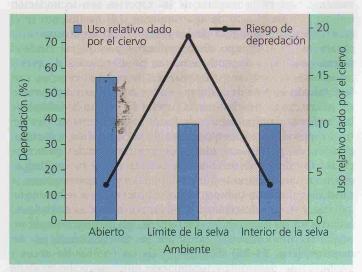
Comportamiento de apareamiento y elección de la pareja

El comportamiento de apareamiento, que consiste en la búsqueda o la atracción de las parejas, la elección entre las posibles parejas y la competición por conseguirlas, es el producto de una forma de selección natural denominada selección sexual (véase cap. 23). La forma en que el comportamiento de apareamiento aumenta el éxito reproductivo es variable y depende del sistema de apareamiento de la especie.

Sistemas de apareamiento y cuidado paterno

La relación de apareamiento entre machos y hembras varía bastante de una especie a otra. En muchas especies, el apareamiento es **promiscuo**, sin relaciones fuertes ni duraderas. En las especies en las que la pareja permanece unida durante un período más largo, la relación puede ser **monógama** (un macho se une con una

hembra) o **polígama** (un individuo de un sexo se une con varios del otro sexo). Las relaciones polígamas suelen ser con mayor fre-



▲ Fig. 51-24. Riesgo de depredación y áreas de forrajeo que usa el venado cola negra o bura. La teoría del forrajeo óptimo predice que la presa busca sus alimentos disminuyendo al mínimo el riesgo de depredación. El riesgo de ser cazado por leones de montaña es mínimo en áreas abiertas y en el interior de las selvas y es máximo en los bordes de la selva. Los venados bura se alimentan, sobre todo, en las áreas abiertas y evitan tanto los bordes como el interior de las selvas.

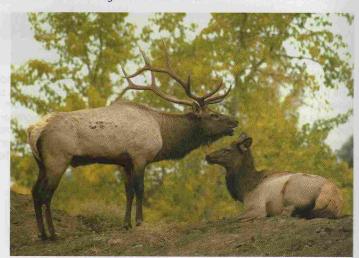
cuencia entre un solo macho y varias hembras, sistema denominado poliginia, aunque algunas especies desarrollan poliandria, en la que una sola hembra se aparea con varios machos. Entre las especies de monógamos, los machos y las hembras suelen ser bastante similares desde el punto de vista morfológico y es difícil o imposible distinguirlos en función de sus características externas (fig. 51-25a). Las especies que desarrollan poliginia suelen ser diferentes, con machos más vistosos y grandes que las hembras (fig. 51-25b). Las especies que practican la poliandria también tienen características diferentes, pero, en este caso, las hembras suelen ser más llamativas y grandes que los machos (fig. 51-25c).

Las necesidades de las crías representan un factor importante que limita la evolución de los sistemas de apareamiento. Por ejemplo, la mayoría de las aves recién incubadas no pueden cuidarse a sí mismas y requieren un enorme aporte continuo de alimentos que un solo padre podría no ser capaz de proporcionar. En estos casos, un macho podría obtener una descendencia más viable si ayuda a una sola pareja que si la abandona para buscar otras parejas. Esto podría explicar la razón por la cual la mayoría de las aves son monógamas. En cambio, las aves con crías que pueden alimentarse y cuidarse a sí mismas casi inmediatamente después de nacer, como por ejemplo el faisán y la perdiz, tienen una necesidad menor de permanecer con sus parejas. Los machos de estas especies aumentan su éxito reproductivo si buscan otras parejas y, así, la poliginia es relativamente frecuente en este tipo de aves. En el caso de los mamíferos, la hembra que amamanta a sus crías suele ser su única fuente de alimentos; por lo general, los machos no desempeñan papel alguno en la crianza de la progenie. En las especies de mamíferos en las que los machos protegen a las hembras y a los individuos jóvenes, como los leones, un macho o un pequeño grupo típico de machos cuida a muchas hembras que forman un harén.

Otro factor que influye en el comportamiento de apareamiento y de cuidado paterno es la certeza de la paternidad. Sin lugar a dudas, las crías o los huevos poseen los genes de la madre. Pero incluso dentro de una relación monógama normal, estas crías, a veces, proceden de un macho diferente a la pareja habitual de la hembra. La certeza de la paternidad es relativamente baja en la mayoría de las especies con fecundación interna porque el acto de apareamiento y el nacimiento (o el apareamiento y la puesta de los huevos) son acontecimientos separados en el tiempo. Esto explicaría por qué el cuidado paterno exclusivo se produce en tan pocas especies de aves y mamíferos. No obstante, los machos de muchas especies con fertilización interna desarrollan conductas que parecen aumentar su certeza en relación con la paternidad, como la defensa de las hembras, la eliminación de todos los espermatozoides del tracto reproductor femenino antes de la copulación y la introducción de grandes cantidades de espermatozoides para desplazar los de otros machos. La certeza de la paternidad es mucho mayor cuando la puesta del huevo y el apareamiento se producen al mismo tiempo, como se observa en la fecundación externa. Esto puede explicar la razón por la cual el cuidado de las crías en los invertebrados acuáticos, los peces y los anfibios puede ser proporcionado tanto por los machos como por las hembras (fig. 51-26). Solo el 7% de las familias de peces y anfibios que desarrollan fecundación interna recibe cuidado paterno, mientras que el 69% de las familias en las que se desarrolla fecundación externa desarrolla este tipo de atención. En los peces, incluso aunque el cuidado paterno dependa en forma exclusiva de los machos, el sistema de acoplamiento suele ser polígamo y varias hembras ponen sus huevos en un nido protegido por un solo macho.



(a) Debido a que las especies monógamas, en este caso los cisnes trompeteros, suelen ser monomorfos los machos y las hembras son difíciles de distinguir solo a través de sus características externas.



(b) Entre las especies que practican la poliginia, como el alce, el macho (izquierda) suele presentar varias ornamentas.



(c) En las especies que practican la poliandria, como por ejemplo estos falaropos de Wilson, las hembras (superior) suelen ser más llamativas que los machos.

▲ Fig. 51-25. Relación entre el sistema de apareamiento y las formas macho y hembra.



▲ Fig. 51-26. Cuidado paterno desarrollado por una corvina macho. Estos animales viven en ambientes marinos tropicales y guardan sus huevos fecundados en sus bocas para mantenerlos aireados y protegidos de los depredadores hasta que nacen las crías.

Es importante señalar que cuando los ecólogos comportamentales usan la expresión certeza de paternidad, no implican que los animales son conscientes de estos factores cuando actúan de una manera determinada. El comportamiento paterna asociada con la certeza de paternidad se transmite de una generación a otra por selección natural. La relación entre la certeza de paternidad y el cuidado paterno sigue siendo un campo de investigación activo, muy controvertido.

Selección sexual y elección de la pareja

Como se comentó en el capítulo 23, el grado de dimorfismo sexual dentro de una especie se debe a la selección sexual, que es una forma de selección natural en la que las diferencias en el éxito reproductivo de los individuos se deben al grado de eficacia en el apareamiento. Debemos recordar que la selección natural puede adquirir la forma de selección intersexual, en la que los miembros de un sexo eligen parejas de acuerdo con características específicas del otro sexo, como el canto del cortejo, o de selección intrasexual, que implica la competencia entre miembros de un sexo en busca de una pareja. A continuación se comentarán algunas evidencias experimentales a favor de la selección sexual.

Elección de la pareja en las hembras. Las preferencias de las hembras pueden desempeñar un papel esencial en la evolución del comportamiento y la anatomía de los machos por medio de la selección intersexual. Klaudia Witte y Nadia Sawka, de la Universidad de Bielefeld, en Alemania, intentaron evaluar si la impronta de las crías de los pinzones cebra en relación con sus padres podía influir en la elección de las parejas cuando maduraban. Los pinzones cebra machos son más llamativos que las hembras, pero ninguno de los dos tiene un penacho en la cabeza (fig. 51-27). Witte y Sawka adhirieron una pluma roja de 2,5 cm de longitud a las plumas frontales de ambos padres, al padre o a la madre, cuando las crías tenían 8 días de vida, aproximadamente, 2 días después de que abrieran los ojos (los adornos artificiales representan características anatómicas originales que pueden aparecer en forma

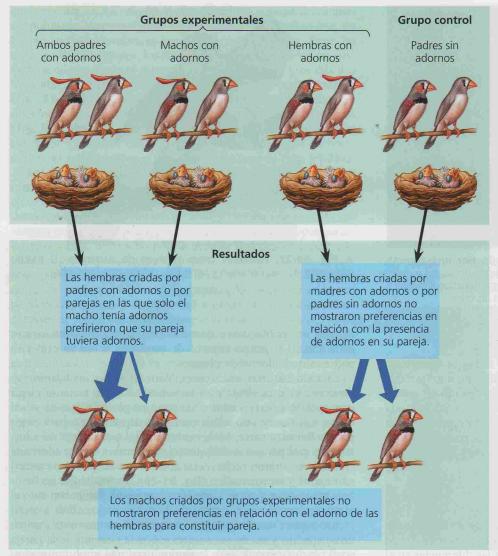


▲ Fig. 51-27. Pinzones cebra nativos de Australia. El macho (izquierda) es más llamativo y tiene más colores que la hembra.

natural en poblaciones como consecuencia de mutaciones genéticas). Un grupo control de pinzones cebra se crió con padres sin el adorno de plumas.

Cuando las crías maduraron, Witte y Sawka analizaron sus preferencias para elegir parejas y, para ello, les hicieron elegir entre posibles parejas adornadas con una pluma roja o no adornadas. Los machos no revelaron ninguna preferencia para elegir pareja. Por otra parte, las hembras criadas por padres no adornados o por parejas en las que solo la hembra estaba adornada tampoco mostraron preferencias al tener que elegir entre machos adornados y no adornados (fig. 51-28). Sin embargo, las hembras criadas por padres adornados o por una pareja con solo el macho adornado prefirieron machos adornados. Este experimento sugiere que las hembras desarrollan su impronta a partir de sus padres y no de sus madres y que la elección de la pareja en el pinzón cebra de sexo femenino tiene una importancia fundamental para la evolución de la ornamentación de los machos de esta especie.

Otro ejemplo de la forma en que la elección femenina afecta la evolución de los machos se observa en el comportamiento de cortejo de una especie de moscas que tienen pedúnculos oculares (Cyrtodiopsis dalmanni). Los ojos de estos insectos están en las puntas de los pedúnculos, que son más largos en los machos que en las hembras (fig. 51-29). Durante el cortejo, el macho se acerca y se sitúa frente a una hembra. Los investigadores documentaron que las hembras tienen más probabilidades de aparearse con los machos que tienen pedúnculos oculares relativamente largos; en consecuencia, la elección femenina es un factor de selección importante en la evolución de los pedúnculos oculares largos en los machos. Sin embargo, ¿por qué preferirían las hembras este rasgo en apariencia arbitrario? Los ecólogos conductistas correlacionaron algunos trastornos genéticos en los machos con la incapacidad de desarrollar pedúnculos oculares largos. Estos estudios confirman la hipótesis de que las hembras basan su elección de pareja en características asociadas con la calidad del macho. Como se comentó en el capítulo 23, en general, los adornos (los pedúnculos oculares largos de estas moscas o las plumas de colores brillantes de las aves) se correlacionan con la salud y la vitalidad de los machos. Una hembra que elige un macho sano aumenta la probabilidad de obtener una progenie



▲ Fig. 51-28. Selección sexual influida por la impronta. Los experimentos demostraron que las crías hembra del pinzón cebra que desarrollaron su impronta en función de progenitores adornados artificialmente prefirieron parejas masculinas adornadas en la adultez.

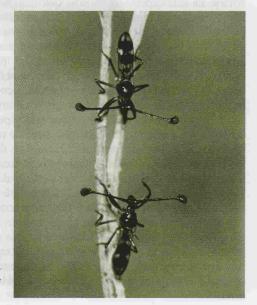


Fig. 51-29.
Moscas macho con pedúnculos oculares (Cyrtodiopsis dalmanni).

Competición masculina por la pareja. Los ejemplos anteriores demuestran que la hembra puede seleccionar una clase de macho más apropiada en una situación determinada que produce escasa variación entre los machos. La competición masculina por la pareja representa una fuente de selección intrasexual que también puede reducir la variación entre los machos. Este tipo de competición incluye, en ocasiones, un comportamiento agonístico, que consiste en una competencia, por lo general, en forma de ritual que determina que el ganador acceda a un recurso, como el alimento o la pareja (fig. 51-**30)**. El resultado de estas competencias puede depender de la fuerza, el tamaño o la forma de los cuernos, los dientes y otros elementos, pero, a veces, las victorias son más psicológicas que físicas. Pese a la posibilidad de que este tipo de competencia seleccione una menor variación, la diversidad comportamental y morfológica entre los machos es muy grande en algunas especies de vertebrados, que abarcan desde peces hasta ciervos, y en una gran variedad de invertebrados. En algunas especies hay más de una conducta de apareamiento que puede conseguir que la reproducción sea eficaz; en estos casos, la selección intrasexual determinó la evolución de conductas y morfologías alternativas de apareamien-

Un invertebrado en el que se documentaron conductas y morfologías alternativas de apareamiento masculino es el isópodo intermareal marino *Paracerceis sculpta*, que vive dentro de las esponjas en el Golfo de California. Esta especie abarca tres tipos de machos genéticamente diferentes (fig. 51-31). Stephen M. Shuster,

de la Universidad de Nuevo México, descubrió que los machos α grandes defendían los harenes de hembras dentro de las esponjas intermareales, sobre todo, contra otros machos α . Mientras tanto, los machos β imitaban la morfología y el comportamiento femeninos y no desencadenaban respuestas de defensa en los machos α ; por tanto, eran capaces de acceder a harenes protegidos. Los machos γ diminutos invaden y viven dentro de los harenes grandes, que, en ocasiones, albergan los tres tipos de machos a la vez.

to masculino.

Shuster informó que el éxito de cada tipo de macho de *Paracerceis* durante el apareamiento depende de las densidades relativas de machos y hembras dentro de las esponjas. Los machos α procrean a la mayoría de las crías cuando hay una sola hembra. Si hay más de una hembra, los machos β procrean alrededor del 60% de la progenie. Por último, la tasa reproductiva de los machos γ aumenta de forma lineal de acuerdo con el tamaño del harén. Con esta información y los patrones de distribución de las hembras y los machos de *Paracerceis* en su ambiente natural, Shuster y Michael Wade de la Universidad de Chicago, llegaron a la conclusión de que los machos $\alpha, \, \beta \, y \, \gamma$ obtenían un éxito

reproductivo similar, lo que indica que la diversidad de la conducta y la anatomía de apareamiento puede deberse a la selección intrasexual secundaria a la competición de los machos por sus parejas. En esta especie se mantiene la variación entre machos porque ninguno de los tres tipos de macho tiene más

▲ Fig. 51-30. Comportamiento agonístico. Estos dos osos polares machos (*Ursus maritimus*) desarrollan un "juego de pelea", que es un concurso ritualizado en el que no suelen herirse. En cambio, durante las temporadas reproductivas en primavera, los osos polares de sexo masculino luchan violentamente para competir por las hembras en período de estro.

Los grandes machos α de la especie *Paracerceis* defienden los harenes de hembras que viven dentro de esponjas intermareales



Los machos β tienen una morfología similar a la de las hembras y no provocan una respuesta defensiva en los machos α , por lo que son capaces de acceder a los harenes protegidos.

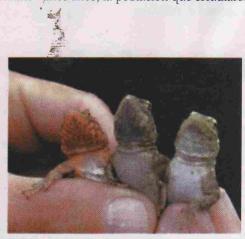
▲ Fig. 51-31. Polimorfismo masculino en el isópodo marino intermareal *Paracerceis sculpta*. La morfología variable afecta la conducta de apareamiento de tres tipos distintos desde el punto de vista genético.

éxito en alguna circunstancia; todos los machos logran apareamientos satisfactorios con una densidad de hembras determinada, pero tienen menos éxito con otras densidades de hembras (ejemplo de polimorfismo equilibrado, que se comentó en el capítulo 23).

Aplicación de la teoría del juego

Los tres tipos de machos de Paracerceis descubiertos por Shuster pueden coexistir porque logran el mismo éxito en el apareamiento y es probable que les proporcione la misma aptitud evolutiva. Sin embargo, en algunas otras especies, la aptitud de los distintos tipos de machos parece ser diferente. ¿Cómo pueden desarrollarse las estrategias de reproducción alternativas en esta situación? ¿Por qué la selección natural favorece una estrategia y excluye las demás? Cuando se evalúa este tema, los ecologistas comportamentales usan varias herramientas, entre ellas, la teoría del juego. Desarrollada originalmente por John Nash y otros matemáticos para realizar un modelo de la conducta económica humana, la teoría del juego evalúa estrategias alternativas en situaciones donde el resultado no solo depende de la estrategia de cada individuo, sino, también, de las estrategias de otros individuos. En la actualidad, la teoría del juego se aplica a una gran variedad de problemas de ecología del comportamiento y representa una manera de pensar relacionada con la evolución en situaciones en las que la aptitud de un fenotipo comportamental específico recibe influencias de otros fenotipos comportamentales en la población.

Barry Sinervo y Curt Lively, de la Universidad de Indiana, usaron la teoría del juego para explicar la coexistencia de tres fenotipos masculinos diferentes en poblaciones de lagartijas de lados manchados (*Uta stansburiana*) en los límites de la costa interna de California (fig. 51-32). Sinervo y Lively identificaron machos con tres tipos distintos de colores controlados de forma genética: garganta naranja, garganta azul y garganta amarilla. Los machos con garganta naranja son los más agresivos y defienden territorios grandes que tienen muchas hembras. Los machos con garganta azul también son territoriales pero defienden territorios más pequeños con menos hembras. Los machos con gargantas amarillas no son territoriales, son semejantes a las hembras y usan tácticas "ruines" para conseguir pareja. Sinervo y Lively observaron que los tres tipos atraviesan ciclos de relativa abundancia; durante varios años, la población que estudiaron presen-



▲ Fig. 51-32. Polimorfismo masculino en la lagartija de lados manchados (*Uta stansburiana*). Macho de garganta naranja a la izquierda; macho de garganta azul en el centro; macho de garganta amarilla a la derecha.

tó períodos con una mayor proporción de individuos con garganta azul, luego con mayor porcentaje de individuos con gargantas naranjas, luego con mayor proporción de gargantas amarillas y, por último, con mayor porcentaje de gargantas azules.

Sinervo y Lively conectaron la población evaluada con la teoría del juego cuando se dieron cuenta de que el éxito relativo en el apareamiento de cada tipo de macho no era fijo, sino que cambiaba en función de la abundancia relativa de los otros tipos de machos en las poblaciones. Sinervo y Lively sugirieron que los períodos cíclicos de abundancia de ciertos machos de lagartijas de lados manchados eran similares al juego infantil de piedra, papel o tijera, en el que el papel vence a la piedra, la piedra vence a la tijera y la tijera vence al papel. Cuando los individuos de garganta azul abundan pueden defender a las pocas hembras de los machos "ruines" de garganta amarilla presentes en sus territorios; en términos del juego, los individuos de garganta azul "vencen" a los de garganta amarilla. Sin embargo, los machos de garganta azul no pueden defender sus territorios contra los machos hiperagresivos de garganta naranja. Como consecuencia, los machos de garganta naranja ocupan el territorio de los individuos de garganta azul y su densidad aumenta; los individuos de garganta naranja "vencen" a los de garganta azul. No obstante, el predominio numérico de los machos de garganta naranja es temporal porque no pueden defender a todas las hembras de los machos "ruines" de garganta amarilla. Por último, los machos de garganta naranja, que son los más agresivos, son sustituidos por los machos de garganta amarilla, que son los menos agresivos; los individuos de garganta amarilla "vencen" a los de garganta naranja. Y luego el ciclo vuelve a comenzar: debido a que la táctica de defensa de territorios pequeños y pocas hembras de los individuos de garganta azul puede limitar el acceso de los machos de garganta amarilla a las hembras, los machos de garganta azul sustituyen en poco tiempo a los de garganta amarilla como los machos más abundantes. La teoría del juego proporciona a los ecólogos comportamentales una forma de pensar relacionada con problemas evolutivos complejos, en los cuales, el rendimiento relativo y no el absoluto es el elemento clave para comprender la evolución del comportamiento. Esto determina que la teoría del juego sea una herramienta importante porque el rendimiento relativo de un fenotipo en comparación con los demás se relaciona con la forma en que los biólogos evolucionistas evalúan la aptitud darwiniana.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Por qué es más probable que la atención paterna evolucione en las especies con fecundación externa que en las que tienen fecundación interna?
- 2. ¿Cómo explica la teoría del forrajeo óptimo la razón por la cual el venado cola negra o bura pasa más tiempo buscando alimentos en áreas abiertas que cerca de o en la selva?
- 3. ¿Cómo se asocia la aptitud del ave de sexo femenino con su capacidad de elegir pareja a través de la selección de manifestaciones y adornos que "anuncian" la salud del macho?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 51-6

El concepto de aptitud inclusiva puede explicar la mayor parte del comportamiento social altruista

Existen muchos comportamientos sociales egoístas, es decir, que benefician al individuo a expensas de otros seres, especialmente, competidores. Incluso en las especies en las que los individuos no intervienen en comportamientos agonísticos, la mayoría de las adaptaciones que benefician a un individuo dañan a otros de forma indirecta. Por ejemplo, la mayor capacidad de forrajeo dejaría a los demás con menos cantidad de alimentos. Es fácil comprender la naturaleza diseminada del egoísmo si se tiene en cuenta que la selección natural moldea la conducta. Los tipos de comportamiento que aumentan la supervivencia y el éxito reproductivo de un individuo son favorecidos por la selección en forma independiente del grado de daño que le producen a otros individuos, una población local o incluso una especie completa. Entonces, ¿cómo pueden explicarse los ejemplos observados de lo que parecen conductas "desinteresadas"?

Altruismo

A veces, algunos animales se comportan de una forma que reduce su aptitud individual, pero incrementa la aptitud de otros individuos de la población; ésta es la definición funcional del **altruismo** o desinterés. Se pueden analizar las ardillas terrestres de Belding, que viven en algunas regiones montañosas del oeste de los Estados Unidos y son vulnerables a depredadores, como el coyote y el halcón. Si una ardilla ve a un depredador suele emitir un grito agudo de alarma que alerta a los individuos para que regresen a sus madrigueras. Las observaciones de campo confirmaron que la conducta de alarma aumenta el riesgo de morir porque revela la situación del que avisa

Otro ejemplo de comportamiento altruista se observa en las sociedades de abejas, en las que las obreras son estériles. Las abejas obreras nunca se reproducen sino que trabajan para una sola reina fértil. Además, las obreras pican a los intrusos y esta conducta que ayuda a defender su colmena desencadena su muerte.

Otro ejemplo de altruismo se observa en las ratas topo desnudas (*Heterocephalus glaber*), que son roedores muy socializados que viven en camaras subterráneas y túneles en el sur y el nordeste de África (**fig. 51-33**). Este animal, que casi no tiene pelaje y ve muy poco, vive en colonias de entre 75 y 250 o más individuos. Cada colonia solo tiene una hembra que puede reproducirse, la reina, que se aparea con entre uno y tres machos denominados reyes. El resto de la colonia se compone de hembras y machos incapaces de reproducirse que forrajean en busca de raíces y tubérculos subterráneos y cuidan a la reina, los reyes y la progenie que todavía depende de la reina. En ocasiones, los individuos que no se reproducen sacrifican sus propias vidas para proteger a la reina o los reyes de las serpientes u otros animales que invaden la colonia.

Aptitud inclusiva

¿De qué manera la rata topo desnuda, la abeja obrera o una ardilla terrestre de Belding aumentan su aptitud por medio de



▲ Fig. 51-33. Ratas topo desnudas, especie de mamífero colonial que desarrolla comportamiento altruista. En la figura se observa a una reina que cuida a la progenie y está rodeada por otros miembros de la colonia.

las contribuciones que hacen a otros miembros de la población, que en realidad pueden ser sus competidores más cercanos? ¿Cómo es posible que la evolución mantenga el comportamiento altruista si no aumenta— y, en realidad, incluso disminuye— la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos que se autosacrifican? Es más fácil determinar la forma en que este comportamiento se favorece si se considera a los padres que se sacrifican por sus hijos. Cuando los padres reducen su propio bienestar personal para producir y ayudar a sus descendientes, esto, en realidad, aumenta la aptitud de los padres porque aumenta su representación genética en la población.

Sin embargo, en ocasiones, los individuos ayudan a otros que no son sus descendientes. Al igual que los padres y los hijos, los hermanos comparten la mitad de los genes. Por tanto, la selección también podría favorecer la ayuda entre hermanos o de un hijo a un padre para que pueda tener más hijos. El biólogo evolucionista William Hamilton fue el primero en advertir que la selección podía aumentar la representación genética de un animal en la siguiente generación, por medio de contribuciones "altruistas" a parientes cercanos que no pertenecían a la progenie del animal. Esto permitió elaborar el concepto de aptitud inclusiva, que es el efecto total de un individuo sobre la proliferación de sus genes por medio de la producción de su propia progenie y del aporte de contribuciones que permitan que otros parientes cercanos, con los que comparte muchos de estos genes, también tengan descendientes.

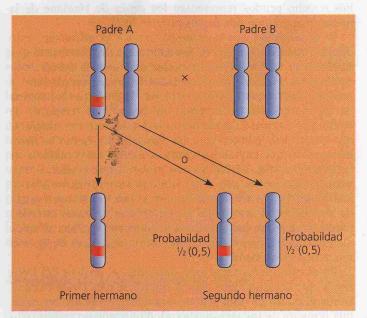
Regla de Hamilton y selección por parentesco

Hamilton propuso una medida cuantitativa para predecir cuándo la selección natural podía favorecer actos altruistas entre individuos relacionados. Las tres variables principales en un acto de altruismo son el beneficio del receptor (B), el coste del altruista (C) y el coeficiente de parentesco (r). El beneficio y el coste miden la cantidad promedio de descendientes producidos por el receptor y el altruista, respectivamente, que son consecuencia del acto altruista. Por tanto, B, el beneficio, es la cantidad promedio de descendientes adicionales que produce el beneficiado por el acto altruista y C, el coste, es cuántos descendientes menos produce el altruista. Por ejemplo, se puede suponer que los miembros de una población humana tienen dos hijos cada uno. Luego se puede considerar el caso

de dos hermanos de edades similares y maduros desde el punto de vista reproductivo, ambos fértiles, pero que todavía no han tenido hijos. Uno de estos hombres jóvenes corre el riesgo de ahogarse en medio de un oleaje intenso y su hermano pone en riesgo su vida para salvarlo. El beneficio para el hermano que casi se ahoga, que es el receptor de este acto altruista, es el de dos descendientes. Si el hermano se hubiera ahogado, el rendimiento reproductivo habría sido cero; pero si se hace el promedio, puede ser padre de dos hijos: B = 2. El coste del acto heroico del hermano depende del riesgo que corre su propia vida para salvar a su hermano. Se puede calcular que, en un oleaje de este tipo, un nadador promedio tiene un 5% de probabilidades de ahogarse. Por tanto, el coste del acto altruista es del 5% de la cantidad de hijos que se podrían esperar si no se hubiera producido el acto altruista. El coste es de $0.05 \times 2 = 0.1$.

En este acto altruista hipotético B = 2 y C = 0,1, pero ¿cuál es el valor de r? El **coeficiente de parentesco** es la probabilidad de que si dos individuos comparten un familiar o algún tipo de parentesco, un gen específico presente en un individuo también esté en el segundo individuo. Con dos hermanos, como los individuos imaginarios del ejemplo de la playa, la probabilidad de que un gen en un hermano también esté presente en el otro hermano es del 50%. Por tanto, para los hermanos r = 0,5. Una forma de considerar este hecho está en relación con la segregación de cromosomas homólogos que se produce durante la meiosis de los gametos (**figura 51-34**; véase también capítulo 13).

A continuación se pueden usar los coeficientes de *B*, *C* y *r* para evaluar si la selección natural puede favorecer el acto altruista en el caso imaginario comentado antes. La selección natural favorece el altruismo cuando el producto del beneficio para el receptor multiplicado por el coeficiente de paren-



▲ Fig. 51-34. Coeficiente de parentesco entre hermanos. La banda roja indica un gen específico en un par de cromosomas homólogos de un padre. El primer hermano heredó el gen del padre A: hay una probabilidad del 50% de que el segundo hermano también herede este gen del padre A. Por tanto, el coeficiente de parentesco entre los dos hermanos es de 1/₂ o 0,5.

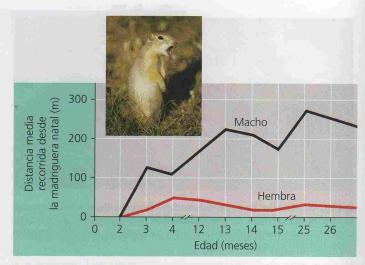
tesco supera el coste para el altruista, es decir, cuando $r \times B > C$. Esta ecuación se denomina **regla de Hamilton**. En el caso de los hermanos nadadores $r \times B = 0.5 \times 2 = 1$ y C = 0.1. De acuerdo con la regla de Hamilton, la selección natural favorecería este acto altruista de un individuo que salva a su hermano. Si el hermano altruista se arriesga durante el rescate, todos sus genes se transmiten a más descendientes que si no pone su vida en peligro; entre estos genes puede haber algunos que contribuyen al comportamiento altruista, de manera que la selección natural también favorece la transmisión de estos genes. La selección natural que promueve esta clase de conducta altruista, al aumentar el éxito reproductivo de los familiares del individuo en cuestión, se denomina **selección por parentesco**.

La selección por parentesco se debilita a medida que aumenta la distancia entre familiares. Los hermanos comparten un r de 0,5 pero entre una tía y su sobrina r es igual a 0,25 (1/4) y entre primos hermanos r es igual a 0,125 (1/8). Se debe señalar que a medida que se aleja la relación de parentesco, el producto de $r \times B$ en la ecuación de Hamilton también disminuye. ¿Favorecería la selección natural el rescate de un primo? En este acto altruista $r \times B$ es igual a 0,125 por 2, es decir 0,25 que, afortunadamente para el primo que se está ahogando, es mucho mayor que C igual a 0,1, que es el coste del altruista. Es evidente que también se debe tener en cuenta el grado de riesgo que corre el altruista. Si el que le rescata no sabe nadar bien, su probabilidad de ahogarse podría ser del 50% en lugar del 5%. En este caso, el coste para el altruista sería $0.5 \times 2 =$ 1. Este valor es mayor que $r \times B = 0.25$, que es el valor calculado del riesgo que corre el primo a punto de ahogarse, por lo que sería mejor que desee que haya un salvavidas en los alrededores.

El genetista británico J. B. S. Haldane anticipó los conceptos de aptitud inclusiva y selección por parentesco con una frase cómica en la que dijo que daría su vida por dos hermanos u ocho primos. El significado actual sería que dos hermanos u ocho primos representan los genes de Haldane de la misma manera que dos de sus propios hijos.

Si la selección por parentesco explica el altruismo, esto implica que los ejemplos de las conductas desinteresadas que se observan en las diversas especies de animales deben desarrollarse entre individuos relacionados. Esto suele ser así, pero, a menudo, las relaciones son complejas. Al igual que la mayoría de los mamíferos, las hembras de las ardillas terrestres de Belding se establecen cerca del sitio donde nacieron, mientras que los machos lo hacen en áreas más alejadas. Como las hembras son las que emiten los gritos de alarma en la mayoría de las ocasiones (fig. 51-35), es más probable que ayuden a individuos relacionados con ellas. Si todos los individuos relacionados con una hembra están muertos, rara vez se oyen gritos de alarma. En el caso de las abejas obreras, que son estériles, todo lo que hacen para ayudar a la colmena beneficia al único miembro permanente con reproducción activa, es decir, a la reina, que es su madre.

En el caso de las ratas topo desnudas, el análisis del DNA reveló que los individuos de una colonia se relacionan entre sí. Desde el punto de vista genético, la reina parece ser hermana, hija o madre de los reyes y los individuos que no se reproducen son los descendientes directos de la reina o sus hermanas. Por tanto, cuando un individuo incapaz de reproducirse aumenta la probabilidad de que la reina o el rey se reproduzcan, se incrementa la posibilidad de que se transmitan genes idénticos a los propios a la siguiente generación.



▲ Fig. 51-35. Selección por parentesco y altruismo en ardillas terrestres de Belding. Este gráfico ayuda a explicar la diferencia en el comportamiento altruista entre machos y hembras de esta especie. Después de ser destetadas, las hembras tienen más probabilidades de vivir cerca de otros individuos relacionados que los machos. Los gritos de alarma que advierten a los individuos relacionados aumentan la aptitud inclusiva de la hembra altruista.

Altruismo recíproco

En ocasiones, algunos animales se comportan de forma altruista con otros individuos no relacionados con ellos. Un mandril podría ayudar a un compañero no relacionado en una pelea o un lobo podría ofrecer alimentos a otro lobo, aunque no tengan ningún grado de parentesco. Este tipo de comportamiento puede ser adaptativo si el individuo que recibe ayuda devuelve el favor en el futuro. Este tipo de intercambio de ayuda, denominado altruismo recíproco, suele tenerse en cuenta para explicar el altruismo entre seres humanos no relacionados. Este tipo de comportamiento no es habitual en los animales; se limita, sobre todo, a especies (como el chimpancé) que forman grupos sociales bastante estables como para que los individuos tengan muchas probabilidades de intercambiar ayuda. Por lo general, se cree que se produce cuando es posible que los individuos vuelvan a reunirse y cuando es probable que se produzcan consecuencias negativas si no se devuelven los favores a los individuos que fueron generosos en el pasado. Los ecólogos comportamentales denominan "trampa" a este patrón de comportamiento. Es probable que todos los comportamientos que parecen altruistas, en realidad, aumenten la aptitud de alguna manera.

Sin embargo, debido a que la trampa proporcionaría un gran beneficio al individuo "tramposo", los ecólogos conductistas cuestionaron la forma en que pudo evolucionar el altruismo recíproco. Para responder esta pregunta, muchos ecólogos conductistas recurrieron a la teoría del juego. En 1981, Robert Axelrod y William Hamilton, que en ese momento se encontraban en la Universidad de Michigan, propusieron que el altruismo recíproco podía evolucionar y persistir en una población en la que los individuos adoptaban una estrategia conductual denominada "tit for tat" ("ojo por ojo"). Esta estrategia consiste en que un individuo trata a otro de la misma manera en la que fue tratado por él en su último encuentro. Los individuos que adoptan este comportamiento, siempre son altruistas o cooperativos durante el primer encuentro con otro individuo y man-

tienen su forma de relacionarse mientras el altruismo sea recíproco. No obstante, cuando no reciben el mismo trato en respuesta, los individuos inmediatamente desarrollan una represalia, pero reinician la conducta cooperativa cuando el otro individuo comienza a cooperar otra vez. La estrategia de "tit for tat" se empleó para explicar las pocas interacciones altruistas aparentemente recíprocas observadas en animales, que abarcan desde compartir sangre entre murciélagos vampiros no relacionados hasta la unión social entre primates.

Aprendizaje social

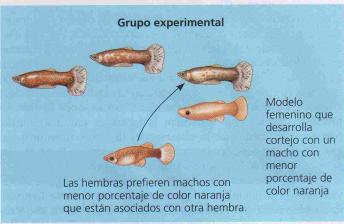
Cuando se habló sobre el aprendizaje en una sección anterior se explicaron las influencias genéticas y ambientales que llevan a los animales a adquirir nuevas conductas. El aprendizaje también puede tener un componente social significativo, como se demuestra en el aprendizaje social, que es el que proviene de la observación de otros individuos (fig. 51-17). El aprendizaje social determina las raíces de la cultura, que puede definirse como un sistema de transferencia de información a través del aprendizaje o la enseñanza social que influye sobre la conducta de los individuos de una población. La transferencia cultural de información puede alterar los fenotipos conductuales y, en consecuencia, influir sobre la aptitud de los individuos. Los cambios en el fenotipo asociados con la cultura se desarrollan en una escala de tiempo mucho más breve que los que se asocian con la selección natural. Puesto que el aprendizaje social se reconoce con mayor facilidad en los seres humanos, cabe considerar que solo se presenta en este grupo. Sin embargo, el aprendizaje social puede observarse en linajes de animales que se separaron del nuestro hace mucho tiempo, algunos de los cuales se comentarán a continuación.

Copia de la elección de pareja

En las secciones anteriores se explicó la manera en que la elección de la pareja masculina puede depender de adornos elaborados (fig. 51-28). En muchas especies, la elección de la pareja depende, sobre todo, del aprendizaje social.

La copia de la elección de pareja, que es una conducta por la cual los individuos de una población copian la elección de pareja de otros individuos, se evaluó meticulosamente en el pez guppy (Poecilia reticulata). Las hembras salvajes suelen preferir aparearse con machos con un alto porcentaje de su superficie de color naranja. No obstante, también se sabe que copian la elección de la pareja de otras hembras. Esto implica que las hembras tienden a aparearse con machos que tuvieron éxito para atraer a otras hembras. Con esta idea in mente, Lee Dugatkin, de la Universidad de Louisville, diseñó un experimento ingenioso para comparar las influencias de los fenotipos masculinos y el aprendizaje social sobre la elección de la pareja en las hembras. Permitió que las hembras eligieran su pareja entre machos con diversos grados de color naranja. En el grupo control, las hembras debían elegir a los machos sin otras hembras presentes. En el grupo experimental colocaron machos con el mismo grado de color naranja como grupo control. Pero la hembra experimental también debía observar un modelo de hembra asociada con un macho con una cantidad relativamente escasa de color naranja en una conducta de cortejo. En el grupo control, la mayoría de las hembras eligió machos con porcentajes elevados de color naranja (fig. 51-**36)**. En cambio, en la mayoría de los casos, las hembras del





▲ Fig. 51-36. Copia de la elección de pareja en hembras de guppy (Poecilia reticulata). Estas hembras suelen elegir machos con mayor porcentaje de color naranja. Sin embargo, cuando los machos se agruparon de acuerdo con el porcentaje de color naranja y difirieron en este porcentaje en 12 o 24%, las hembras del experimento prefirieron machos con menor porcentaje de color naranja pero que se presentaron con un modelo femenino. Las hembras solo ignoraron la elección aparente del modelo femenino cuando el macho alternativo tenía un 40% más de color naranja.

grupo experimental eligieron machos con menor porcentaje de color naranja que se habían presentado junto con un modelo de hembra y solo seleccionaron machos no asociados con modelos femeninos cuando éstos tuvieron porcentajes *mucho* mayores de color naranja. Dugatkin llegó a la conclusión de que, por debajo de un umbral determinado de porcentaje de color naranja en el macho, la copia de la elección podía superar la preferencia genética de las hembras por los machos de color naranja. Una hembra que se aparea con un macho atractivo para otras hembras puede aumentar la probabilidad de que su progenie masculina también resulte atractiva y tenga un éxito reproductivo elevado. La copia de la elección de pareja es una forma de aprendizaje social que también se observó en otras especies de peces y en aves.

Aprendizaje social de la llamada de alarma

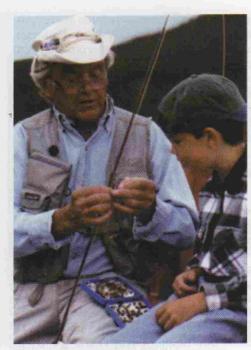
En sus estudios realizados con monos verdes africanos (Cercopithecus aethiops) en el Parque Nacional Amboseli de Kenia, Dorothy Cheney y Richard Seyfarth, de la Universidad de Pennsylvania, determinaron que el rendimiento de una conducta realizada por estos monos podía aumentar gracias al aprendizaje. Estos monos, que tienen el tamaño aproximado de un gato doméstico, producen una serie de llamadas de alar-

ma. Los monos de Amboseli emiten sonidos diferentes cuando ven un leopardo, un águila o una serpiente, todos ellos, animales que los cazan. Cuando estos monos ven un leopardo emiten un sonido bajo similar a un ladrido, cuando ven un águila emiten un sonido corto similar a tos compuesto por dos sílabas y cuando ven una serpiente, el sonido de alarma se denomina "chutter". Al escuchar el sonido de alarma, otros monos del grupo se comportan de manera similar: se suben a un árbol cuando oyen el sonido de alarma asociado con la presencia de un leopardo (los monos son más ágiles que los leopardos en los árboles), miran hacia arriba ante el sonido asociado con el águila y miran al suelo ante la llamada asociada con la serpiente (fig. 51-37).

Los monos verdes africanos recién nacidos emiten sonidos de alarma pero de forma relativamente indiscriminada. Por ejemplo. emiten el sonido del águila cuando detectan cualquier ave, incluso aves inocuas como abejarrucos. Al crecer, los monos mejoran su precisión. En realidad, los monos adultos emiten el sonido asociado con el águila solo cuando ven un águila que pertenece a una de las dos especies que se alimentan de estos monos. Es probable que las crías aprendan la forma de emitir el sonido correcto por medio de la observación de otros miembros del grupo y de la recepción de confirmaciones sociales. Por ejemplo, si la cría emite el llamado en la ocasión acertada -por ejemplo, una alarma asociada con el águila cuando ven un águila sobrevolando- otro miembro del grupo también emite este llamado. En cambio, si la cría produce el llamado cuando ve un abejarruco, los adultos del grupo se quedan en silencio. Por tanto, los monos verdes africanos muestran una tendencia inicial e innata a emitir sonidos cuando ven objetos potencialmente peligrosos en el ambiente. El aprendizaje define los sonidos durante la adultez y determina que los monos solo emitan la llamada en respuesta a peligros reales y que estén preparados para enseñar estas alarmas a las generaciones futuras. Sin embargo, ni los monos ni las demás especies pueden desarrollar un tipo de aprendizaje



▲ Fig. 51-37. Monos verdes africanos que aprenden el uso correcto de los sonidos de alarma. Cuando ven una boa (en la tierra), estos monos emiten un sonido de alarma específico para "serpientes" (recuadro) y los miembros del grupo se mantienen erguidos y miran hacia abaio.



✓ Fig. 51-38. Tanto los genes como la cultura construyen la naturaleza humana. El individuo de una generación anterior enseña al más joven y ésta es una de las formas básicas por medio de las cuales se transmiten las culturas.

social y transmisión cultural similar al de los seres humanos (fig. 51-38).

Evolución y cultura humana

La sociobiología relaciona la cultura humana con la teoría evolutiva. La premisa principal de esta disciplina es que hay algunas características comportamentales que provienen de la expresión de genes perpetuados por la selección natural. En su libro fundamental de 1975, Sociobiology: The New Synthesis, E. O. Wilson especuló sobre la base evolutiva de algunos tipos de conductas sociales, sobre todo, en animales no humanos, aunque también en relación con la cultura humana, con lo cual inició un debate que continúa candente hasta el día de hoy.

El espectro de las posibles conductas sociales humanas recibe influencias de la composición genética, pero esto es muy diferente a decir que los genes son determinantes rígidos de un comportamiento. Esta distinción es el centro de la controversia asociada con las perspectivas evolutivas en la conducta humana. Los escépticos temen que las interpretaciones evolutivas de la conducta humana puedan usarse para justificar el poder establecido en la sociedad y, de esta manera, respalden las injusticias sociales. Los biólogos evolucionistas afirman que ésta es una simplificación y un malentendido en relación con lo que puede comprenderse sobre la biología humana. Las explicaciones evolucionistas sobre el comportamiento humano no nos reducen a robots creados a partir de moldes genéticos rígidos. De la misma manera que los individuos poseen características anatómicas muy diversas, también cabe esperar variaciones intrínsecas en el comportamiento. Los factores ambientales se interponen entre el genotipo y el fenotipo para determinar los rasgos físicos y, más aun, los comportamentales. Debido a nuestra capacidad de aprendizaje y a nuestra versatilidad es posible que la conducta humana sea más plástica que la de cualquier otro animal. Durante la historia evolutiva reciente se crearon varias sociedades estructuradas con gobiernos, leyes, valores culturales y religiones que definen los comportamientos aceptables y las que no lo son, incluso aunque las inaceptables puedan aumentar la aptitud darwiniana del individuo.

Otro tema que apareció en los medios de comunicación en una en etapa reciente es el de los genes asociados con rasgos conductuales humanos complejos, como depresión, violencia o alcoholismo. ¿Refuerza esto la idea de que nuestra conducta está, en realidad, predeterminada por conexiones? De acuerdo con Robert Plomin, director del Centro para la Genética del Desarrollo y la Salud en la Universidad del estado de Pensilvania, la investigación sobre la herencia de la conducta representa la mejor demostración de la importancia del factor ambiental. Como estableció Plomin, los genes y los factores ambientales no genéticos "se construyen unos sobre otros". Por ejemplo, puede creerse que la capacidad humana de hablar es totalmente genética. Sin embargo, la capacidad de aprender un lenguaje específico, como el español o el inglés, depende de la existencia de un cerebro complejo que se desarrolla en un contexto ambiental determinado bajo las pautas de un genoma humano y con la ayuda del aprendizaje social. Si, al igual que en otras especies, la conducta de los seres humanos es resultado de interacciones entre los

genes y el ambiente, ¿qué elemento es único en nuestra especie? Es probable que nuestras instituciones sociales y culturales nos hagan únicos y proporcionen una característica original que los seres humanos no compartimos con otros animales.

Evaluación de conceptos

51-6

- 1. ¿Cuál es la causa final del comportamiento altruista entre individuos relacionados?
- 2. ¿Qué hipótesis explicaría la conducta cooperativa entre animales no relacionados? Explique su respuesta.
- 3. ¿Podrían los cambios en el comportamiento producidos por el intercambio de los padres de los ratones de patas blancas por los de los ratones de California (descrito en el concepto 51-3) extenderse más allá de una generación? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo **5**1

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 51

Los ecólogos comportamentales distinguen entre las causas próximas y finales de la conducta

- **Qué es el comportamiento?** (p. 1107). El comportamiento, que abarca tanto actividades musculares como no musculares, es todo lo que hace un animal y la forma en que lo hace. El aprendizaje también suele considerarse un proceso comportamental.
- ▶ Preguntas próximas y finales (p. 1107). Las preguntas próximas o que comienzan con "cómo" se concentran en los estímulos ambientales que desencadenan una conducta (si es que hay alguno), así como también en los mecanismos genéticos, fisiológicos y anatómicos en los que se basa un comportamiento. Las preguntas finales o que se inician con "por qué" abordan la importancia evolutiva de una conducta.
- ▶ Etología (pp. 1107-1109). La etología es el estudio científico del comportamiento animal, en particular, en ambientes naturales. Los etólogos de mediados del siglo xx desarrollaron un marco conceptual definido por un conjunto de preguntas que destacan la naturaleza complementaria de las perspectivas próximas y finales.

Concepto 51-2

Muchos comportamientos tienen un fuerte componente genético

- ➤ Los biólogos estudian las formas en que tanto los genes como el ambiente influyen sobre el desarrollo de los fenotipos comportamentales (pp. 1109-1110).
- Movimientos dirigidos (pp. 1110-1111). La cinesis, que es una conducta que implica un cambio en la actividad o en la dirección, y la taxia, que es el acercamiento o el alejamiento de un estímulo determinado, son ejemplos de comportamientos innatos que tienen influencias genéticas importantes. Los experimentos revelaron que

la migración de las aves es un comportamiento complejo controlado por los genes, por lo menos, en forma parcial.

- ➤ Señales y comunicación de los animales (pp. 1111-1112). La transmisión de señales, su recepción y la respuesta ante ellas constituyen la comunicación de los animales. Estos seres vivos se comunican a través de señales visuales, auditivas, químicas (olfatorias), táctiles y eléctricas.
- ▶ Influencias genéticas sobre el apareamiento y el comportamiento paterno (pp. 1112-1113). Existen varios comportamientos de los mamíferos que se encuentran bajo control genético. Por ejemplo, la investigación reveló el fundamento genético y nervioso del apareamiento y la conducta reciente de los machos de los ratones campestres de la pradera.

Concepto 51-3

El ambiente interactúa con la composición genética de los animales e influye en el desarrollo de su comportamiento

- ▶ Influencia de la deta sobre la conducta de elección de la pareja (pp. 1113-1114). Los experimentos de laboratorio demostraron que el tipo de alimentos que ingieren las larvas de las hembras de *Drosophila mojavensis* durante su desarrollo influye considerablemente en la selección de la pareja.
- ▶ Ambiente social y comportamiento agresivo (p. 1114). Los estudios de cruzamiento de padres entre ratones de California y ratones de patas blancas descubrieron una influencia del ambiente social sobre los comportamientos agresivo y paterno observadas en estos ratones.
- ▶ Aprendizaje (pp. 1114-1118). El aprendizaje es la modificación de la conducta en función de experiencias específicas. Los tipos de aprendizaje son habituación, aprendizaje espacial, uso de mapas cognitivos y aprendizaje asociativo. Los estudios sobre cognición y resolución de problemas revelan niveles de sofisticación mental en diversos animales, desde insectos hasta aves y primates. El ambiente puede interactuar con la genética para influir sobre el proceso de aprendizaje.

Concepto 51-4

Los rasgos comportamentales pueden evolucionar por selección natural

- ▶ Variación del comportamiento en poblaciones naturales (pp. 1118-1120). Cuando la variación comportamental dentro de una especie se asocia con una modificación en las condiciones ambientales, esto podría evidenciar la evolución en el pasado.
- **Evidencias experimentales a favor de la evolución comportamental (pp. 1120-1121).** Los estudios de laboratorio realizados en poblaciones de *Drosophila* criadas con densidades altas y bajas demuestran una divergencia clara en el comportamiento asociada con genes específicos. Los estudios de campo y de laboratorio documentaron un cambio en la conducta migratoria en las currucas capirotadas del oeste de Europa durante un período de 40 años.

Concepto 51-5

La selección natural favorece los comportamientos que aumentan el éxito reproductivo y la supervivencia

- Comportamiento de forrajeo (pp. 1122-1123). Varios estudios respaldan la teoría de forrajeo óptimo, que establece que la selección natural debe favorecer el comportamiento de forrajeo que disminuya al mínimo los costes de forrajeo y aumente al máximo los beneficios.
- Conducta de apareamiento y elección de la pareja (pp. 1123-1127). La forma en que la elección de la pareja aumenta el éxito reproductivo es variable y depende del sistema de apareamiento de la especie. La relación de pareja entre machos y hembras, que abarca sistemas de monogamia, poliginia y poliandria, varía bastante de una especie a otra. La certeza de la paternidad ejerce una influencia significativa sobre la conducta de apareamiento y de cuidado paterno. Es posible que las preferencias de las hembras en relación con la pareja cumplan una función central en la evolución de la conducta y la anatomía masculina a través de la selección intersexual. La competencia de los machos por la pareja determina la selección intrasexual y, a veces, reduce la variación entre los machos. La selección intrasexual lleva, en ocasiones, a la evolución de comportamientos y morfologías alternativos de apareamiento masculino.
- Aplicación de la teoría del juego (pp. 1127-1128). Aplicada a problemas de ecología del comportamiento, la teoría del juego proporciona una forma de pensar sobre la evolución en situaciones en las que la aptitud en un fenotipo conductual específico recibe influencias de otros fenotipos comportamental de la población.

Concepto 51-6

El concepto de aptitud inclusiva puede explicar la mayor parte del comportamiento social altruista

- ➤ Altruismo (p. 1128). En ocasiones, los animales se comportan de maneras altruistas que reducen su aptitud individual pero aumentan la aptitud del receptor en el futuro.
- Aptitud inclusiva (pp. 1128-1131). El comportamiento altruista puede depender del concepto de aptitud inclusiva, que es el efecto total de un individuo sobre la proliferación de sus genes por medio de la producción de su propia progenie y del aporte de ayuda para permitir que otros individuos cercanos también tengan descendientes. La selección por parentesco favorece la conducta altruista, al aumentar el éxito reproductivo de los individuos relacionados. La conducta altruista hacia individuos no relacionados puede ser adaptativa si el que recibe ayuda devuelve el favor en el futuro y este intercambio de ayuda se denomina altruismo recíproco.
- Aprendizaje social (pp. 1131-1132). El aprendizaje social constituye las raíces de la cultura, que cabe definir como un sistema de transferencia de información a través de la observación o la ense-

- nanza que influye sobre la conducta de los individuos en una población.
- ▶ Evolución y cultura humana (pp. 1132-1133). Al igual que el comportamiento de otras especies, la humana es resultado de interacciones entre los genes y el medio. Sin embargo, nuestras instituciones sociales y culturales podrían aportar la única característica diferente entre los seres humanos y otros animales.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre el comportamiento innato es verdadero?
 - a. Los genes ejercen una influencia muy escasa sobre la expresión del comportamiento innato.
 - b. El comportamiento innato tienden a variar considerablemente entre los miembros de una población.
 - c. El comportamiento innato está limitado a los animales invertebrados.
 - d. El comportamiento innato se expresa en la mayoría de los individuos de una población en un amplio espectro de condiciones ambientales.
 - e. El comportamiento innato se desarrolla en invertebrados y algunos vertebrados, pero no en los mamíferos.
- 2. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es un ejemplo de taxia?
 - a. Trayectoria del gorrión durante la migración estacional.
 - b. Retirar la mano de una estufa caliente.
 - c. Una avispa que localiza su nido con marcas terrestres.
 - d. Un pez que se orienta a sí mismo en la corriente del río.
 - e. Un cuervo que deja caer un caracol de mar desde una altura determinada.
- 3. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones proporciona una explicación final para la observación de que un salmón adulto regresa del océano para desovar en la corriente donde nació?
 - a. La cría del salmón desarrolla su impronta en relación con una sustancia química de la corriente donde nació.
 - b. El salmón adulto usa la navegación astral para volver a localizar la corriente donde nació.
 - c. El salmón viaja hacia la corriente donde nació por medio de su capacidad para detectar el campo magnético de la Tierra.
 - d. El desove en la corriente donde nació logra una mayor supervivencia de las crías.
 - e. Las corrientes oceánicas ayudan al salmón a buscar su hogar.
- 4. Los investigadores descubrieron que una región del prosencéfalo del canario disminuye de tamaño durante la temporada no reproductiva y luego se regenera cuando comienza la temporada reproductiva. Es probable que esta proliferación anual del tejido cerebral se asocie con:
 - a. La agregación anual de nuevas sílabas al repertorio de canto del canario.
 - b. La cristalización anual de un subcanto en el adulto.
 - c. El período sensible anual en el que los padres del canario realizan su impronta en las nuevas crías.
 - d. La renovación anual de las conductas de apareamiento y de construcción del nido.
 - e. La eliminación anual del molde memorizado de las canciones desarrolladas el año anterior.

- 5. Aunque muchas poblaciones de chimpancés viven en ambientes con semillas de aceite de palma, los miembros de unas pocas poblaciones usan las rocas para abrir las nueces. La explicación más probable a esta diferencia en la conducta de las distintas poblaciones es que:
 - a. La diferencia en el comportamiento se debe a la diversidad genética entre las poblaciones.
 - b. Los miembros de distintas poblaciones tienen requerimientos nutricionales diferentes.
 - c. La tradición cultural de usar rocas para romper las nueces solo se desarrolló en algunas poblaciones.
 - d. Los miembros de distintas poblaciones tienen una capacidad de aprendizaje diferente.
 - e. Los miembros de las distintas poblaciones poseen una destreza manual diferente.
- **6.** ¿Cuál de los siguientes elementos *no* es necesario para que un rasgo conductual evolucione por selección natural?
 - a. En cada individuo, la forma de la conducta depende solo de los genes.
 - b. El comportamiento es variable en los distintos individuos.
 - c. El éxito reproductivo de un individuo depende, en parte, de la forma en que desarrolla el comportamiento.
 - d. Parte del comportamiento se hereda en función de los genes.
 - e. El genotipo de un individuo influye sobre su fenotipo comportamental.
- 7. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones *no* es verdadera con respecto a el comportamiento agonística?
 - a. Es más frecuente entre los miembros de la misma especie.
 - b. Puede usarse para establecer y defender los territorios.
 - c. Puede representar una base para la competición entre los individuos por sus parejas.
 - d. Suele producir la muerte o la lesión grave de uno o de ambos competidores.
 - e. Puede emplearse para establecer el predominio sobre otro individuo.
- 8. Las gallinetas manchadas hembras cortejan a los machos de forma agresiva y luego, después del apareamiento, dejan a las crías con ellos para que las incuben. Esta secuencia puede repetirse varias veces con distintos machos hasta que no quedan individuos disponibles, lo que obliga a la hembra a incubar sus últimas crías. ¿Cuál de los siguientes términos describe mejor esta conducta?
 - a. Monogamia.
 - b. Poliginia.
 - c. Poliandria.
 - d. Promiscuidad.
 - e. Certeza de paternidad.
- De acuerdo con la ecuación conocida como regla de Hamilton (r × B > C):
 - a. La selección natural no favorece la conducta altruista que produce la muerte del altruista.
 - b. La selección natural favorece los actos altruistas cuando el beneficio resultante para el beneficiario multiplicado por el coeficiente de parentesco supera el costo para el altruista.

- c. La selección natural tiene más probabilidades de favorecer la conducta altruista que beneficia a un descendiente que la que favorece a un hermano.
- d. Los efectos de la selección por parentesco son mayores que los efectos de la selección natural directa sobre los individuos.
- e. El altruismo siempre es recíproco.
- 10. La idea central de la sociobiología es que:
 - a. El comportamiento humano se determina de forma rígida por la herencia.
 - b. Los seres humanos no pueden modificar su conducta social de forma voluntaria.
 - c. Gran parte del comportamiento humano evolucionó por selección natural.
 - d. El comportamiento social de los seres humanos tiene muchas semejanzas con la de insectos sociales, como las abejas.
 - e. El ambiente desempeña un papel más importante que los genes en la constitución del comportamiento humano.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

En los asuntos humanos solemos explicar nuestra conducta en función de sentimientos subjetivos, motivos o razones, pero las explicaciones evolutivas de la conducta se basan en la aptitud reproductiva. ¿Qué relación existe entre las dos clases de explicaciones? Por ejemplo, ¿la explicación que dan los seres humanos a una conducta como "enamorarse" es incompatible con la explicación evolutiva? ¿El acto de enamorarse gana o pierde importancia (o ninguna de las dos) si tiene una base evolutiva?

Problemas científicos

Los científicos que evaluaban grajos (*Aphelacoma coerulescens*) observaron que era habitual que algunos "ayudantes" colaboraran con las parejas de aves en la cría de sus hijos. Los ayudantes carecían de territorio y pareja propios; en cambio, colaboraban con el dueño del territorio en la búsqueda de alimentos para sus crías. Proponga una hipótesis para explicar la ventaja que podrían obtener los ayudantes a través de este comportamiento en lugar de buscar su propio territorio y su pareja. ¿Cómo comprobaría su hipótesis? Si su hipótesis es correcta, ¿qué clase de resultados esperaría obtener con sus pruebas?

Ciencia, tecnología y sociedad

Los in estigadores están muy interesados en el estudio de los gemelos idénticos que se separaron al nacer y se criaron separados. Hasta el momento, los datos obtenidos sugieren que este tipo de gemelos se parece mucho más de lo que los investigadores creen; a menudo tienen personalidades, ademanes, hábitos e intereses similares. ¿Qué preguntas generales cree que los investigadores desean responder por medio del estudio de gemelos que se criaron separados? ¿Por qué los gemelos idénticos representan modelos adecuados para esta clase de investigación? ¿Cuáles son los posibles peligros de esta investigación? ¿Qué abusos podrían surgir si los estudios no se evalúan de forma crítica y si los resultados se comentan de manera informal para apoyar una idea social específica?

Ecología de poblaciones



▲ Fig. 52-1. Población de focas árticas (Callorhinus ursinus) en la isla St. Paul cerca de la costa de Alaska.

Conceptos clave

- **52-1** Los procesos biológicos dinámicos influyen en la densidad poblacional, la dispersión y la demografía
- **52-2** Los rasgos que caracterizan la historia de vida son producto de la selección natural
- **52-3** El modelo exponencial describe el crecimiento de la población en un ambiente ideal e ilimitado
- **52-4** El modelo de crecimiento logístico abarca el concepto de capacidad de carga
- **52-5** Las poblaciones se regulan por una interacción compleja de influencias bióticas y abióticas
- **52-6** El crecimiento de la población humana se ha enlentecido después de siglos de incremento exponencial

Panorama general

Poblaciones fluctuantes de la Tierra

I tamaño de la población humana y su impacto se encuentran entre los problemas más significativos de la Tierra. Con una población de más de 6 mil millones de individuos, nuestra especie requiere gran cantidad de materiales y espacio para vivir, cultivar alimentos y eliminar los desechos. La rápida expansión de nuestra presencia sobre la Tierra ha producido la devastación del medio ambiente para muchas otras especies e incluso es posible que deje de ser adecuado para el mismo ser humano.

Para comprender el crecimiento de la población humana se deben considerar los principios generales de la ecología de poblaciones. Ninguna población, ni siquiera la humana, puede seguir creciendo de forma indefinida. Aunque muchas especies muestran explosiones poblacionales, en algún momento, su número comienza a disminuir. A diferencia de este tipo de expan-

siones y declinaciones radicales, otras poblaciones son más o menos estables y sólo experimentan cambios mínimos en su tamaño.

Los comentarios previos sobre las poblaciones que se presentaron en el capítulo 23 destacaron la relación entre la genética de poblaciones -o sea, la estructura y la dinámica de los acervos génicos- y la evolución. La evolución sigue siendo el tema principal, pero se describirán las poblaciones en el contexto de la ecología. La ecología de poblaciones, que es el tema de este capítulo, representa el estudio de las poblaciones en relación con el medio ambiente, que abarca las influencias ambientales sobre la densidad y la distribución de la población, la distribución etaria y las variaciones en el tamaño de las poblaciones. La población de osos marinos o focas árticas (Callorhinus ursinus) de la isla St. Paul (fig. 52-1) de la costa de Alaska experimentó fluctuaciones notables en relación con su tamaño. Después de disminuir hasta una cantidad muy escasa a comienzos del siglo xx, esta especie de focas creció con rapidez cuando se estableció su protección. En este caso, la población se redujo debido a la acción depredadora del hombre, pero hay muchas razones por las cuales, las poblaciones crecen o disminuyen.

Más adelante en este capítulo se aplicarán los conceptos demográficos básicos a la población humana. En un primer momento se explorarán algunos de los aspectos estructurales y dinámicos de las poblaciones que se evalúan en todas las especies

Concepto 52-1

Los procesos biológicos dinámicos influyen en la densidad poblacional, la dispersión y la demografía

Una población es un grupo de individuos de una sola especie que viven en la misma zona. Los miembros de una pobla-

ción dependen de los mismos recursos, reciben influencias de los mismos factores ambientales y tienen grandes probabilidades de interactuar y reproducirse entre sí. Las poblaciones pueden evolucionar por medio de la acción de la selección natural sobre las variaciones hereditarias entre los individuos y el cambio de las frecuencias de los diversos rasgos con el paso del tiempo (véase cap. 23).

Densidad y dispersión

En todo momento, una población tiene límites y tamaños (la cantidad de individuos que viven dentro de esos límites) específicos. Los ecologos suelen comenzar a investigar una población definiendo de los límites apropiados para los organismos evaluados y para las preguntas formuladas. Los límites de una población pueden ser naturales, como, por ejemplo, las golondrinas de mar que viven en una isla del Lago Superior, o pueden ser definidos por un investigador, como en el caso del roble localizado dentro de un distrito de Minnesota. Una vez definida la población, puede describirse en términos de densidad y dispersión. La densidad es la cantidad de individuos por unidad de superficie o volumen (por ejemplo, cantidad de robles por kilómetro cuadrado en el distrito de Minnesota o de bacterias Escherichia coli por mililitro en un tubo de ensayo). La dispersión es el patrón de espaciamiento entre los individuos que viven dentro de los límites de una población.

Densidad: perspectiva dinámica

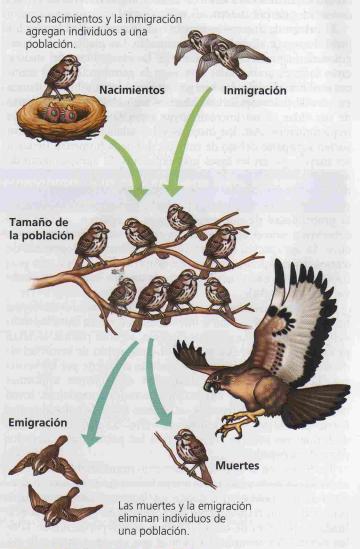
En escasas ocasiones es posible determinar el tamaño y la densidad de la población por medio del recuento de todos los individuos que viven dentro de sus límites. Por ejemplo, se podrían contar todas las estrellas de mar en la zona costera. A veces, se pueden contar con bastante precisión los individuos de un rebaño de mamíferos grandes, como, por ejemplo, búfalos o elefantes, desde un avión. Sin embargo, en la mayoría de los casos resulta poco práctico o imposible contar a todos los individuos que componen una población. En cambio, los ecólogos usan varias técnicas de muestreo para calcular las densidades y el tamaño total de las poblaciones. Por ejemplo, se podría contar la cantidad de robles en varias áreas de 10 x 100 m determinadas al azar (muestras), calcular la densidad promedio de las muestras y luego extrapolar este valor para determinar el tamaño de la población en toda la zona. Estos cálculos son más precisos cuando se obtienen muchas muestras y cuando el ambiente es homogéneo. En ciertos casos, en lugar de contar individuos, los ecólogos de poblaciones establecen la densidad a partir de algún índice asociado con el tamaño de la población, como, por ejemplo, la cantidad de nidos, cuevas, huellas o deposiciones de materia fecal.

Otra técnica de muestreo que suele usarse para calcular las poblaciones silvestres es el método de marcación y recaptura. Los investigadores colocan trampas dentro de los límites de la población en estudio. Los animales capturados se señalan con marcas, collares, bandas o colorante y luego se liberan. Después de algunos días o semanas —el tiempo suficiente para que los individuos marcados se mezclen con miembros de la población carentes de marcas— se vuelven a colocar las trampas. Esta segunda captura permite obtener individuos con y sin marcas. A partir de estos datos los investigadores pueden calcular la cantidad total de individuos en la población. Debemos destacar el método de marcación y recaptura supone que todos los individuos mar-

cados tienen la misma probabilidad de quedar atrapados que los individuos no marcados. Esta suposición no siempre es cierta porque un animal atrapado una vez podría ser más precavido en el futuro.

La densidad no es una propiedad estática de la población, sino que es el resultado de una interacción dinámica entre procesos que añaden individuos a una población y otros que eliminan individuos de ella (fig. 52-2). El aumento de individuos en una población se debe a los nacimientos (que en esta sección se definen para abarcar todas las formas de reproducción) y a la inmigración, que es la llegada de individuos nuevos provenientes de otras áreas. Los factores que determinan la disminución de individuos de una población son las muertes (mortalidad) y la emigración, que es el movimiento de individuos hacia fuera de una población.

Si bien las tasas de natalidad y mortalidad ejercen influencias evidentes sobre la densidad de todas las poblaciones, la inmigración y la emigración también pueden realizar contribuciones importantes a la densidad de las poblaciones locales. Por ejemplo, los estudios de larga duración realizados en ardillas Belding (*Spermophilus beldingi*) cerca de Tioga Pass en las montañas de Sierra Nevada de California, demostraron que algunos



▲ Fig. 52-2. Dinámica de la población.

individuos se desplazan casi 2 kilómetros desde el lugar donde nacieron, lo que determina que sean inmigrantes en otras poblaciones. Paul Sherman y Martin Morton, que en ese momento pertenecían a la Cornell University y al Occidental College, respectivamente, calcularon que los inmigrantes constituían entre el 1 y el 8% de los machos y entre el 0,7 y el 6% de las hembras de la población evaluada. Si bien éstos podrían parecer porcentajes pequeños, con el tiempo, estas tasas representan intercambios significativos desde el punto de vista biológico entre las poblaciones.

Patrones de dispersión

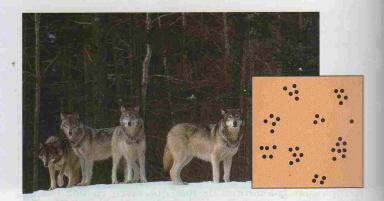
Dentro del área geográfica de una población, las densidades locales pueden variar bastante. La diversidad en la densidad local es una de las características más importantes que un ecólogo de poblaciones puede estudiar porque proporciona conocimientos sobre asociaciones ambientales e interacciones sociales entre los individuos de una población. Las diferencias ambientales, incluso a nivel local, contribuyen a las variaciones en la densidad de una población; algunas zonas del medio son más apropiadas para una especie que para otras. Las interacciones sociales entre los miembros de una población, que pueden mantener los patrones de espaciamiento entre los individuos, también pueden contribuir a la diversidad observada en las densidades de población.

El patrón de dispersión más frecuente es el agrupado, con los individuos reunidos en áreas localizadas. Las plantas o los hongos suelen agruparse en sitios donde las condiciones del suelo y otros factores ambientales favorecen la germinación y el crecimiento. Por ejemplo, los hongos pueden crecer sobre un tronco en vías de descomposición. Muchos animales pasan gran parte de sus vidas en un microambiente específico que satisface sus requerimientos. Así, los insectos y las salamandras de la selva suelen agruparse debajo de troncos, donde la humedad tiende a ser mayor que en las áreas más expuestas. El agrupamiento de animales también puede asociarse con la conducta de apareamiento. Por ejemplo, las efímeras suelen formar enjambres compuestos de gran cantidad de individuos y esta conducta aumenta la probabilidad de que estos insectos se apareen, ya que sólo sobreviven uno o dos días como adultos capaces de reproducirse. La agrupación también puede aumentar la efectividad de ciertos depredadores; por eso, un grupo de lobos tiene más probabilidades de cazar una presa, como un alce, que un solo individuo (fig. 52-3a).

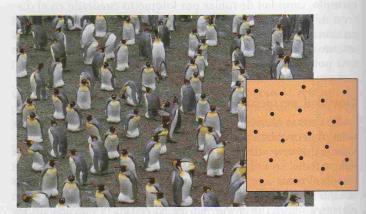
Un patrón de dispersión *uniforme* o espaciado de forma homogénea puede producir interacciones directas entre los individuos de una población. Por ejemplo, algunas plantas secretan productos químicos que inhiben el crecimiento de otros individuos de zonas cercanas, ya que podrían competir por los recursos. Los animales suelen desarrollar dispersiones uniformes como consecuencia de interacciones sociales antagónicas, como la **territorialidad** –defensa de un espacio físico delimitado contra la usurpación por otros individuos— **(fig. 52-3b)**. Los patrones uniformes no son tan frecuentes en las poblaciones como los patrones agrupados.

La dispersión *al azar* (espaciamiento impredecible) se produce en ausencia de atracciones o repulsiones intensas entre individuos de una población o donde los factores físicos o químicos principales son relativamente homogéneos en toda la zona evaluada; la posición de cada individuo es independiente de la de los demás. Por ejemplo, las plantas que crecen gracias a la dispersión eólica de las semillas, como el diente de león, a veces,

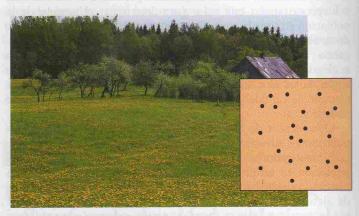
muestran distribuciones al azar en un ambiente bastante uniforme (fig. 52-3c). Los patrones al azar no son tan frecuentes en la



(a) Agrupada. En muchos animales, como por ejemplo estos lobos, el hecho de vivir en grupos aumenta la efectividad de la caza, divide el trabajo de proteger y cuidar a las crías, y ayuda a expulsar a otros individuos de su territorio.



(b) Uniforme. Las aves que construyen sus nidos en islas pequeñas, como por ejemplo los pingüinos rey de la isla Georgia del Sur en la región sur del Océano Atlántico, suelen ocupar espacios con distancias uniformes entre sí, que se mantienen debido a interacciones agresivas entre animales vecinos.



(c) Al azar. Los dientes de león crecen a partir de semillas transportadas por el viento que aterrizan y germinan en sitios al azar.

▲ Fig. 52-3. Patrones de dispersión dentro del área geográfica de una población.

naturaleza como se podría esperar; la mayoría de las poblaciones tienen una tendencia a la distribución agrupada.

Demografía

Los factores que influyen sobre los patrones de densidad y dispersión poblacional –necesidades ecológicas de una especie, estructura del medio ambiente e interacciones entre individuos dentro de la población– también influyen en otras características de la población. La demografía es el estudio de las estadísticas vitales de las poblaciones y las formas en que se modifican con el paso del tiempo. Los demógrafos consideran que las tasas de natalidad, la manera en que éstas varían entre los distintos individuos (sobre todo, entre los de sexo femenino) y las tasas de mortalidad son los factores más interesantes. Una manera útil de resumir algunas de las estadísticas vitales de una población es realizar una tabla de vida.

Tablas de vida

Hace casi un siglo, cuando comenzaron a surgir los seguros de vida, las compañías de seguros tuvieron que calcular la cantidad promedio de tiempo que se podía esperar que vivieran las personas de una edad determinada. Con este fin, los demógrafos desarrollaron tablas de vida, que son resúmenes de los patrones de supervivencia de una población específicos para cada edad. Los ecólogos demógrafos adaptaron este sistema al estudio de las poblaciones no humanas y desarrollaron la demografía cuantitativa como rama de la ecología demográfica.

La mejor forma de construir una tabla de vida es analizar la vida de una **cohorte**, o sea, un grupo de individuos de la misma edad desde que nacen hasta que mueren. Para crear una tabla de

vida se debe determinar la cantidad de individuos que mueren en cada grupo etario y calcular la proporción de la cohorte que sobrevive de un grupo etario al otro. Las tablas de vida de cohortes son difíciles de construir cuando se evalúan animales y plantas salvajes y solo pueden utilizarse en una cantidad limitada de especies. En la tabla de vida del **cuadro 52-1** se presentan los résultados de los estudios de Sherman y Morton sobre ardillas Belding de Tioga Pass. La tabla revela varios hechos relacionados con la población. Por ejemplo, la tercera y la octava columnas enumeran, respectivamente, los porcentajes de hembras y machos en la cohorte que todavía están vivos en cada grupo etario. Si se comparan la quinta y la décima columnas, se observa que los machos tienen tasas de mortalidad más elevadas que las hembras.

Curvas de supervivencia

Una forma gráfica de representar los datos en un cuadro de vida es con una curva de supervivencia, que es un gráfico con la proporción o cantidad de individuos en una cohorte que todavía están vivos en cada grupo etario. Se pueden emplear los datos de las ardillas Belding que se presentaron en el cuadro 52-1 para construir una curva de supervivencia en esta población. Por lo general, una curva de supervivencia se construye con una cohorte de 1 000 individuos pertenecientes a una población. Para desarrollar esta curva en la población de ardillas Belding, se debe multiplicar la proporción de individuos vivos al comienzo del año (tercera y octava columnas del cuadro 52-1) por 1 000 (cohorte original hipotética). El resultado es la cantidad de individuos vivos al comienzo de cada año. Si se hace un gráfico con estas cifras en función de la edad de las hembras y los machos se obtiene la **figura 52-4**. Las líneas relativamente rectas de la figu-

Cuadro 51-1. Tabla de vida de las ardillas Belding (*Spermophilus beldingi*) en Tioga Pass, en las Montañas Sierra Nevada de California*

Hembras					Machos					
Edad (años)	Número de individuos vivos al comienzo del año	Proporción de individuos vivos al comienzo del año	Número de muertes durante el año	Tasa de mortalidad†	Esperanza promedio de vida adicional (años)	Número de individuos vivos al comienzo del año	Proporción 'de, individuos vivos al comienzo del año	Número de muertes durante el año	Tasa de mortalidad	Esperanza promedio de vida adicional (años)
0-1	337	1	207	0,61	1,33	349	1	227	0,65	1,07
1-2	252**	0,386	125	0,50	1,56	248††	0,350	140	0,56	1,12
2-3	127	0,197	60	0,47	1,60	108	0,152	74	0,69	0,93
3-4	67	0,106	32	0,48	1,59	34	0,048	23	0,68	0,89
4-5	35	0,054	16	0,46	1,59	11	0,015	9	0,82	0,68
5-6	19	0,029	10	0,53	1,50	2	0,003	0	1	0,50
6-7	9	0,014	4	0,44	1,61	0				
7-8	5	0,008	S STILL	0,20	1,50					
8-9	4	0,006	3	0,75	0,75	1,00				
9-10	1	0,002	1-1	1,00	0,50					

^{*}Los machos y las hembras tienen esquemas de mortalidad diferentes, por lo que se analizan por separado.

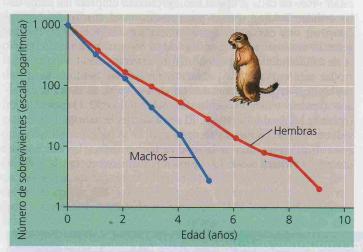
Fuente: Datos de P. W. Sherman y M. L. Morton, "Demography of Belding's Ground Squirrel", Ecology 65 (1984): 1617-1628.

[†]La tasa de mortalidad es la proporción de individuos que mueren en un intervalo específico.

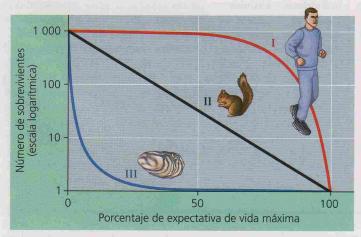
^{**}Abarca 122 hembras y 126 machos capturados por primera vez cuando tenían un año y, en consecuencia, no incluidos en el recuento de ardillas entre 0 y 1 año.

ra indican tasas de mortalidad relativamente constantes; sin embargo, los machos tienen tasas de supervivencia globales más bajas que las hembras.

En la figura 52-4 se representa uno de los muchos patrones de supervivencia existentes en las poblaciones naturales. Aunque varían, las curvas de supervivencia se pueden clasificar en tres tipos generales (fig. 52-5). La curva tipo I es plana al principio, lo que refleja las tasas de mortalidad bajas durante el comienzo y la mitad de la vida, para luego caer de forma abrupta a medida que la tasa de mortalidad aumenta en los individuos de mayor edad. Los seres humanos y muchos otros mamíferos grandes que tienen un número bajo que de hijos pero que les proporcionan una atención cuidadosa, suelen caracterizarse por esta clase de curvas. En cambio, una curva tipo III desciende bruscamente al comienzo, ya que refleja la elevada tasa de mortalidad de las crías, pero luego se estabiliza cuando las tasas de mortalidad se reducen para los pocos individuos que sobreviven a una edad crítica determinada. Este tipo de curva suele asociarse con orga-



▲ Fig. 52-4. Curvas de supervivencia de machos y hembras de ardillas Belding. La escala logarítmica en el eje y permite detectar los cambios en la cantidad de supervivientes en todo el área (entre 2 y 1 000 individuos) representada en el gráfico.



▲ Fig. 52-5. Curvas de supervivencia ideales: tipos I, II y III. El eje y es logarítmico y el eje x está en una escala relativa, de manera que las especies con duraciones de vida muy variables pueden compararse en el mismo gráfico.

nismos que tienen gran cantidad de hijos, pero les proporcionan una atención escasa o nula, como, por ejemplo, las plantas que viven durante períodos prolongados, muchos peces e invertebrados marinos. Por ejemplo, una ostra puede expulsar millones de huevos, pero la mayor parte de la progenie muere en el estadio larvario debido a depredadores o a otras causas. Los pocos individuos que sobreviven el tiempo suficiente para adherirse a un sustrato adecuado y comenzar a formar una envoltura dura tienen ciertas probabilidades de vivir durante un tiempo más o menos largo. Las curvas tipo II son intermedias, con una tasa de mortalidad constante durante toda la vida del organismo. Esta clase de supervivencia se observa en las ardillas Belding (véase fig. 52-4) y en algunos otros roedores, varios invertebrados, algunas lagartijas y algunas plantas anuales.

Muchas especies se sitúan en un punto intermedio entre estos tipos básicos de supervivencia o revelan patrones más complejos. Por ejemplo, en las aves, la tasa de mortalidad suele ser muy elevada entre las crías (como en la curva tipo III) pero es bastante constante durante la adultez (como en la curva tipo II). Algunos invertebrados, como los cangrejos de mar, muestran una curva "escalonada", con períodos breves de menor mortalidad cuando el exoesqueleto es duro.

En las poblaciones en las que no se observa inmigración o emigración, la supervivencia es uno de los dos factores principales que determinan cambios en el tamaño de la población. En estas poblaciones, el otro factor esencial que determina las tendencias es la tasa de reproducción.

Tasas de reproducción

Los demógrafos que analizan las especies que se reproducen de forma sexual suelen ignorar a los machos y se concentran en las hembras de la población porque sólo ellas generan descendencia. Los demógrafos consideran a las poblaciones en términos de hembras que originan nuevas hembras; los machos son importantes sólo para la distribución de los genes. La forma más sencilla de describir el patrón reproductivo de una población es determinar si el resultado de la reproducción se modifica en función de la edad de las hembras.

Una tabla reproductiva o esquema de fecundidad es un resumen de las tasas de reproducción de una población en función de la edad. La mejor forma de construir un esquema de fecundidad es midiendo el resultado reproductivo de una cohorte desde el nacimiento hasta la muerte. En las especies sexuales, la tasa de reproducción determina la cantidad de hijas en cada grupo etario. En el cuadro 52-2 se ilustra una tabla reproductiva para ardillas Belding. El resultado reproductivo de las especies con reproducción sexual, como las aves y los mamíferos, es el producto de la proporción de hembras de una edad determinada que se reproducen por la cantidad de hijas que surgen de estas hembras. La multiplicación de estas cifras proporciona la cantidad promedio de progenie femenina en un grupo etario determinado (la última columna del cuadro 52-2). En las ardillas Belding, que comienzan a reproducirse al año de edad, el resultado reproductivo aumenta hasta un máximo de 4 años y luego disminuye en las hembras mayores.

Las tablas reproductivas varían bastante en función de la especie. Las ardillas tienen camadas de dos a seis crías una vez al año durante menos de diez años, mientras que los robles dejan caer miles de bellotas todos los años durante decenas o centenas de años. Los mejillones y otros invertebrados podrían expulsar cientos de miles de huevos en un ciclo. Una de las muchas preguntas que surgen en la zona de interacción entre la

Cuadro 52-2. Tabla de reproducción de las ardillas Belding en Tioga Pass

Edad (años)	Proporción de hembras que dejan de amamantar a sus crías	Tamaño medio de la camada (machos + hembras)	Promedio de hembras por camada	Promedio de hembras en la descendencia*
0-1	0	0	0	rice of the last
1-2	0,65	3,30	1,65	1,07
2-3	0,92	4,05	2,03	1,87
3-4	0,90	4,90	2,45	2,21
4-5	0,95	5,45	2,73	2,59
5-6	1	4,15	2,08	2,08
6-7	1	3,40	1,70	1,70
7-8	1	3,85	1,93	1,93
8-9	1	3,85	1,93	1,93
9-10	1	3,15	1,58	1,58

*Media de hembras en la descendencia es la proporción destetada en una camada multiplicada por el número medio de hembras en la manada Datos de P. W. Sherman y M. L. Morton, "Demography of Belding's Ground Squirrel", Ecology 65 (1984): 1617-1628

ecología demográfica y la evolutiva es la razón por la cual un tipo específico de patrón reproductivo evoluciona en una población determinada. Este tema es la base de los estudios de la historia de vida.

Evaluación de conceptos

- 1. Una especie de ave selvática es muy territorial, mientras que otra vive en bandadas. ¿Cuál es el patrón de dispersión probable de cada especie? Justifique su respuesta.
- 2. Todas las hembras de una especie determinada de peces producen millones de huevos todos los años. ¿Cuál es el patrón probable de supervivencia de esta especie? Justifique su respuesta.
- 3. ¿Cuál es la proporción promedio de hembras nacidas en la población de ardillas Belding descrita en el cuadro 52-2?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

Los rasgos que caracterizan la historia de vida son producto de la selección natural

La selección natural favorece los rasgos que mejoran la probabilidad de un organismo de sobrevivir y tener éxito en la reproducción. En todas las especies hay un equilibrio entre la supervivencia y ciertos rasgos, como, por ejemplo, la frecuencia de reproducción, la cantidad de descendientes (número de semillas producidas por la planta y tamaño de la camada o de la nidada en los animales) y el compromiso en la atención paterna. Los rasgos que afectan al esquema reproductivo de un organismo y la supervivencia (desde el nacimiento, durante la reproducción y hasta la muerte) constituyen su historia de vida, que presenta tres características básicas: el momento en que comienza la reproducción (edad en la que se produce la primera reproducción o edad en la que se alcanza la madurez), frecuencia de reproducción de los organismos y cantidad de descendientes producidos en cada episodio reproductivo.

Se debe recordar que, excepto los seres humanos (que se considerarán más adelante en este capítulo), los organismos no eligen conscientemente el momento en que se reproducen o la cantidad de hijos que tienen. Los rasgos de la historia de vida son resultados evolutivos que se reflejan en el desarrollo, la fisiología y la conducta de un organismo.

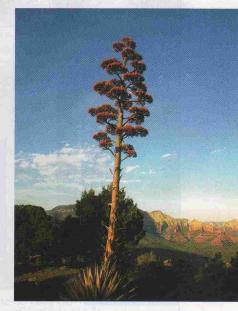
Diversidad de historias de vida

Las historias de vida son muy diversas. Por ejemplo, el salmón del Pacífico nace en la cabecera de una corriente, luego migra hacia el océano abierto, donde necesita entre uno y cuatro años para madurar; a continuación, el salmón regresa a las corrientes de agua dulce para desovar y producir miles de huevos pequeños en un solo episodio reproductivo y después, muere. Este patrón único de reproducción en "big-bang" o semelparidad (del latín semel, una vez, y parito, procrear) también se observa en algunas plantas, como el agave americano o pita (fig. 52-6). Estas plantas centenarias suelen crecer en climas áridos con precipitaciones escasas e impredecibles. Los agaves crecen durante varios años, luego producen un tallo largo con flores, esparcen las semillas y, a continuación, mueren. Las raíces superficiales absorben el agua de la lluvia pero se mantienen secas cuando no hay precipitaciones. Este aporte irregular de agua podría impedir la producción

de semillas o la germinación durante varios años. Por medio del crecimiento y el almacenamiento de nutrientes hasta un año inusualmente húmedo y la utilización de todos los recursos en la reproducción, la historia de vida del agave representa una adaptación al clima errático.

El término opuesto a semelparidad es iteroparidad (del latín itero, repetir) o reproducción repetida. Por ejemplo, algunas lagartijas producen unos pocos huevos grandes durante su segundo año de vida y luego repiten el acto reproductivo una vez al año durante varios años.

¿Qué factores contribuyen a la evolución de la semelparidad o la iteroparidad? En otras palabras, ¿qué gana un individuo en cuanto al éxito reproductivo con un patrón y con



▲ Fig. 52-6. Agave o planta centenaria; un ejemplo de semelparidad.

el otro? El factor principal es la tasa de supervivencia de la progenie. En caso de que la tasa de supervivencia de la progenie sea baja, como ocurre en los ambientes muy variables o impredecibles, se favorece la reproducción por semelparidad. La producción de gran cantidad de descendientes en este tipo de ambientes aumenta la probabilidad de que, por lo menos, algunos sobrevivan. La reproducción repetida (iteroparidad) se desarrolla, sobre todo, en los ambientes más seguros, donde la competición por los recursos puede ser intensa. En este tipo de ambientes, unos pocos descendientes con cierto tamaño y con provisiones suficientes tendrán más oportunidades de sobrevivir hasta la edad reproductiva.

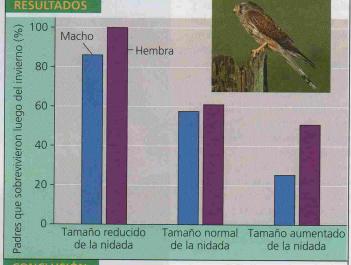
"Compensaciones" e historias de vida

Imaginemos a un organismo capaz de producir tantos descendientes como una especie que desarrolla semelparidad, proporcionarles provisiones como a una especie que desarrolla iteroparidad y mantener esta conducta de forma repetida; sin embargo, estos organismos no existen. El tiempo, la energía y los nutrientes empleados para un tipo de comportamiento no pueden emplearse para otro. En consecuencia, la selección natural no puede desarrollar, al máximo, todas estas variables reproductivas al mismo tiempo. Los organismos cuentan con recursos limitados y esta restricción determina compensaciones. En el sentido más amplio se observa un equilibrio o compensación

Imrestigación ¿Cómo afecta el cuidado de la progenie a la supervivencia de los padres cernícalos?

EXPERIMENTO

Los investigadores de los Países Bajos analizaron los efectos del-cuidado paterno de las crías de cernícalos europeos durante 5 años. Se trasladaron crías de un nido a otro para
obtener nidadas de tamaño pequeño (tres o cuatro polluelos), normal (cinco o seis) y grande (siete u ocho). Luego se midió el porcentaje de machos y hembras que sobrevivieron después del
invierno (tanto los machos como las hembras cuidan a las crías).



Las tasas de supervivencia más bajas de los cernícalos con nidadas más grandes indican que el cuidado de más individuos afecta en forma negativa la supervivencia de los padres.

entre la reproducción y la supervivencia, como se demostró en los estudios realizados en varios organismos. Por ejemplo, el estudio del venado rojo en Escocia demostró que las hembras que se reproducían durante el verano experimentaban tasas de mortalidad más altas durante el invierno siguiente en comparación con las que no se reproducían. Un estudio realizado en cernícalos europeos demostró un coste en la supervivencia en los padres que cuidaban a sus crías (fig. 52-7).

Las presiones selectivas también influyen en las compensaciones entre la cantidad y el tamaño de la progenie. Las plantas y los animales cuyas crías experimentan tasas de mortalidad elevadas suelen tener gran cantidad de descendientes relativamente pequeños. Así, las plantas que colonizan ambientes alterados suelen producir muchas semillas pequeñas, pero sólo algunas de ellas podrán alcanzar un ambiente apropiado. El tamaño pequeño podría también aumentar la probabilidad de germinación al permitir el transporte de las semillas a través de distancias más largas hacia ambientes más amplios (fig. 52-8a). Los animales sujetos a tasas elevadas de depredación, como, por ejemplo, las perdices, las sardinas y los ratones, también tienden a tener gran cantidad de hijos.



(a) La mayoría de las plantas herbáceas, como por ejemplo este diente de león, crece con rapidez y produce gran cantidad de semillas para asegurar que por lo menos algunas de ellas se convertirán en plantas y producirán sus propias semillas.

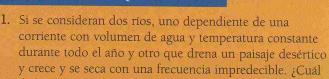


(b) Algunas plantas, como por ejemplo este cocotero, produce una cantidad moderada de semillas muy grandes. El gran endospermo proporciona nutrientes para el embrión y esta adaptación contribuye al éxito de un porcentaje relativamente importante de la progenie.

▲ Fig. 52-8. Variación en el tamaño de las semillas que producen las plantas.

En otros organismos, el compromiso paterno adicional aumenta de modo considerable la probabilidad de supervivencia de la progenie. Los robles, los nogales y los cocoteros producen semillas grandes con un almacenamiento de abundante cantidad de energía que contribuye a la germinación (fig. 52-8b). En los animales, el compromiso paterno en el cuidado de la progenie no siempre finaliza con la incubación o la gestación. Por eso, los primates sólo suelen tener uno o dos hijos a la vez. El cuidado paterno y un período de aprendizaje extenso durante los primeros años de vida son muy importantes para la aptitud de la progenie en estas especies.

Evaluación de conceptos 💆 🚄



de los dos tiene más probabilidades de albergar muchas especies de animales con iteroparidad? ¿Por qué?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 52-3

El modelo exponencial describe el crecimiento de la población en un ambiente ideal e ilimitado

Los conceptos de historia de vida proporcionan una base biológica para comprender el crecimiento de una población en términos cuantitativos. Para apreciar el potencial de aumento de una población, se puede considerar una sola bacteria que se reproduce por fisión cada 20 minutos en condiciones ideales de laboratorio. Después de 20 minutos habría dos bacterias, 4 a los 40 minutos, 8 a los 60 minutos y así sucesivamente. Si la reproducción continúa a esta velocidad sin muertes durante un día y medio -sólo 36 horas- habría suficientes bacterias para formar una capa de 30 cm de profundidad sobre toda la superficie de la Tierra. En el otro extremo de historias de vida, un elefante sólo podría tener 6 descendientes durante 100 años de vida. Charles Darwin calculó que los descendientes de un solo par de elefantes totalizarían 19 millones en sólo 750 años. Aunque los cálculos de Darwin pudieron no haber sido precisamente correctos, este tipo de análisis le llevó a reconocer la enorme capacidad de crecimiento de todas las poblaciones. Sin embargo, el crecimiento ilimitado de una población no se mantiene durante un tiempo indefinido en ninguna especie, en el laboratorio o en la naturaleza. Una población que comienza con un tamaño pequeño en un ambiente favorable podría aumentar con rapidez durante un tiempo pero, por último, y como consecuencia de la limitación en los recursos y de otros factores, su cantidad deja de aumentar. No obstante es útil analizar el crecimiento de la población en un ambiente ideal e ilimitado porque se puede revelar la capacidad de las especies para aumentar y las condiciones en las cuales se podría expresar esta capacidad.

Tasa de incremento per cápita

Consideremos una población hipotética compuesta por unos pocos individuos que viven en un ambiente ideal e ilimitado. En estas condiciones no hay limitaciones en las capacidades de los individuos para obtener energía, crecer y reproducirse aparte de las restricciones biológicas intrínsecas asociadas con los rasgos de su historia de vida. La población aumenta de tamaño con cada nacimiento y con la inmigración de individuos de otras poblaciones, y disminuye de tamaño con cada muerte y con la emigración de individuos fuera de la población. Para simplificar, ignoraremos los efectos de la inmigración y la emigración (una fórmula más compleja abarcaría estos factores). En consecuencia, se puede definir un cambio en el tamaño de la población durante un intervalo fijo con la siguiente ecuación verbal:

Cambio en el tamaño Nacimientos Muertes de la población durante = durante - durante un período el período el período

Se pueden usar signos matemáticos para expresar esta relación de manera más concisa. Si N representa el tamaño de la población y t representa el tiempo, entonces ΔN es el cambio en el tamaño de la población y Δt es el período (apropiado para la duración de la vida o el tiempo de generación de las especies) durante el cual se evalúa el crecimiento de la población (la letra griega delta Δ indica un cambio, como, por ejemplo, en el tiempo). A continuación se puede reescribir la ecuación verbal de la siguiente manera:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D$$

donde *B* es el número total de nacimientos en la especie durante el período evaluado y *D* es el número de muertes.

Luego, este modelo simple se puede modificar para que los nacimientos y las muertes se expresen como promedios de los nacimientos y las muertes por individuo durante el intervalo especificado. La tasa de natalidad per cápita es el número de hijos producidos por unidad de tiempo por un miembro promedio de la población. Por ejemplo, si hay 34 nacimientos por año en una población de 1 000 individuos, la tasa de natalidad anual per cápita es de $^{34}/_{1000}$ o 0,034. Si se conoce la tasa de natalidad anual per cápita (expresada como b), se puede emplear la fórmula B = bN para calcular la cantidad esperada de nacimientos por año en una población de cualquier tamaño. Por ejemplo, si la tasa de nacimiento anual per cápita es de 0,034 y el tamaño de la población es 500,

$$B = bN$$

$$B = 0.034 \times 500$$

$$B = 17 \text{ por año}$$

De la misma manera, la tasa de mortalidad per cápita (simbolizada por m para representar la mortalidad) permite calcular la cantidad de muertes esperada para un período en una población de cualquier tamaño. Si m=0,016 por año, se podrían esperar 16 muertes por año en una población de 1 000 individuos. En las poblaciones naturales o en las de laboratorio se pueden calcular las tasas de natalidad y de mortalidad per cápita a partir de estimaciones sobre el tamaño de la población y de datos de las tablas de vida y de tablas reproductivas (por ejemplo, cuadros 52-1 y 52-2).

A continuación se puede volver a revisar la ecuación de crecimiento de la población pero con las tasas de natalidad y mortalidad per cápita en lugar de con la cantidad de nacimientos y muertes:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = bN - mN$$

Luego puede realizarse una simplificación final. Los ecólogos demógrafos están más interesados en la diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad per cápita. Esta diferencia es la tasa de incremento per cápita o r:

$$r = b - m$$

El valor de r indica si una población determinada crece (r > 0) o disminuye (r < 0). El **crecimiento poblacional cero (CPC)** se produce cuando las tasas de natalidad y mortalidad per cápita son equivalentes (r = 0). En este tipo de población se producen nacimientos y muertes pero están equilibrados entre sí de manera exacta.

Si se aplica la tasa de incremento per cápita, se puede reformular la ecuación para el cambio del tamaño de la población de la siguiente manera:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN$$

La mayoría de los ecólogos usan cálculos diferenciales para expresar el crecimiento de la población como una tasa de crecimiento en un momento específico:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Si usted todavía no ha estudiado cálculo no se asuste con las formas de la última ecuación; es casi igual a la anterior, excepto que los intervalos Δt son muy breves y se expresan en la ecuación como dt.

Crecimiento exponencial

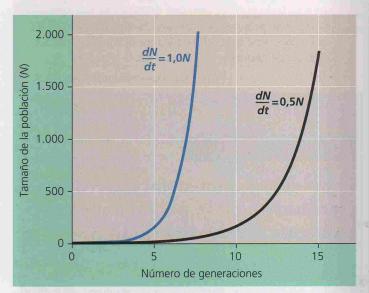
Anteriormente se describió una población cuyos miembros tenían acceso a gran cantidad de alimentos y podían reproducirse libremente de acuerdo con su capacidad fisiológica. El aumento de la población en esas condiciones ideales se denomina **crecimiento exponencial de la población**, también denominado crecimiento geométrico de la población. En estas condiciones, la tasa de incremento per cápita podría alcanzar el valor máximo para la especie, denominado tasa de incremento intrínseco, que se representa como r_{max} . La ecuación de crecimiento exponencial de la población es:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N$$

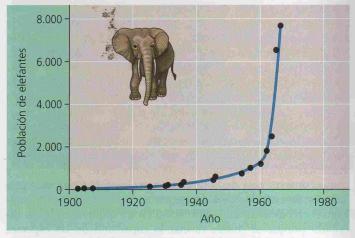
El tamaño de una población que crece de forma exponencial aumenta a una velocidad constante, lo que determina una curva de crecimiento en forma de J cuando se hace una gráfica del tamaño de la población en función del tiempo (fig. 52-9). Aunque la *velocidad* de crecimiento intrínseca es constante, la población acumula más individuos nuevos por unidad de tiempo cuando es grande que cuando es pequeña; esto implica que las pendientes de las curvas ilustradas en la figura 52-9 se vuelvan cada vez más agudas con el paso del tiempo. Esto se debe a que el crecimiento de la

población depende tanto de N como de r_{max} y las poblaciones más grandes experimentan más nacimientos (y muertes) que las más pequeñas que crecen a la misma velocidad per cápita. En la **figura 52-9** también se evidencia que una población con una velocidad de incremento intrínseca mayor (dN/dt = 1,0N) crece más rápido que otra con menor velocidad de incremento (dN/dt = 0,5N).

La curva de crecimiento exponencial en forma de J es característica de algunas poblaciones que se introducen en un ambiente nuevo o que tienen pocos habitantes o cuando la cantidad de miembros se reduce mucho debido a un episodio catastrófico y luego comienza a ascender. Por ejemplo, en la **figura 52-10** se ilustra el crecimiento exponencial de la población de elefantes del Parque Nacional Kruger, en Sudáfrica, después del establecimiento de restricciones contra la caza. Después de alrededor de 60 años de crecimiento exponencial, la gran cantidad de elefantes había cau-



▲ Fig. 52-9. Predicción del crecimiento poblacional de acuerdo con el modelo exponencial. Este gráfico compara el crecimiento en dos poblaciones con dos valores diferentes de r_{max} . El aumento del valor desde 0,5 hasta 1 eleva la tasa de incremento del tamaño de la población en función del tiempo, como se refleja en las pendientes relativas de las curvas.



▲ Fig. 52-10. Crecimiento exponencial de la población de elefantes africanos del Parque Nacional Kruger en Sudáfrica.

sado tanto daño a la vegetación del parque que era probable que comenzara a escasear la fuente de alimentos de este animal, lo que produciría una detención en el crecimiento de la población debido a la imposibilidad de alimentarse. Para proteger a otras especies y al ecosistema del parque, antes de que se produjera una catástrofe, se comenzó a limitar la población de elefantes con el control de la natalidad y la exportación de elefantes hacia otros países.

- Evaluación de conceptos
- 1. Explique la razón por la cual una velocidad de incremento (r_{max}) constante en una población produce un gráfico de crecimiento en forma de J en lugar de en línea recta.
- 2. ¿Dónde es más probable que se produzca un crecimiento exponencial de una población de plantas: en una isla volcánica recién formada o en una selva tropical madura no expuesta a desastres? ¡Por qué?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto

El modelo de crecimiento logístico abarca el concepto de capacidad de carga

El modelo de crecimiento exponencial considera que los recursos son ilimitados, pero esto nunca se observa en la vida real. A medida que incrementa la densidad de la población, cada individuo accede a una cantidad decreciente de recursos. En definitiva, hay un límite en la cantidad de individuos que pueden ocupar un hábitat. Los ecólogos definen la capacidad de carga, simbolizada como K, como el tamaño máximo de una población que puede mantener un ambiente determinado. Esta capacidad no es fija, sino que varía en función del espacio y del tiempo de acuerdo con la abundancia de los recursos limitantes. Tanto la energía como los refugios, los escondites contra los depredadores, los nutrientes presentes en el suelo, el agua y la ubicación de sitios adecuados para la reproducción pueden representar factores limitantes. Por ejemplo, la capacidad de carga de los murciélagos puede ser elevada en un ambiente con gran cantidad de insectos voladores y sitios para descansar, pero puede ser menor en un área donde hay gran cantidad de alimentos pero menos refugios adecuados.

La acumulación de individuos y la limitación de los recursos puede ejercer efectos importantes sobre la tasa de crecimiento de la población. Si los individuos no pueden obtener suficientes recursos para reproducirse, la tasa de natalidad per cápita (b) disminuye. Si los individuos no logran encontrar y consumir fuentes de energía suficientes para mantener sus propias vidas, la tasa de mortalidad per cápita (m) podría aumentar. Una disminución de b o un aumento de m produce una reducción de la tasa de incremento per cápita (r).

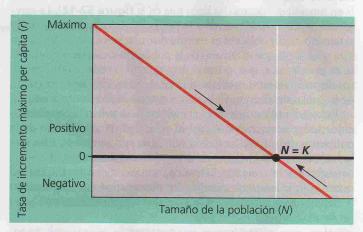
Modelo de crecimiento logístico

La fórmula matemática utilizada se puede modificar para incorporar cambios en la velocidad de crecimiento, a medida que el tamaño de la población se aproxima a la capacidad de carga. En el modelo de crecimiento logístico de la población, la tasa de incremento per cápita disminuye cuando la población alcanza su capacidad de carga.

Para construir el modelo logístico se parte de un modelo de crecimiento exponencial de la población y se agrega una expresión que reduce la tasa de incremento per cápita a medida que N aumenta (fig. 52-11). Si el tamaño máximo sostenible de la población (capacidad de carga) se representa como K, entonces K - N es la cantidad de individuos adicionales que el ambiente puede mantener y (K - N)/K es el porcentaje de K que todavía está disponible para que la población crezca. Si se multiplica la tasa de incremento exponencial $r_{max}N$ por (K-N)/K se modifica la velocidad de crecimiento de la población a medida que aumenta N de la siguiente manera:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} N \frac{(K - N)}{K}$$

En el cuadro 52-3 se muestran cálculos de la tasa de crecimiento de poblaciones de diversos tamaños que sostienen un cre-



▲ Fig. 52-11. Influencia del tamaño poblacional (N) sobre la tasa de incremento per cápita (r). El modelo logístico considera que la tasa de incremento per cápita disminuye a medida que N aumenta. Si N es mayor que K, la velocidad de crecimiento de la población es negativa y el tamaño de la población disminuye. En la línea blanca se alcanza el equilibrio cuando N = K.

Cuadro 52-3. Ejemplo hipotético de crecimiento logístico de la población, donde K = 1 y $r_{max} = 0.05$ por individuo por año

Tamaño de la pobla- ción: <i>N</i>	Tasa de incremento intrínseca: r _{max}	(<u>K - N</u>)	Velocidad de crecimiento per cápita: $r_{max} \left(\frac{K-N}{K} \right)$	Velocidad de crecimiento de la población*: $r_{max}N\left(\frac{K-N}{K}\right)$
20	0,05	0,98	0,049	+1
100	0,05	0,90	0,045	+5
250	0,05	0,75	0,038	+9
500	0,05	0,50	0,025	+13
750	0,05	0,25	0,013	+9
1000	0,05	0	0	0

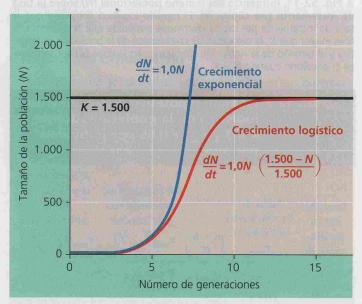
*Redondeado hacia el número entero más cercano.

1145

cimiento hipotético de acuerdo con el modelo logístico. Cuando el valor de N es bajo en comparación con K, el término (K - N)/K es elevado y la tasa de incremento per cápita $r_{max}(K-N)/K$ se aproxima a la velocidad de incremento intrínseca (máxima). Sin embargo, cuando el valor de N es alto y los recursos son limitados, el término (K - N)/K es bajo y la velocidad de incremento per cápita también lo es. Cuando N es igual a K, la población deja de crecer. En el cuadro 52-3 se debe señalar que la velocidad de crecimiento global de la población es máxima, +13, durante el año en que el tamaño de la población es 500, o sea, la mitad de la capacidad de carga. ¿Por qué la velocidad de crecimiento de la población es máxima con 500 individuos y no cuando el tamaño de la población es menor? Esto se debe al equilibrio entre la tasa de incremento per cápita y el tamaño de la población. Cuando la población tiene 500 individuos, la tasa de incremento per cápita permanece relativamente elevada (la mitad de la tasa máxima) y hay muchos más individuos en la población capaces de reproducirse que cuando el tamaño de la población es menor.

El modelo logístico de crecimiento de la población produce una curva de crecimiento sigmoidea (en forma de S) cuando se ilustra N en función del tiempo (la línea roja en la **figura 52-12**). La agregación de individuos nuevos a la población es más rápido cuando el tamaño de la población es intermedio, una situación en la que no sólo se observa que el tamaño de la población capaz de reproducirse es grande, sino que, además, hay mucho espacio y otros recursos disponibles en el medio ambiente. La velocidad de crecimiento de la población disminuye bastante cuando N se aproxima a K.

Debemos señalar que hasta el momento no se han hecho comentarios sobre la *razón por la cual* la velocidad de crecimiento de la población disminuye a medida que *N* se aproxima a *K*. Para que la velocidad de crecimiento de una población disminuya, la tasa de natalidad *b* debe reducirse, la tasa de mortalidad *m* debe aumentar o deben ocurrir ambas situaciones. En otro apartado de este capítulo se describirán algunos de los factores que afectan a estas tasas.



▲ Fig. 52-12. Crecimiento de la población establecido por el modelo logístico. La velocidad de crecimiento de la población disminuye a medida que el tamaño de la población (N) se aproxima a la capacidad de carga (K) del ambiente. La línea roja muestra el crecimiento logístico de una población donde $r_{max} = 1$ y K = 1 500 individuos. En comparación, la línea azul ilustra una población que continúa con su crecimiento exponencial con la misma r_{max} .

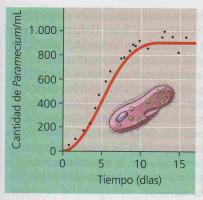
Modelo logístico y poblaciones reales

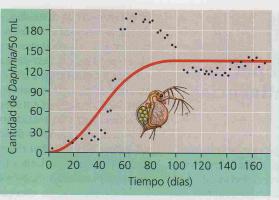
El crecimiento de las poblaciones de algunos animales pequeños en el laboratorio, como, por ejemplo, los escarabajos y los crustáceos, y de algunos microorganismos, como, por ejemplo, paramecios, levaduras y bacterias, desarrollan una curva en forma de S (fig. 52-13a). Estas especies crecen en un ambiente estable sin depredadores ni otras especies que puedan competir por los recursos, aunque estas condiciones se presentan en escasas ocasiones en la naturaleza.

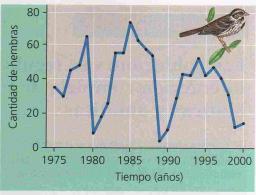
Algunos de los conceptos básicos que dependen del modelo logístico no se aplican a todas las poblaciones. Por ejemplo, el modelo logístico asume que las especies se adaptan de forma instantánea al crecimiento y se aproximan a la capacidad de carga de forma suave. Sin embargo, en las poblaciones más naturales se produce un retraso antes de que se adviertan los efectos negativos de la población en vías de crecimiento. Si, por ejemplo, comienza a disminuir la disponibilidad de alimentos en una población, la reproducción también disminuye. No obstante, la tasa de natalidad podría no reducirse de inmediato porque las hembras podrían utilizar sus reservas de energía para continuar con la reproducción durante un breve período. Esto podría implicar que la especie supere su capacidad de carga antes de alcanzar una densidad relativamente estable. En la figura 52-13b se ilustra esta superación de la capacidad en una población de laboratorio de pulgas de agua (Daphnia). Si la población disminuye por debajo de la capacidad de carga, se produce un retraso en el crecimiento de la población hasta que nacen los siguientes descendientes. Hay otras poblaciones que fluctúan bastante, lo que complica incluso la definición de la capacidad de carga. Por ejemplo, en la figura 52-13c se muestran cambios notables en el gorrión cantor en la población que vive en una isla pequeña del sur de British Columbia. La población aumenta con rapidez, pero sufre catástrofes periódicas durante el invierno; en consecuencia, no se mantiene un tamaño estable. En un apartado posterior de este capítulo se analizarán las posibles razones de estas fluctuaciones.

El modelo logístico también incorpora la idea de que independientemente de la densidad de la población, cada individuo que se agrega a una población ejerce el mismo efecto negativo sobre su velocidad de crecimiento. No obstante, algunas poblaciones muestran un efecto Allee (que recibe este nombre por W. C. Alle de la University of Chicago, quien lo describió por primera vez), que implica que los individuos pueden tener más dificultades para sobrevivir o reproducirse si el tamaño de la población es demasiado escaso. Por ejemplo, una planta puede verse dañada por el viento excesivo si crece aislada, pero estaría protegida si vive en un grupo. Los biólogos conservacionistas temen que si ciertas poblaciones de animales solitarios, como los rinocerontes, disminuyen en tamaño por debajo de un valor crítico, dichos individuos no sean capaces de localizar a sus parejas en la temporada de reproducción.

Aunque el modelo logístico puede aplicarse a pocas poblaciones reales de forma exacta, es un punto de partida útil para considerar la forma en que las poblaciones crecen y para construir modelos más complejos. El modelo también es útil en la biología conservacionista para calcular la rapidez con que una población determinada podría aumentar después de que se ha reducido en tamaño o para determinar la velocidad a la que los peces y las poblaciones salvajes deben obtener alimentos para sobrevivir. Y al igual que cualquier hipótesis inicial adecuada, el modelo logístico estimula la investigación para lograr una mejor comprensión de los factores que afectan al crecimiento de la población.







- (a) Población de Paramecium en el laboratorio. El crecimiento de Paramecium aurelia en cultivos pequeños (puntos negros) refleja bastante bien el crecimiento logístico (curva roja) si el investigador mantiene un ambiente constante.
- (b) Población de Daphnia en el laboratorio.
 El crecimiento de una población de Daphnia en un cultivo pequeño del laboratorio (puntos negros) no refleja demasiado bien el modelo logístico (curva roja). Esta población supera la capacidad de carga de su ambiente artificial y luego se estabiliza en un tamaño de población aproximadamente estable.
- (c) Población de gorriones cantores en su ambiente natural. La población de hembras de gorriones cantores que construyen sus nidos en la isla Mandarte en British Columbia se reduce en forma periódica debido al clima desfavorable del invierno y el crecimiento de la población no puede describirse en forma adecuada con el modelo logístico.

▲ Fig. 52-13. ¿Hasta qué punto corresponden estas poblaciones al modelo de crecimiento logístico?

Modelo logístico e historias de vida

El modelo logístico predice diferentes velocidades de crecimiento per cápita en poblaciones con baja o alta densidad en relación con la capacidad de carga del ambiente. Cuando la densidad es elevada, cada individuo cuenta con escasos recursos y la población crece con lentitud o no crece. Cuando la densidad es baja se produce lo contrario: los recursos per cápita son abundantes y la población puede crecer con rapidez. Las distintas características favorables de las historias de vida dependen de cada condición. Cuando la densidad poblacional es elevada, la selección favorece el desarrollo de adaptaciones que permiten a los organismos sobrevivir y reproducirse con escasos recursos. Por tanto, la capacidad de competencia y el uso eficiente de los recursos deben favorecerse en las poblaciones que se aproximan o han llegado a su capacidad de transporte. Éstos son los rasgos que se asocian con la iteroparidad. En cambio, cuando la densidad poblacional es baja, incluso en la misma especie, se deben favorecer las adaptaciones que promuevan la reproducción rápida, como, por ejemplo, la producción de una progenie numerosa de individuos pequeños.

Los ecólogos intentaron relacionar estas diferencias en los rasgos preferidos, de acuerdo con las diversas densidades poblacionales con el modelo de crecimiento logístico. La selección de los rasgos de la historia de vida que son sensibles a la densidad poblacional se denomina selección K o selección dependiente de la densidad. En cambio, la selección de los rasgos de la historia de vida que maximizan el éxito reproductivo en ambientes no superpoblados (con baja densidad) se denomina selección r o selección independiente de la densidad. Estos nombres representan las variables de la ecuación logística. La selección K tiende a maximizar el tamaño poblacional y funcional en poblaciones con densidades cercanas al límite, debido a la disposición de recursos (capacidad de carga, K). En cambio, la selección r tiende a maximizar r, o sea, la tasa de incremento, y se produce en ambientes en los que la densidad poblacional fluctúa bastante por debajo de la capacidad de carga o en los que los individuos tienen probabilidades de encontrar poca competencia.

Algunos experimentos de laboratorio demostraron que diferentes poblaciones de una misma especie pueden presentar diferentes equilibrios de rasgos K y r seleccionados en función de las condiciones del medio. Por ejemplo, los cultivos de la mosca de la fruta Drosophila melanogaster mantenidos durante 200 generaciones en condiciones de alta densidad con una cantidad mínima de alimentos son más productivos que otras poblaciones cultivadas durante muchas generaciones en ambientes de baja densidad con gran cantidad de alimentos, las larvas de los cultivos que vivían en condiciones de mayor densidad se alimentaran con mayor rapidez que las larvas que vivían en poblaciones de baja densidad. Los genotipos de la mosca de la fruta que funcionan mejor en densidades bajas no logran gran aptitud en poblaciones con alta densidad, como se predijo de acuerdo con la teoría de selección K y selección r.

Los conceptos de selección r y selección K se criticaron porque se consideran una simplificación de la variación observada en la evolución natural de las especies. Las características de la mayoría de las especies las sitúan en algún punto intermedio entre los extremos representados por estos dos tipos de selección. La evaluación crítica de la selección r y de la selección K llevó a los ecólogos a proponer teorías alternativas para la evolución de la historia de vida. Estas teorías alternativas estimularon la evaluación más meticulosa de la forma en que ciertos factores, como los desastres, el estrés y la frecuencia de oportunidades para lograr una reproducción eficaz, afectan a la evolución de las historias de vida.

Evaluación de conceptos

 Explique la razón por la cual una población que evoluciona de acuerdo con el modelo de crecimiento logístico aumenta con mayor rapidez cuando su tamaño es intermedio que cuando su tamaño es relativamente pequeño o grande.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 52-5

Las poblaciones se regulan por una interacción compleja de influencias bióticas y abióticas

En esta sección se aplicará el tema de la regulación (véase cap. 1) a las poblaciones. Hay dos preguntas generales que se pueden formular con respecto a la regulación del crecimiento de la población. En primer lugar, ¿qué factores ambientales detienen el crecimiento de una población? Y en segundo lugar, ¿por qué algunas, poblaciones muestran fluctuaciones importantes en el tamaño en función del tiempo mientras que otras permanecen más estables?

Estas preguntas tienen muchas aplicaciones prácticas. En agricultura, el objetivo podría ser la reducción del tamaño de una plaga. Si una maleza introducida se disemina con rapidez, ¿qué se podría hacer para detener su crecimiento? ¿Por qué las plagas de la agricultura tienen efectos graves en algunas áreas y no producen efectos en otras? Por el contrario, ¿qué factores ambientales crearían un ambiente favorable para la alimentación o la reproducción en una especie en peligro, como, por ejemplo, la ballena jorobada o la grulla? Este tipo de preguntas que comprometen a factores reguladores de la población son el tema principal de los programas de atención, que contribuyen a evitar la extinción de ciertas especies en peligro.

Cambio y densidad de la población

El primer paso para entender la razón por la cual una población deja de crecer es el análisis de la manera en que las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración se modifican a medida que aumenta la densidad de la población. Si la inmigración está equilibrada con la emigración, entonces, una población crece cuando la tasa de natalidad supera a la tasa de mortalidad y disminuye cuando la tasa de mortalidad excede a la de natalidad.

Si la tasa de natalidad o la tasa de mortalidad *no* cambian en función de la densidad poblacional, se considera que son **inde**-

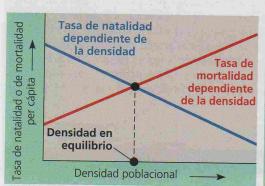
pendientes de la densidad. En un estudio clásico sobre regulación de las poblaciones, Andrew Watkinson y John Harper, ecólogos demógrafos especialistas en plantas de la University of Wales, observaron que la tasa de mortalidad de la festuca (Festuca arenaria una gramínea) que crece en las dunas se debía, sobre todo, a factores físicos que mataban proporciones similares de una población local independientemente de su densidad. En cambio, se considera que una tasa de mortalidad que aumenta junto con la densidad poblacional es dependiente de la densidad, como cuando la tasa de natalidad disminuye en caso de aumentar la densidad. Watkinson y Harper observaron que la reproducción de la festuca disminuía a medida que aumentaba la densidad poblacional. Por lo tanto, en esta población, los principales factores que regulan la tasa de natalidad dependen de la densidad, mientras que la tasa de mortalidad está regulada, sobre todo, por factores independientes de la densidad. En la figura 52-14 se ilustra la forma en que una población puede dejar de crecer y alcanzar un equilibrio debido a diversas combinaciones de regulaciones dependiente de la densidad e independiente de la densidad.

Regulación de la población dependiente de la densidad

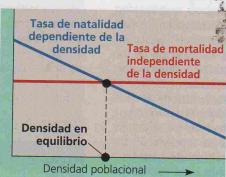
Las tasas de natalidad y de mortalidad dependientes de la densidad son ejemplos de retroalimentación negativa, que es un tipo de regulación descrita en el capítulo 1. Sin algún tipo de retroalimentación negativa entre la densidad poblacional y las tasas vitales de natalidad y mortalidad, una población no dejaría de crecer. Sin embargo, cuando la densidad aumenta, la tasa de natalidad disminuye, la de mortalidad aumenta o ambas se modifican para desarrollar una retroalimentación negativa que detiene el crecimiento continuo de la población. Ahora que sabemos que las tasas de natalidad y mortalidad cambian con la densidad poblacional, debemos determinar los mecanismos que producen estos cambios, que podrían afectar a muchos factores.

Competencia por los recursos

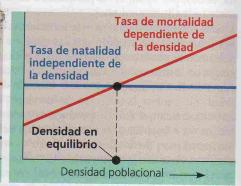
En poblaciones con muchos habitantes, el aumento de la densidad poblacional intensifica la competencia intraespecífica por una cantidad decreciente de nutrientes y otros recursos, lo que determina una reducción de la tasa de natalidad. Por ejemplo, el



(a) Tanto la tasa de natalidad como la de mortalidad cambian en función de la densidad poblacional.



(b) La tasa de natalidad cambia de acuerdo con la densidad poblacional mientras que la tasa de mortalidad se mantiene constante.



(c) La tasa de mortalidad cambia en función de la densidad poblacional mientras que la tasa de natalidad se mantiene constante.

▲ Fig. 52-14. Determinación del equilibrio en la densidad poblacional. Este modelo simple sólo considera las tasas de natalidad y mortalidad (se considera que las tasas de inmigración y emigración son nulas o equivalentes).

aumento de la densidad puede reducir la producción de semillas en las plantas (fig. 52-15a). La disponibilidad de alimentos suele limitar el rendimiento reproductivo de las aves canoras; cuando la densidad poblacional de las aves aumenta en un ambiente específico, cada hembra pone menos huevos y esta respuesta depende de la densidad (fig. 52-15b). En un experimento en el que se proporcionó mayor cantidad de alimentos a hembras de gorriones cantores que vivían en poblaciones de alta densidad, éstas no redujeron el tamaño de la nidada.

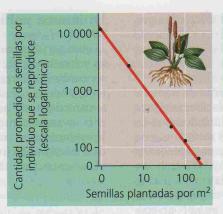
Territorialidad

En muchos vertebrados y algunos invertebrados, la territorialidad puede limitar la densidad. En este caso, el espacio

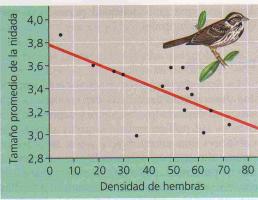
que forma el territorio se convierte en el recurso por el cual compiten los individuos. Por ejemplo, los guepardos son muy territoriales y usan medios de comunicación química para advertir a otros individuos de la misma especie sobre los límites de su territorio (fig. 52-16). Las aves oceánicas, como el alcatraz, suelen construir sus nidos en islas rocosas, donde están relativamente protegidas de los depredadores (fig. 52-17). Hasta una cierta densidad de población, la mayoría de las aves puede hallar un sitio adecuado para construir su nido, pero cuando superan este umbral, pocas aves se reproducen satisfactoriamente. Por tanto, el recurso limitante que determina la densidad poblacional reproductiva en el alcatraz es un territorio seguro para construir los nidos. Las aves que no pueden obtener un área para el nido no se reproducen. La presencia de una cantidad excesiva de individuos que no se reproducen es un buen indicador de que la territorialidad limita el crecimiento de la población, como se observa en muchas poblaciones de aves.

Salud

La densidad poblacional también puede influir en la salud y, en consecuencia, en la supervivencia de los organismos. Si la velocidad de transmisión de una enfermedad depende de un nivel determinado de densidad en una población, el impacto de la enfermedad podría ser dependiente de la densidad. Los experimentos de campo realizados por Charles Mitchell, David Tilman y James Groth de la University of Minnesota demostraron que la gravedad de la infección producida por patógenos micóticos en las plantas es mayor cuando la densidad poblacional de las plantas es más elevada. Los animales también pueden experimentar una mayor cantidad de infecciones debidas a patógenos cuando la densidad poblacional es alta. Steven Kohler y Wade Hoiland del Illinois Natural History Survey demostraron que en los tricópteros (insectos de vida acuática) la tasa de mortalidad relacionada con enfermedades es máxima después de varios años de abundancia de insectos. Su estudio indicó que esta tasa de mortalidad era en gran parte responsable de las fluctuaciones cíclicas de la densidad poblacional de los insectos. Los patógenos que afectan a los seres humanos también pueden mostrar tasas de infección dependientes de la densidad. Por ejemplo, la tuberculosis, que es una enfermedad producida por una bacteria que se disemina por el aire cuando una persona infectada estornuda o tose, afecta a un mayor porcentaje de personas que viven en ciu-



(a) Plátano. La cantidad de semillas producidas por el plátano (*Plantago major*) disminuye a medida que aumenta la densidad.



(b) Gorrión cantor. El tamaño de la nidada en el gorrión cantor de la isla Mandarte, en British Columbia, disminuye a medida que aumenta la densidad y escasean los alimentos.

▲ Fig. 52-15. Disminución de la reproducción cuando la densidad de población es elevada. Se usan escalas logarítmicas en el eje x y en el eje y.



▲ Fig. 52-16. Los guepardos demarcan un territorio con una señal química.



▲ Fig. 52-17. Territorios. Los alcatraces hacen sus nidos a poca distancia entre sí y defienden sus territorios mediante gritos y picotazos.

dades con una gran densidad poblacional que a aquellas que viven en áreas rurales.

Depredación

La depredación puede ser una causa importante de mortalidad dependiente de la densidad en algunas poblaciones de presas, si un depredador encuentra y captura más alimentos cuando la densidad poblacional de la presa aumenta. A medida que la población que constituye la presa incrementa, el depredador podría alimentarse, sobre todo, de esa especie y consumir un mayor porcentaje de individuos. Por ejemplo, la trucha podría concentrarse durante una cierta cantidad de días en capturar una especie determinada de insectos que salen de su estadio larvario acuático, y luego cambiar de presa cuando aumenta la densidad poblacional de otra especie de insecto.

Desechos tóxicos

La acumulación de desechos tóxicos puede contribuir a la regulación dependiente de la densidad del tamaño de la población. Por ejemplo, en los cultivos de laboratorio de microorganismos se acumulan subproductos metabólicos, a medida que las poblaciones crecen y esto envenena a los organismos en su ambiente artificial limitado. El metanol es uno de los subproductos de la fermentación de la levadura. El contenido alcohólico del vino suele ser menor del 13% porque ésta es la concentración máxima de etanol que pueden tolerar la mayoría de las células de levadura productoras de vino.

Factores intrínsecos

En algunas especies de animales, el tamaño de la población parece estar regulado más por factores intrínsecos (fisiológicos) que por los factores extrínsecos (ambientales) comentados. Los ratones de patas blancas colocados en un área pequeña se multiplican y su población aumenta de unos pocos a 30 o 40 individuos; pero finalmente la reproducción se reduce hasta que la población deja de crecer. Esta disminución de la reproducción se asocia con las interacciones agresivas, que aumentan a medida que se incrementa la densidad poblacional y esto se observa incluso, si se les proporciona abundante cantidad de alimentos y refugios adecuados. Aunque se desconocen los mecanismos exactos por medio de los cuales la conducta agresiva afecta a la tasa reproductiva, los investigadores descubrieron que las densidades poblacionales elevadas en los ratones inducían un síndrome de estrés en el que ciertos cambios hormonales podrían retrasar la maduración sexual, producir la disminución del tamaño de los órganos reproductores e inhibir el sistema inmunitario. En este caso, las densidades elevadas producen un incremento en la tasa de mortalidad y una disminución de la tasa de natalidad. En algunas otras poblaciones de roedores salvajes se observaron efectos similares ante el aumento de la densidad.

Estos ejemplos de la regulación de la población por retroalimentación negativa demuestran cómo el aumento de la densidad produce una reducción de la velocidad del crecimiento poblacional por medio de una alteración de la reproducción, el crecimiento y la supervivencia. Esto ayuda a responder a la primera pregunta sobre las poblaciones: ¿qué causa la detención del crecimiento de una población? A continuación se tratará de responder a la segunda pregunta: ¿por qué algunas poblaciones fluctúan bastante y otras se mantienen más estables?

Dinámica poblacional

Aunque algunas poblaciones parecen más estables que otras en relación con su tamaño, a largo plazo todas las poblaciones conocidas muestran ciertas fluctuaciones en la cantidad de habitantes. Aunque los ecólogos pueden determinar un promedio del tamaño de la población en muchas especies, por lo general, esta cifra es menos interesante que la variación en la cantidad de habitantes de un año a otro o de un sitio a otro. El estudio de la dinámica poblacional se concentra en las interacciones complejas entre los factores bióticos y abióticos que modifican su tamaño.

Estabilidad y fluctuación

En un primer momento se creía que las poblaciones de mamíferos grandes, como, por ejemplo, el venado y el alce, permanecían relativamente estables. Sin embargo, algunos estudios a largo plazo se opusieron a esta hipótesis. La población de alces de la isla Royale, que se encuentra en el Lago Superior, es un ejemplo llamativo. Los alces del continente colonizaron la isla alrededor de 1900, después de atravesar el lago congelado. Sin embargo, el lago no se congeló durante los últimos años, de manera que la población de alces quedó aislada de la inmigración y de la emigración. No obstante, como se ilustra en la **figura 52-18**, la población no ha sido estable y desarrolló dos aumentos y reducciones importantes durante los últimos

Figura 52-18

Investigación ¿Cuál es el grado de estabilidad de la población de alces de la isla Royale?

Los investigadores evaluaron en forma regular la población de alces en la isla Royale del estado de Michigan entre 1960 y 2003. Durante ese período el lago no se congeló y, en consecuencia, la población de alces se mantuvo aislada de los efectos de la inmigración y la emigración.

Durante 43 años, esta población experimentó dos aumentos y reducciones significativas, además de varias fluctuaciones importantes en los tamaños.



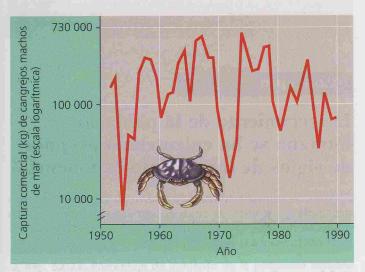
en esta especie aislada indica que varios factores bióticos y abióticos pueden producir fluctuaciones importantes en la población de alces en función del tiempo.

40 años. En general, la gravedad de la pérdida de animales de pastoreo de gran tamaño, que habitan regiones templadas y polares durante el invierno, es proporcional a la intensidad del invierno. Las temperaturas más bajas aumentan los requerimientos energéticos (y, en consecuencia, la necesidad de alimentos) mientras que la nieve más profunda dificulta el hallazgo de alimentos. Aunque las poblaciones de mamíferos grandes son más dinámicas de lo que se creía, revelan una estabilidad mucho mayor que la observada en otras poblaciones. El cangrejo Dungeness representa un ejemplo clásico de población que fluctúa de manera irregular. Como se ilustra en la **figura 52-19**, la población de cangrejos de mar de Fort Bragg en la costa norte de California se modificó desde 10 000 hasta cientos de miles en un período, de 40 años. En cambio, durante el mismo período, la población de alces de la isla Royale sólo pasó de 500 a 2 500 habitantes (véase fig. 52-18).

Un factor crucial comprometido en las grandes fluctuaciones observadas en la población de cangrejos Dungeness es el canibalismo. Las hembras expulsan hasta 2 millones de huevos cada otoño y las crías de mayor edad y los adultos se alimentan de una gran cantidad de cangrejos jóvenes. Además, las larvas sólo pueden crecer en aguas superficiales y dependen de las corrientes oceánicas y de la temperatura del agua. Si el viento y las corrientes alejan demasiado a las larvas de los cangrejos de la costa, éstos no pueden alcanzar el fondo del océano y establecerse con éxito. Algunos cambios leves en el ambiente parecen amplificarse debido al canibalismo dependiente de la densidad y todos estos factores juntos explican las fluctuaciones importantes en las poblaciones de cangrejos Dungeness. Estos resultados confirman la hipótesis de que la dinámica de muchas poblaciones se debe a una interacción compleja entre los factores bióticos y abióticos.

Metapoblaciones e inmigración

Hasta este momento, en nuestro análisis sobre la dinámica poblacional nos hemos concentrado, principalmente, en las contribuciones de los nacimientos y las muertes. Sin embargo, como se explicó, la inmigración y la emigración también pueden influir sobre las poblaciones. Esto se observa, en particular, cuando un



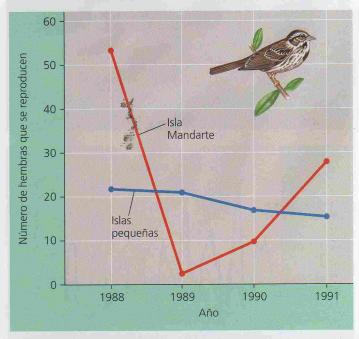
▲ Fig. 52-19. Fluctuaciones extremas en la población. Este gráfico muestra la caza comercial de cangrejos Dungeness machos (*Cancer magister*) en Fort Bragg, California. Se debe destacar la escala logarítmica en el eje y.

grupo de poblaciones está interconectado y forma una **metapo- blación**. Por ejemplo, la inmigración y la emigración conectan a la población de ardillas Belding –comentada con anterioridad– con otras poblaciones de la especie para formar una metapoblación.

¿Cómo podrían las metapoblaciones influir en las dinámicas de la población? Una metapoblación de gorriones cantores de la isla Mandarte y de un grupo de islas más pequeñas cercanas a la costa de British Columbia, representa un ejemplo que responde a esta pregunta. En la isla Mandarte, que se encuentra bastante aislada, las diferencias entre los nacimientos y las muertes son las variables principales que mantienen a la población de gorriones altamente dinámica (véase fig. 52-13c). En un estudio que abarcó el período 1988-1991, sólo el 11% de las aves eran inmigrantes. En cambio, durante el mismo período, el 57% de las aves de un grupo de islas pequeñas cercanas a la isla Vancouver eran inmigrantes. Este nivel de inmigración más elevado, combinado con una tasa de supervivencia más alta en las islas pequeñas, determinó una mayor estabilidad en las poblaciones de gorriones cantores en las islas pequeñas en comparación con la población de la isla Mandarte (fig. 52-20). El concepto de metapoblación destaca la importancia de la inmigración y de la emigración en las diferentes poblaciones de gorriones y es importante para comprender a las poblaciones que viven en ambientes aislados.

Ciclos de población

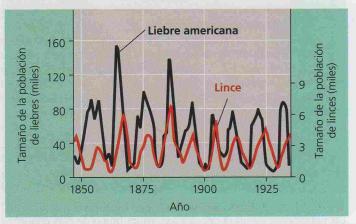
Si bien muchas poblaciones muestran fluctuaciones con una frecuencia impredecible, otras desarrollan ciclos regulares de expansiones y reducciones y su densidad fluctúa con una regularidad notable. Por ejemplo, algunos mamíferos herbívoros pequeños como los ratones campestres y los lemmings, tienden a experimentar ciclos que duran entre 3 y 4 años y algunas aves, como, por ejemplo, el urogallo y el lagópodo, tienen ciclos que duran entre 9 y 11 años.



▲ Fig. 52-20. Poblaciones de gorriones cantores e inmigración. Las poblaciones de gorriones cantores en un grupo de islas pequeñas constituyen una metapoblación. La inmigración permite que las poblaciones conectadas sean más estables que la población aislada en la isla Mandarte, que es más grande.

Un ejemplo sorprendente de ciclos poblacionales es el de las liebres americanas (Lepus americanus) y de los linces que viven en las selvas septentrionales cercanas a Canadá y Alaska y experimentan ciclos de 10 años. Los linces se alimentan, sobre todo, de liebres americanas, de manera que no resulta sorprendente que la cantidad de linces aumente y disminuya en función del número de liebres (fig. 52-21). Pero, ¿por qué la cantidad de liebres aumenta y disminuye con una frecuencia cíclica de 10 años? Se propusieron tres hipótesis principales. En primer lugar, los ciclos podrían deberse a la escasez de alimentos durante el invierno. En esta estación, las liebres se alimentan de las ramitas terminales de pequeños arbustos, como el sauce y el abedul, por lo que podrían experimentar desnutrición debido al exceso de pastoreo. Segundo, los ciclos podrían deberse a interacciones entre los depredadores y las presas. Además de los linces, muchos otros depredadores se alimentan de las liebres y podrían agotar estas presas. Y tercero, los ciclos podrían depender de una combinación de la limitación de los recursos alimenticios y la depredación excesiva.

Si los ciclos de las liebres se deben a la escasez de alimentos durante el invierno, entonces, no deberían observarse cuando se agregan alimentos a una población en estudio. Los investigadores han realizado experimentos de este tipo en el Yukón durante 20 años —que abarcaron dos ciclos de liebres— e informaron dos resultados. En primer lugar, las poblaciones de liebres en las áreas con exceso de alimentos aumentaron su densidad alrededor de tres veces. Es evidente que la capacidad de transporte del ambiente donde viven las liebres puede aumentar si se agregan alimentos. En segundo lugar, las liebres con exceso de alimentos continuaron con su ciclo de la misma manera que las poblacio-



▲ Fig. 52-21. Ciclos de población en la liebre americana (*Lepus americanus*) y el lince. Los recuentos de la población se basan en la cantidad de pieles vendidas por los cazadores a la Compañía Hudson Bay.

nes de control en las que no se agregaron alimentos. En particular, se produjeron colapsos cíclicos tanto en las áreas experimentales como las de control, y el agregado de alimentos no pudo detener la disminución de la densidad de liebres. Por lo tanto, la disponibilidad de alimentos no es la causa del ciclo de las liebres que se muestra en la figura 52-21, de manera que se puede descartar la primera hipótesis.

Por medio de la colocación de collares con radiotransmisores en las liebres, los ecólogos pueden hallar a los individuos después de que mueren para determinar la causa inmediata del deceso. Casi el 90% de las muertes de las liebres se debe a la acción de los depredadores; ninguna pareció morir de inanición. Estos datos respaldan la segunda o la tercera hipótesis. Para evaluar estas hipótesis, los ecólogos cercaron a los depredadores pertenecientes a un área con una valla eléctrica y en otra área aislaron a un segundo grupo de depredadores y agregaron alimentos. Los resultados confirmaron la hipótesis que indica que el ciclo de la liebre depende, sobre todo, de la depredación excesiva, pero que la disponibilidad de alimentos también cumple un papel importante, en particular, durante el invierno. Es probable que las liebres mejor alimentadas tengan más probabilidades de escapar de los depredadores. Hay muchos depredadores diferentes que contribuyen a estas pérdidas; el ciclo no es sólo una interacción simple entre la liebre y el lince.

Para el lince, el búho magallánico, la comadreja y otros depredadores que dependen, sobre todo, de una sola especie, la disponibilidad de esta especie es el factor principal que influye sobre los cambios en esta población. Cuando las presas escasean, los depredadores suelen modificar su caza y atacarse entre sí. Los coyotes matan zorros y linces y los búhos magallánicos matan aves más pequeñas y comadrejas, lo que acelera el colapso de las poblaciones de depredadores. Los estudios experimentales a largo plazo ayudarán a determinar las causas de estos ciclos poblacionales.

Evaluación de conceptos

1. Identifique tres factores dependientes de la densidad que limitan el tamaño de la población y explique la forma en que ejercen su retroalimentación negativa.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

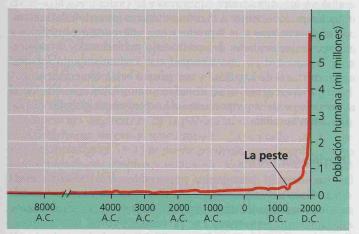
Concepto 52-6

El crecimiento de la población humana se ha enlentecido después de siglos de incremento exponencial

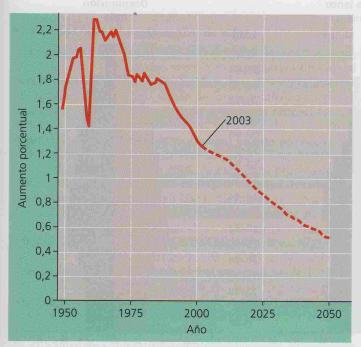
Como se comentó, ninguna población puede crecer de forma indefinida, y los seres humanos no son una excepción. En esta última sección del capítulo se aplicarán los conceptos de la dinámica poblacional a la población humana.

Población humana mundial

El modelo de crecimiento exponencial de la figura 52-9 se asemeja a la explosión de la población humana observada desde 1650. El nuestro es un caso especial; es poco probable que alguna otra población de animales grandes haya mantenido tanto crecimiento durante un período tan largo. La población humana aumentó con relativa lentitud hasta alrededor de 1650, cuando había alrededor de 500 millones de personas en la Tierra (fig. 52-22). La población se duplicó hasta mil millones en los dos siglos siguientes, se volvió a duplicar a 2 mil millones entre 1850 y 1930 y se volvió a duplicar otra vez en 1975, con 4 mil millones de personas. La población global actual alcanza los 6 mil



▲ Fig. 52-22. Crecimiento de la población humana (información de 2003). La población humana global ha crecido en forma casi continua durante toda su historia, pero aumentó de forma muy importante después de la Revolución Industrial. Aunque no se evidencia en esta escala, la velocidad de crecimiento de la población humana disminuyó durante las últimas décadas, sobre todo, como resultado de la reducción de las tasas de natalidad en todo el mundo.



▲ Fig. 52-23. Porcentaje de aumento de la población humana global (datos de 2003). La porción punteada de la curva indica los datos proyectados. La caída aguda durante la década de 1960 se debe, sobre todo, a una hambruna en China, en la que murieron alrededor de 60 millones de personas.

millones de personas y aumenta a una velocidad aproximada de 73 millones por año. La población humana crece a una velocidad de 201 000 personas al día, lo que equivale a añadir una ciudad del tamaño de Amarillo, en Texas, o Madison, en Wisconsin. El aumento semanal de la población humana equivale al tamaño de San Antonio, Milwaukee o Indianapolis. La población mundial sólo tarda cuatro años en aumentar su número en una cantidad equivalente a la población de los Estados Unidos. Los ecólogos demógrafos predicen que la población de la Tierra alcanzará entre 7,3 y 8,4 mil millones de personas en 2025.

Aunque la población global sigue en aumento, la *velocidad* de crecimiento comenzó a disminuir durante la década de 1960. En la **figura 52-23** se muestra el porcentaje del aumento de la población global desde 1950 hasta 2003 y se proyecta hasta el año 2050. La tasa de incremento de la población global alcanzó un máximo de 2,19% en 1962; hacia 2003 disminuyó hasta el 1,16%. Los modelos actuales proyectan una disminución de la velocidad de crecimiento global hasta el 0,4% en 2050. Esta reducción en la velocidad de crecimiento demuestra que la población humana se ha alejado del crecimiento exponencial verdadero, que se desarrolla a una velocidad constante. Estas reducciones se deben a cambios fundamentales en las dinámicas de la población debido a enfermedades, como, por ejemplo, el SIDA y al control voluntario de la población.

Patrones regionales de cambio de la población

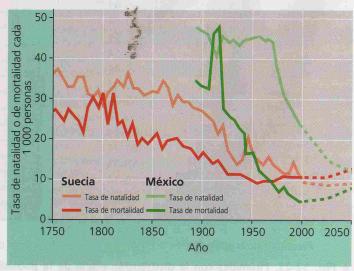
Hasta el momento se describieron los cambios en la población global. Sin embargo, la dinámica poblacional varía bastante de una región a otra. Para mantener la estabilidad de la población, ésta puede adoptar una de dos configuraciones:

Crecimiento poblacional cero = tasas de natalidad elevadas – tasas de mortalidad elevadas

0

Crecimiento poblacional cero = tasas de natalidad bajas - tasas de mortalidad bajas

El cambio de un estado al otro se denomina **transición demográfica**. En la **figura 52-24** se compara la transición demográfi-



▲ Fig. 52-24. Transición demográfica en Suecia y México, 1750-2050 (datos de 2003).

ca en uno de los países más desarrollados desde el punto de vista económico, Suecia, y en un país en vías de desarrollo, México. La transición demográfica en Suecia tardó alrededor de 150 años, entre 1810 y 1960; en México se cree que los cambios continuarán hasta un poco después de 2050, casi el mismo tiempo. La transición demográfica se asocia con un aumento en la calidad de la atención de la salud y la higiene, así como también con un mayor acceso a la educación, en especial, para las mujeres.

Después de 1950, las tasas de mortalidad disminuyeron con rapidez en la mayoría de los países en vías de desarrollo, pero las tasas de natalidad se redujeron de una manera más variable. La reducción de la tasa de natalidad fue más notable en China. En 1970, la tasa de natalidad china indicaba que cada mujer tendría un promedio de 5,9 hijos durante su vida (tasa total de fecundidad); hacia 2004, la tasa total de fecundidad fue de 1,7 niño, sobre todo, debido a un programa gubernamental estricto que sólo permite tener un hijo. En India, las tasas de natalidad disminuyeron con mayor lentitud. En algunos países de África, la transición hacia tasas de natalidad más bajas fue más drástica, aunque las tasas de natalidad siguen siendo altas en la mayor parte de los países de África ubicados al sur del Sahara.

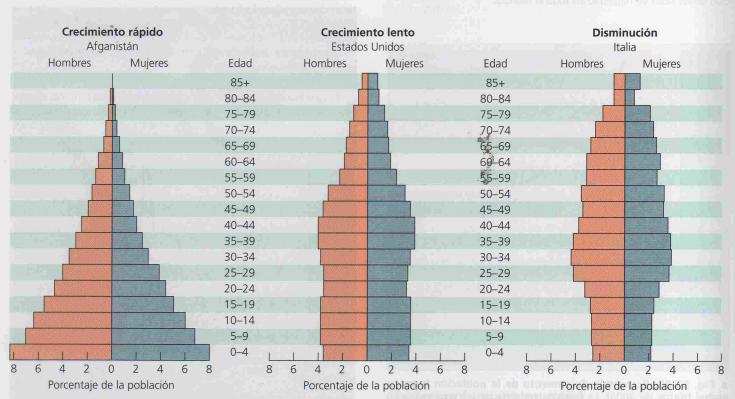
¿Cómo afectan este tipo de tasas de natalidad variables al crecimiento de la población mundial? En las naciones desarrolladas, las poblaciones se aproximan al equilibrio (tasa de crecimiento de alrededor del 0,1% por año), con tasas de reproducción cercanas al nivel de reposición (tasa total de fecundidad = 2,1 niños por mujer). En realidad, en muchos países desarrollados, como Canadá, Alemania, Japón, Italia y Reino Unido, las tasas totales de reproducción se encuentran

por debajo del nivel de reposición. Estas poblaciones reducirán sus tamaños si no se produce inmigración y si la tasa de natalidad no se modifica. De hecho, la población ya está disminuyendo en muchos países de Europa Oriental y Central. La mayor parte del crecimiento actual de la población (1,4% por año) se concentra en los países en vías de desarrollo, donde, actualmente, vive el 80% de la población mundial.

Una característica única del crecimiento de la población humana es la capacidad de controlarlo con planificación familiar y anticoncepción voluntaria. La reducción del tamaño de las familias es la clave de la transición demográfica. Los cambios sociales y las aspiraciones educativas y laborales crecientes en las mujeres pertenecientes a distintas culturas las estimulan a retrasar el matrimonio y la reproducción. Este retraso contribuye a reducir las velocidades de crecimiento poblacional y a transformar la sociedad en una sociedad con crecimiento poblacional cero, con tasas de natalidad y mortalidad bajas. Sin embargo, hay bastante desacuerdo entre los líderes mundiales con relación al apoyo que se debe proporcionar a los programas globales de planificación familiar.

Distribución etaria

Una variable demográfica importante en las tendencias de crecimiento actual y futura es la **distribución etaria**, o sea, la cantidad relativa de individuos de cada edad. La distribución etaria suele representarse en "pirámides", como, por ejemplo, las que se ilustran en la **figura 52-25**. En Italia, la pirámide tiene una base pequeña que indica que los individuos que todavía no han llegado a la edad reproductiva están relativamente subrepresentados en la población. Esta situación contribuye a



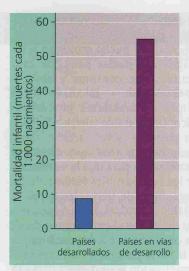
▲ Fig. 52-25. Pirámides con la distribución etaria de la población humana en tres países (información del año 2000). Desde 2004, Afganistán crecía a una velocidad de 2,6% al año, los Estados Unidos a una velocidad del 0,6% al año e Italia reducía su velocidad de crecimiento a −0,1% al año.

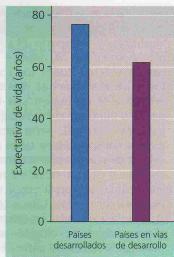
la proyección de una disminución continua de la población en ese país. En cambio, Afganistán tiene una distribución etaria con una base amplia, con predominio de individuos jóvenes que crecerán y podrían desarrollar un crecimiento explosivo gracias a su propia reproducción. La distribución etaria de los Estados Unidos es relativamente homogénea (hasta las edades postreproductivas, más viejas) excepto el área sobresaliente que corresponde al gran aumento demográfico ("baby boom") de las dos décadas posteriores al fin de la Segunda Guerra Mundial. Aunque las parejas formadas por individuos nacidos en esa época tuvieron una cantidad promedio de dos hijos o menos, la tasa de natalidad nacional general aún supera la tasa de mortalidad porque aún hay muchos individuos nacidos en ese período y sus hijos están en edad reproductiva. Además, aunque la tasa de reproducción total contemporánea en los Estados Unidos es de 2,1 hijos por mujer -que se aproxima a la tasa de reposición- se proyecta que la población crezca con lentitud hasta 2050 como resultado de la inmigración.

Los diagramas de la distribución etaria no sólo predicen la tendencia del crecimiento de la población sino que además pueden determinar las condiciones sociales. De acuerdo con los diagramas de la figura 52-25 se puede predecir, por ejemplo, que las oportunidades de empleo y educación seguirán siendo un problema significativo en Afganistán en el futuro. La gran cantidad de jóvenes que forman la población afgana también podrían originar inquietudes sociales y políticas continuas, en particular, si no se cubren las necesidades y las aspiraciones. En Italia y los Estados Unidos, una proporción decreciente de jóvenes que en la actualidad están en edad laboral mantendrá a una población creciente de jubilados nacidos durante la explosión demográfica de la posguerra. En los Estados Unidos, esta característica demográfica convirtió a la seguridad social y Medicare (ayuda médica estatal para ancianos) en un tema principal dentro de la política. La comprensión de las distribuciones etarias puede ayudar a programar el futuro.

Mortalidad infantil y expectativa de vida

La mortalidad infantil, que es la cantidad de muertes infantiles por cada 1 000 nacidos vivos, y la expectativa de vida al nacer, o sea, el tiempo promedio de vida que se considera que puede tener un individuo, varían de forma amplia entre las distintas poblaciones humanas. Estas diferencias reflejan la calidad de vida a que se enfrenta un niño cuando nace. En la figura 52-26 se compara la mortalidad infantil promedio con el promedio de expectativa de vida en países desarrollados y en vías de desarrollo en el año 2000. Si bien estos promedios son bastante diferentes, no captan la amplia variedad de condiciones humanas. Por ejemplo, en 2003, Afganistán reveló una tasa de mortalidad infantil de 143 (14,3%). En cambio, en Japón, sólo 3 niños de cada 1 000 nacidos vivos murieron durante la infancia. Además, la expectativa de vida al nacer en Afganistán fue de 47 años en comparación con los 81 años en Japón. Aunque la expectativa de vida global aumentó desde 1950, en una etapa más reciente disminuyó en varias regiones, como, por ejemplo, en países de la ex Unión Soviética y regiones africanas por debajo del Sahara. En estas regiones, la combinación de los desastres sociales, el deterioro de las infraestructuras y de las enfermedades infecciosas como el SIDA y la tuberculosis reducen la expectativa de vida. Por ejemplo, en el país de África oriental, Ruanda, la expectativa de vida en 2003 fue de alrededor de 39 años, aproximadamente, la mitad que en Japón, Suecia, Italia y España.





▲ Fig. 52-26. Mortalidad infantil y expectativa de vida al nacer en países desarrollados y en vías de desarrollo (información desde 2003).

Capacidad de carga global

Ninguna cuestión ecológica es más importante que el tamaño futuro de la población humana. La proyección del tamaño de la población humana depende de predicciones relacionadas con cambios en las tasas de natalidad y mortalidad en el futuro. Las Naciones Unidas creen que en 2050 la población humana global será de 7,5 a 10,3 mil millones de personas. En otras palabras, si no se produce algún tipo de catástrofe, se agregarán entre 1,2 y 4 mil millones de personas a la población en las próximas cuatro décadas, debido al momento del crecimiento de la población humana. Sin embargo, ¿cuántos seres humanos puede soportar la biosfera? ¿Estará superpoblado el mundo en 2050? ¿Está ya superpoblado ahora?

Estimaciones de la capacidad de carga

Durante más de tres siglos, los científicos se preguntaron: ¿cuál es la capacidad de carga de seres humanos en la Tierra? Anton van Leeuwenhoek realizó la primera estimación conocida, de 13,4 mil millones, en 1679. A partir de entonces, las estimaciones se modificaron desde menos de mil millones hasta más de mil billones de personas, con un promedio entre 10 y 15 mil millones.

La capacidad de carga es difícil de calcular y los científicos que desarrollan estas estimaciones usan diversos métodos para responder a sus preguntas. Algunos emplean curvas como las que se obtienen con la ecuación logística (véase fig. 52-12) con el fin de predecir la cantidad máxima de habitantes en el futuro. Otros autores generalizan a partir de la densidad de población "máxima" existente y la multiplican por la superficie de tierra habitable. Otros investigadores se basan en un solo factor limitante, como, por ejemplo, los alimentos, y requieren muchas suposiciones (como la cantidad de tierras disponibles, el rendimiento promedio de las cosechas, la dieta predominante –vegetariana o carnívora– y el total de calorías necesarias por persona por día).

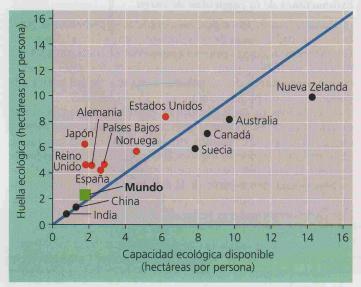
Huella ecológica

Un método más completo para examinar la capacidad de carga de la Tierra consiste en reconocer que los seres humanos

tienen muchas necesidades: alimentos, agua, combustible, materiales para la construcción y otros, como, por ejemplo, vestimenta y transporte. El concepto de huella ecológica resume la superficie de tierra y agua apropiadas para que cada nación obtenga todos los recursos que consume y absorba todos los desechos que ocasiona. Cuando se calcula la huella ecológica se distinguen seis tipos de superficies productivas desde el punto de vista ecológico: tierra arable (tierra adecuada para las cosechas), tierra para pastoreo, selva, océano, tierra para la construcción y tierra con energía fósil (esta última se calcula de acuerdo con la tierra necesaria para que la vegetación absorba el CO, producido por los combustibles fósiles). Todas las medidas se convierten a superficie de tierra, hectáreas (1 hectárea por persona (1 $ha = 10~000~m^2~o~0,01~km^2$). Si se suma la superficie de todas las tierras del planeta -productivas desde el punto de vista ecológico- se obtienen alrededor de 2 ha por persona. Si se reserva parte de la tierra para parques y con fines conservacionistas, se reduce esta división a 1,7 ha por persona, que es el punto de referencia para comparar las verdaderas huellas ecológicas.

En la **figura 52-27** se ilustran las huellas ecológicas para 13 países y todo el mundo en 1997. Se pueden obtener dos conclusiones principales de este gráfico. En primer lugar, los países revelan gran variedad en el tamaño de sus huellas individuales y en la **capacidad ecológica** disponible (la base de recursos real de cada país). Los Estados Unidos tienen una huella ecológica de 8,4 ha por persona, pero sólo 6,2 ha por persona de capacidad ecológica disponible. En otras palabras, la población estadounidense ya está por encima de la capacidad de carga. En cambio, Nueva Zelanda tiene una huella ecológica más grande, que alcanza 9,8 ha por persona, pero una capacidad disponible de 14,3 ha por persona, de manera que está por debajo de su capacidad de carga.

La segunda conclusión es que cuando se realizó el estudio, el mundo, en general, ya poseía una deficiencia ecológica. El análi-



▲ Fig. 52-27. Huella ecológica en relación con la capacidad ecológica disponible. Los países señalados con puntos rojos presentaron una deficiencia ecológica cuando se realizó el estudio en 1997. Los países señalados con puntos negros todavía tenían exceso de recursos en relación con las demandas de sus poblaciones.

sis global sugiere que el mundo ya ha alcanzado o superado un poco su capacidad de carga.

Es posible especular sobre la capacidad de carga definitiva de la población humana en la Tierra o sobre los factores que limitarán su crecimiento. Tal vez, los alimentos sean el factor principal. La desnutrición y la inanición son comunes en algunas regiones, pero se deben, sobre todo, a la distribución desigual de los alimentos más que a una producción inadecuada. Hasta ahora, los avances tecnológicos en la agricultura han permitido, que los insumos alimenticios mantengan el crecimiento de la población global. Sin embargo, los principios de flujo de energía por medio de los ecosistemas (que se explicaron en el capítulo 54) implican que los ambientes pueden mantener mayor cantidad de herbívoros que de carnívoros. Si todas las personas comieran tanta carne como los más ricos, se podría alimentar a menos de la mitad de la población mundial actual con los recursos alimenticios contemporáneos.

Es probable que en algún momento suframos una limitación por el espacio, como se observa en el caso del alcatraz en las islas oceánicas. Es evidente que a medida que la población humana se incremente el conflicto por la forma en que se podrá utilizar el espacio y las tierras que ahora sirven para la agricultura se utilizarán para vivir. Sin embargo, parece haber pocos límites en relación con la distancia a la que pueden vivir los seres humanos.

Otros elementos que pueden acabarse son los recursos no renovables, como ciertos metales y combustibles fósiles. Las demandas de muchas poblaciones ya han superado bastante los insumos locales e incluso regionales de un recurso renovable (el agua). Más de mil millones de personas no tienen acceso a una cantidad suficiente de agua para cubrir las necesidades básicas de higiene. También es posible que la población humana sufra la limitación de la capacidad del ambiente para absorber sus desechos. En estos casos, los habitantes humanos que en la actualidad ocupan la Tierra podrían disminuir la capacidad de carga de las futuras generaciones a largo plazo.

Algunos optimistas han sugerido que debido a nuestra capacidad de desarrollar tecnología, el crecimiento de la población humana no tiene límites prácticos. Sin lugar a dudas, la tecnología aumentó la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos, pero, como ya se destacó, ninguna población puede seguir creciendo de forma indefinida. La exacta capacidad de carga humana mundial y las circunstancias en que deberemos abordarla, son temás que producen bastante preocupación y debate. A diferencia de otros organismos, tenemos la capacidad de decidir si el crecimiento poblacional cero se logrará mediante cambios sociales basados en elecciones humanas o de un aumento de la tasa de mortalidad secundaria debido a la limitación de la disponibilidad de recursos, plagas, guerras y degradación ambiental.

Evaluación de conceptos

52-6

- 1. ¿Cómo afecta la distribución etaria de una población a su velocidad de crecimiento?
- ¿Cuáles son las relaciones entre la capacidad de carga, la capacidad ecológica y la huella ecológica para la población de un país? Defina cada término en su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

§-,

Revisión del capítulo 52

REVISION DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 52-1

Los procesos biológicos dinámicos influyen en la densidad poblacional, la dispersión y la demografía

- Densidad y dispersión (pp. 1137-1139). La densidad de población, o sea, la cantidad de individuos por unidad de superficie o volumen, depende de la interacción entre los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración. Los factores ambientales y sociales influyen sobre el espaciamiento de los individuos en patrones de dispersión agrupada, uniforme o al azar.
- Demografía (pp. 1139-1141) Las poblaciones aumentan gracias a los nacimientos y la inmigración, y disminuyen a través de las muertes y de la emigración. Las tablas de vida, las curvas de supervivencia y las tablas de reproducción resumen las tendencias demográficas específicas.



Los rasgos que caracterizan la historia de vida son producto de la selección natural

- Los rasgos de la historia de vida son resultados evolutivos que se reflejan en el desarrollo, la fisiología y la conducta de un organismo (p. 1141).
- Diversidad de historias de vida (pp. 1141-1142). Los organismos que practican la semelparidad se reproducen una sola vez y mueren. En cambio, los que desarrollan la iteroparidad se reproducen muchas veces.
- "Compensaciones" e historias de vida (pp. 1142-1143). Los rasgos de las historias de vida, como, por ejemplo, el tamaño de la camada, la edad en la que el individuo alcanza la madurez y el cuidado paterno, representan una compensación o un equilibrio entre demandas conflictivas para obtener tiempo, energía y nutrientes limitados.

Concepto 52-3

El modelo exponencial describe el crecimiento de la población en un ambiente ideal e ilimitado

- ➤ Tasa de incremento per cápita (pp. 1143-1144). Si se ignoran la inmigración y la emigración, la velocidad de crecimiento de una población (tasa de incremento per cápita) es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad.
- **Crecimiento exponencial (pp. 1144-1145).** La ecuación de crecimiento exponencial $dN/dt = r_{max}N$ representa el crecimiento potencial de una población en un ambiente ilimitado, donde r_{max} es la tasa de incremento intrínseca (per cápita) máxima y N es la cantidad de individuos en la población. Este modelo predice que cuanto más grande es una población, más rápido crece. La ilustración del tamaño de la población en función del tiempo en este tipo de población determina una curva en forma de J.

Concepto 52-4

El modelo de crecimiento logístico abarca el concepto de capacidad de carga

▶ El crecimiento exponencial no puede mantenerse durante mucho tiempo en una población. Un modelo más realista limita el crecimiento con la incorporación de la capacidad de carga (K), que es el

tamaño máximo de población que puede tolerar un ambiente (p. 1145).

- Modelo de crecimiento logístico (pp. 1145-1146). De acuerdo con la ecuación logística $dN/dt = r_{max}N(K-N)/K$, los niveles de cre-
- cimiento disminuyen a medida que la población se aproxima a su capacidad de carga.
- Modelo logístico y poblaciones reales (p. 1146). El modelo logístico se aplica a pocas poblaciones reales, pero es útil para calcular el crecimiento.
- ▶ Modelo logístico e historias de vida (p. 1147). Dos patrones hipotéticos y controvertidos de historias de vida son la selección *K* o dependiente de la densidad y la selección *r* o independiente de la densidad

Concepto 52-5

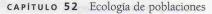
Las poblaciones se regulan por una interacción compleja de influencias bióticas y abióticas

- ▶ Cambio y densidad de la población (p. 1148). En las poblaciones dependientes de la densidad, las tasas de mortalidad aumentan y las tasas de natalidad disminuyen cuando se incrementa la densidad. En las poblaciones independientes de la densidad, las tasas de natalidad y mortalidad no se modifican cuando aumenta la densidad.
- Regulación de la población dependiente de la densidad (pp. 1148-1150). Los cambios en las tasas de natalidad y mortalidad dependientes de la densidad limitan el aumento de la población por retroalimentación negativa y, en definitiva, pueden estabilizar una población cerca de su capacidad de carga. Los factores limitantes dependientes de la densidad abarcan la competencia intraespecífica por alimentos o espacio limitado, el aumento de la depredación, las enfermedades, las tensiones producidas por la superpoblación y los desechos.
- Dinámica poblacional (pp. 1150-1151). Como las condiciones ambientales cambiantes a menudo alteran las poblaciones, éstas exhiben ciertas fluctuaciones en su tamaño. Las metapoblaciones son grupos de poblaciones conectadas por la inmigración y la emigración.
- Ciclos poblacionales (pp. 1151-1152). Muchas poblaciones sufren ciclos regulares de expansiones y reducciones que reciben influencias de interacciones complejas entre los factores bióticos y los abióticos.

Concepto 5

El crecimiento de la población humana se ha enlentecido después de siglos de incremento exponencial

- Población humana mundial (pp. 1152-1155). Desde alrededor de 1650, la población humana creció en forma exponencial, pero durante los últimos 40 años, la velocidad de crecimiento disminuyó casi un 50%. Las diferencias en la distribución etaria demuestran que si bien algunas naciones crecen con rapidez, otras son estables o disminuyen de tamaño. Se observan diferencias notables en las tasas de mortalidad infantil y la expectativa de vida al nacer entre los países desarrollados y los países en vías de desarrollo.
- ➤ Capacidad de carga global (pp. 1155-1156). La capacidad de carga de los seres humanos en la Tierra es incierta. La huella ecológica, que es la superficie total de tierra y agua necesaria para mantener a las personas de una nación, refleja lo cerca que estamos de alcanzar la capacidad de carga del planeta. Con más de 6 mil millones de personas, el mundo ya sufre deficiencias ecológicas.



Autoevaluación

- 1. La observación de que los miembros de una población están distribuidos uniformemente sugiere que:
 - a. El tamaño del área ocupada por las poblaciones aumenta.
 - b. Los recursos están distribuidos en forma desigual.
 - c. Los miembros de la población compiten por el acceso a un recurso.
 - d. Los miembros de la población no se sienten atraídos ni excluidos por los demás.
 - e. La densidad de población es baja.
- 2. Los ecólogos demógrafos evalúan el destino de las cohortes de la misma edad para:
 - a. Determinar la capacidad de carga de una población.
 - b. Determinar si una población depende de procesos dependientes
 - c. Determinar la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad de cada grupo en una población.
 - d. Determinar los factores que regulan el tamaño de la población.
 - e. Determinar si el crecimiento de una población es cíclico.
- 3. En una población que aumenta de tamaño de acuerdo con el modelo de crecimiento logístico:
 - a. La cantidad de individuos que se agrega por unidad de tiempo es mayor cuando el valor de N se aproxima a cero (la ecuación fundamental es $dN/dt = r_{max}N(K - N/K)$.
 - b. La velocidad de crecimiento per cápita (r) aumenta cuando N se
 - c. El crecimiento de la población es igual a cero cuando N es igual a K.
 - d. La población crece en forma exponencial cuando el valor de K es bajo.
 - e. La tasa de natalidad (b) se aproxima a cero cuando N se aproxima a K.
- 4. La capacidad de carga de una población:
 - a. Puede calcularse con precisión con el modelo de crecimiento
 - b. Suele permanecer constante con el paso del tiempo.
 - c. Aumenta cuando la velocidad de crecimiento per cápita (r) dis-
 - d. Puede cambiar cuando se modifican las condiciones ambientales.
 - e. Nunca puede superarse.
- 5. ¿Qué par de términos describe con mayor precisión los rasgos de historia de vida de una población estable de lobos?
 - a. Semelparidad; selección r. d. Iteroparidad; selección K.

 - b. Semelparidad; selección K. e. Iteroparidad; selección N.
 - c. Iteroparidad; selección r.
- 6. La tasa de mortalidad infantil es en los países en vías de desarrollo que en los países desarrollados (véase fig. 52-26).
 - a. Igual.
- d. Tres veces mayor.
- b. Dos veces mayor.
- e. Más de seis veces mayor.
- c. Un poco menor.
- 7. El estudio científico de los ciclos de población de la liebre americana (Lepus americanus) y su depredador, el lince, reveló que:
 - a. La población de presas sólo se controla por el depredador.
 - b. Las liebres y los linces son tan dependientes entre sí que una especie no puede sobrevivir sin la otra.

- c. La hipótesis más evidente y posible acerca de la causa de los ciclos de población no es necesariamente la correcta.
- d. Tanto las poblaciones de liebres como de linces se regulan sobre todo por los factores abióticos.
- e. La población de liebres es r seleccionada y la población de linces es K seleccionada.
- 8. El tamaño actual de la población humana se aproxima a:
 - a. 2 mil millones. d. 6 mil millones.
- - b. 3 mil millones.
- e. 10 mil millones.
- c. 4 mil millones.
- 9. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones acerca de la población humana en los países desarrollados es INCORRECTA?
 - a. El tamaño promedio de la familia es relativamente pequeño.
 - b. La población experimentó una transición demográfica.
 - c. La historia de vida es r seleccionada.
 - d. La curva de supervivencia es de tipo I.
 - e. La distribución etaria es relativamente uniforme.
- 10. Un estudio reciente de las huellas ecológicas (descrito en el texto) llegó a la conclusión de que:
 - a. La capacidad de carga de los seres humanos en la Tierra es de alrededor de 10 mil millones.
 - b. La capacidad de carga de la Tierra aumentaría si se incrementa el consumo de carne per cápita.
 - c. La demanda actual de recursos en los países industrializados es mucho menor que la huella ecológica de esos países.
 - d. La huella ecológica de los Estados Unidos es mayor que la capacidad ecológica de su territorio.
 - e. No es posible que los avances tecnológicos aumenten la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Redacte un párrafo para comparar las condiciones que favorecen la evolución de la reproducción por semelparidad (una vez) con la iteroparidad (repetida).

Problemas científicos

Se evalúa la hipótesis de que la densidad poblacional de una especie de planta específica influye sobre la velocidad con que un hongo patógeno infecta a la planta. Como el hongo produce cicatrices visibles en las hojas, se puede determinar con facilidad si la planta está infectada. Diseñe un experimento para comprobar su hipótesis y abarque los tratamientos experimentales y los grupos control, los datos obtenidos y los resultados esperados si la hipótesis es correcta.

Ciencia, tecnología y sociedad

Muchas personas consideran que el crecimiento rápido de la población de los países en vías de desarrollo es nuestro problema ambiental más grave. Otros individuos creen que, en realidad, el crecimiento de la población en los países desarrollados, aunque menor, produce una amenaza ambiental más importante. ¿Qué problemas surgen del crecimiento de la población en, (a) los países en vías de desarrollo y, (b) el mundo industrializado? ¿Cuál de las amenazas parece ser más importante y por qué?

Ecología de la comunidad



▲ Fig. 53-1. Comunidad de una sabana en el Parque Nacional Chobe, Botswana

Conceptos clave

- **53-1** Algunas interacciones de una comunidad son la competencia, la depredación, el herbivorismo, la simbiosis y la enfermedad
- **53-2** Las especies dominantes y las especies clave ejercen fuertes controles sobre la estructura de la comunidad
- **53-3** Las perturbaciones influyen en la diversidad y en la composición de las especies
- **53-4** Los factores biogeográficos afectan a la biodiversidad de la comunidad
- 53-5 Los enfoques contrapuestos de la estructura de la comunidad son objeto de un debate continuo

Panorama general

¿Qué es una comunidad?

uando caminamos por un campo o un bosque, o cuando paseamos por un parque, tenemos la oportunidad de observar algunas de las interacciones entre las especies presentes. Podemos ver que los pájaros utilizan los árboles para hacer sus nidos, que las abejas polinizan a las flores, que las arañas atrapan insectos en sus telas, que los helechos crecen bajo la sombra que dan los árboles. Ésta es sólo una pequeña muestra de las interacciones entre las especies que existen en todo escenario ecológico. Además de los factores físicos y químicos, que se tratan en el capítulo 50, el medio ambiente de un organismo incluye factores bióticos: otros individuos de la misma especie y de otras especies. Esta congregación de poblaciones de diversas especies que viven cerca unas de otras, lo que les permite interactuar, se denomina **comunidad** biológica.

Los ecólogos definen los límites de una comunidad, en particular, para que se adapten a sus investigaciones. Pueden estudiar, por ejemplo, la comunidad de los descomponedores y otros organismos que viven en un tronco en descomposición, la comunidad béntica del Lago Superior, o la comunidad de árboles y arbustos del Parque Nacional Shenandoah. En la **figura 53-1** se muestra la comunidad de una sabana en el sur de África. Los distintos animales, el césped y árboles que rodean la charca son miembros de la comunidad.

En este capítulo examinaremos los factores más significativos de la estructura de una comunidad: los que determinan el número de especies, cuáles son las especies, que se encuentran, y la abundancia relativa de cada una de las especies. Comenzaremos con un factor fundamental que influye en la estructura de la comunidad: las interacciones entre los organismos de la comunidad.

Concepto 53-1

Algunas interacciones de una comunidad son la competencia, la depredación, el herbivorismo, la simbiosis y la enfermedad

Algunas de las relaciones clave en la vida de un organismo son sus interacciones con otras especies de la comunidad. Los ecólogos se refieren a estas relaciones como **interacciones interespecíficas**. Comenzaremos con la situación más sencilla: las interacciones entre poblaciones de dos especies.

Entre las interacciones que pueden existir entre distintas especies se encuentra la competencia, la predación, el herbivorismo, la simbiosis (parasitismo, mutualismo y comensalismo) y la enfermedad. Utilizaremos aquí los símbolos + y – para indicar el modo en que cada interacción interespecífica afecta a la supervivencia y a la reproducción de las dos especies que participan en ésta interacción. Por ejemplo, en el mutualismo, la supervivencia y la reproducción de cada especie aumenta en presencia de la otra; por lo tanto, es una interacción +/+. La predación es un ejemplo de interacción +/-, que tiene un efecto positivo sobre la supervivencia y la reproducción de la población predadora y un efecto negativo

en la población presa. En los casos en que una población no se afecta por la interacción, lo indicamos con 0.

Históricamente, la mayor parte de la investigación ecológica se ha centrado en las interacciones que tienen algún efecto negativo sobre alguna de las especies, como la competencia y la predación. Sin embargo, las interacciones positivas son ubicuas, y se está estudiando su contribución a la estructura de la comunidad.

Competencia

La competencia interespecífica se produce cuando las especies compiten por un recurso que escasea. Por ejemplo, las malezas de un jardín compiten con las plantas por los nutrientes del suelo y el agua. Los saltamontes y los bisontes de las Grandes Planicies compiten por el césped del que ambos se alimentan. Los linces y los zorros de los bosques del norte de Alaska y Canadá compiten por presas como la liebre americana. Existen algunos recursos, como el oxígeno, que no escasean; aunque casi todas las especies lo utilizan, no compiten por él. Cuando dos especies *compiten* por un recurso, el resultado es perjudicial para una de ellas o ambas (—/—). Una fuerte competencia puede llevar a la eliminación local de una de las dos especies competidoras, en un proceso llamado exclusión competitiva.

El principio de exclusión competitiva

En 1934, el ecólogo ruso G. F. Gause estudió los efectos de la competencia interespecífica en experimentos de laboratorio con dos especies de protistas muy relacionadas, *Paramecium aurelia* y *Paramecium caudatum*. Cultivó estos protistas en condiciones estables, agregándoles una cantidad de alimento constante al día. Al cultivar las especies en medios separados, las dos poblaciones

crecieron rápidamente hasta alcanzar la capacidad de cultivo. Pero, al cultivar las dos especies juntas, *P. caudatum* se extinguió en el cultivo. Gause dedujo que *P. aurelia* tenía una ventaja competitiva sobre la obtención del alimento, y llegó a la conclusión de que dos especies que compiten por un mismo recurso limitante no pueden coexistir en un mismo sitio. Una de las especies utilizará los recursos en forma más eficiente y se reproducirá más rápido que la otra. Incluso una leve ventaja reproductiva llevará por último a la eliminación local del competidor inferior. El concepto de Gause en ecología se conoce como *el principio de exclusión competitiva*.

Nichos ecológicos

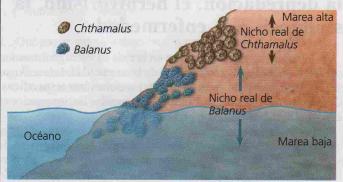
El total de los recursos bióticos y abióticos utilizados por una especie en su medio ambiente se conoce como nicho ecológico de la especie. Una manera de comprender este concepto es por medio de la analogía del ecólogo Eugene Odum: Si el hábitat de un organismo es su "domicilio", el nicho del organismo es su "profesión". Dicho de otra manera, el nicho ecológico de un organismo es su papel ecológico, el modo en que "encaja" en el ecosistema. Por ejemplo, el nicho de una lagartija arbórea tropical consiste, entre otros componentes, en el intervalo de temperaturas que tolera, el tamaño de las ramas por las que trepa, el momento del día en que está activa, y el tamaño y el tipo de insectos que come.

Podemos utilizar el concepto de nicho para redefinir el principio de exclusión competitiva: dos especies no pueden coexistir en una comunidad si sus nichos son idénticos. Sin embargo, especies ecológicamente similares *pueden* coexistir en una comunidad si existe una o más diferencias significativas en sus nichos (fig. 53-2). Debido a la competencia, el *nicho fundamental* de una especie, que es el nicho que potencialmente ocupa la espe-

producersidad de la comunidad

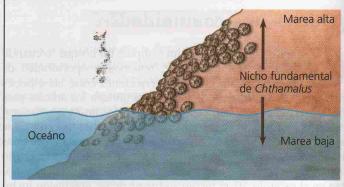
Figura 53-2
Investigación ¿Es posible que el nicho de una especie se vea influenciado por la competencia interespecífica?

EXPERIMENTO El ecólogo Joseph Connell estudió dos especies de percebes —Balanus balanoides y Chthamalus stellatus— que tienen una distribución estratificada sobre las rocas a lo largo de la costa de Escocia.



En la naturaleza, *Balanus* no sobrevive en la parte alta de las rocas porque no es capaz de resistir la desecación durante la marea baja. Por lo tanto, su nicho real es similar a su nicho fundamental. En cambio, *Chthamalus* generalmente se concentra sobre el estrato superior de las rocas. Para determinar el nicho fundamental de *Chthamalus*, Connel eliminó a *Balanus* del estrato inferior.

Al eliminar a *Balanus* del estrato inferior, la población de *Chthamalus* se extendió a esa zona.



CONCLUSIÓN La diseminación de Chthamalus al eliminar a Balanus indica que la competencia excluyente hace que el nicho real de Chthamalus sea mucho más pequeño que su nicho fundamental.

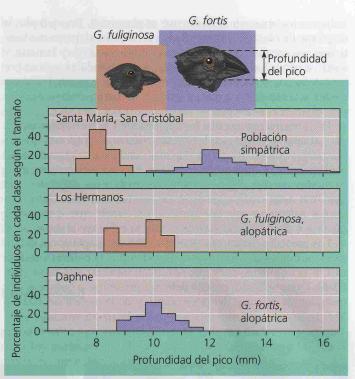
cie, puede ser diferente del nicho real, el nicho que ocupa la especie en un determinado ambiente.

Partición de recursos

Cuando la competencia entre especies que tienen nichos idénticos no provoca la extinción local de una de ellas, por lo general, esto se debe a que el nicho de una de las especies se ha modificado. En otras palabras, la evolución por selección natural puede conseguir que una de las especies utilice otro grupo de recursos. La diferenciación de nichos que permite que especies similares puedan coexistir en una comunidad se denomina partición de recursos (fig. 53-3). Podemos considerar la partición de recursos en una comunidad como "el espectro de la competencia en el pasado", una evidencia indirecta de la competencia interespecífica antigua que se resolvió mediante la evolución de una diferenciación de nichos.

Desplazamiento de caracteres

Una línea de evidencia indirecta de los efectos de la competencia proviene de la comparación entre especies muy relacionadas, cuyas poblaciones pueden ser alopátricas (separadas geográficamente; véase capítulo 24) o simpátricas (superpuestas geográficamente). En algunos casos, las poblaciones alopátricas de estas especies son morfológicamente semejantes y utilizan recursos similares. Las poblaciones simpátricas, en cambio, que se supone que compiten por los recursos, tienen estructuras corporales diferentes y utilizan distintos recursos. El **desplazamiento de caracteres** es la tendencia a que haya características más divergentes en poblaciones simpátricas de dos especies que en poblaciones alopátricas de las mismas dos especies. Un ejemplo de desplazamiento de caracteres es la variación del tamaño entre las poblaciones de



▲ Fig. 53-4. Desplazamiento de caracteres, prueba indirecta de la competencia en el pasado. Las poblaciones alopátricas de *Geospiza fuliginosa* y de *Geospiza fortis*, en la isla de Los Hermanos y en la isla Daphne, tienen picos similares (ambos gráficos inferiores) y es posible que coman semillas de tamaños similares. Sin embargo, en los lugares donde las dos especies son simpátricas, en Santa María y en San Cristóbal, *G. fuliginosa* tiene un pico más pequeño y plano y *G. fortis*, un pico más grande y profundo (gráfico superior). Estas adaptaciones favorecen la alimentación con semillas de distintos tamaños.

A. insolitus por lo general se posa en ramas sombreadas. A. ricordii A. distichus insolitus se posa en los postes A. aliniger christophe de las cercas A. distichus y otras superficies soleadas A. etheridgei Fig. 53-3. Partición de recursos entre los lagartos de la República Dominicana. Siete especies de lagartos Anolis viven en estrecha proximidad, y todos se alimentan de insectos y de otros artrópodos pequeños. Sin embargo, la competencia por el alimento es escasa, porque cada especie de lagarto vive en distintas zonas, y ocupan un nicho distinto.

los pinzones de las Galápagos Geospiza fuliginosa y Geospiza fortis (fig. 53-4).

Depredación

La depredación se refiere a la interacción +/- entre especies, en la cual una especie, el depredador, mata y devora a la otra, la presa. El término depredación se asocia con imágenes como un león que ataca y devora a un antílope, pero, en realidad, se aplica a una gran diversidad de interacciones en las que siempre el depredador mata a la presa. Por ejemplo, los gorgojos que se comen las semillas de algunas plantas, y las matan, son depredadores de semillas. Comer y evitar ser comido son prerrequisitos para el éxito reproductivo; por lo tanto, las adaptaciones de los depredadores y de las presas tienden a ser cada vez más refinadas por medio de la selección natural.

Muchas e importantes adaptaciones alimenticias de los depredadores son obvias y familiares. La mayoría de los depredadores tienen sentidos agudos que les permiten localizar e identificar presas potenciales. Además, muchos depredadores poseen adaptaciones, como garras, dientes, colmillos, aguijones o veneno que les ayudan a atrapar y

reducir a los organismos de los que se alimentan. Por ejemplo, la serpiente de cascabel y otras víboras localizan a su presa mediante órganos sensibles al calor ubicados entre cada ojo y la nariz, y matan a pequeños pájaros y mamíferos inyectándoles toxinas por medio de sus colmillos. Los depredadores que persiguen a sus presas son rápidos y ágiles, y los que preparan emboscadas, se camuflan en el ambiente.

De la misma manera que los depredadores poseen adaptaciones para atrapar a sus presas, las presas poseen adaptaciones que les permiten evitar ser atrapadas. Algunas conductas defensivas son el ocultamiento, la huida y la autodefensa. La autodefensa activa no es frecuente, aunque algunos mamíferos herbívoros defienden con gran brío a sus crías de los depredadores como el león. Otras conductas defensivas son las llamadas de alarma que convocan a muchos individuos de la especie presa y se enfrentan al depredador.

Los animales tienen una gran variedad de adaptaciones defensivas morfológicas y fisiológicas. Por ejemplo, la **coloración críptica**, o el camuflaje, hace que sea difícil localizar a la presa **(fig. 53-5)**. Otros animales poseen defensas mecánicas o químicas. Por ejemplo, las defensas del puercoespín y de la mofeta desalientan

a la mayoría de los depredadores. Algunos animales, como la rana flecha venenosa de Costa Rica, pueden sintetizar toxinas, mientras que otros adquieren en forma pasiva una defensa química por acumulación de toxinas de las plantas que comen. Los animales con defensas químicas eficaces presentan a menudo una coloración brillante que sirve de advertencia, o coloración aposemática, como en el caso de la rana flecha venenosa (fig. 53-6). La coloración aposemática parece ser una adaptación; hay evidencias de que los depredadores son más cuidadosos con posibles presas que tienen patrones de colores brillantes (véase cap. 1).

Algunas veces, una especie presa puede protegerse imitando la apariencia de otra especie. En el mimetismo batesiano, una especie comestible o inofensiva toma el aspecto de otra especie que no es comestible o que es peligrosa para los depredadores. Por ejemplo, la larva de *Manduca sexta* hincha su cabeza y su tórax cuando se siente amenazada y se asemeja a la cabeza de una pequeña serpiente venenosa (fig. 53-7). En este caso el mimetismo además incluye el comportamiento; mueve su cabeza hacia adelante y atrás y silba como una serpiente. En el mimetismo mulleriano, dos o más especies no comestibles, como la avispa

cuco y la avispa "chaqueta amarilla" (Cespula germanica), se asemejan entre si (fig. 53-8). Al parecer, cada especie tiene una ventaja adicional porque cuanto mayor sea el número de presas no apetitosas, más rápida e intensamente se adaptarán los depredadores, y evitarán a las presas que tengan esa apariencia concreta. El mimetismo actúa, entonces, como un tipo de coloración aposemática. En un caso de evolución convergente, los animales no apetitosos de distintos taxones tienen patrones similares de coloración: las franjas de color negro y amarillo o rojo caracterizan a animales no apetitosos tan diversos como las véspulas y las serpientes de coral (véase fig. 1-27).

Los depredadores también utilizan el mimetismo de diversas maneras. Por ejemplo, en algunas tortugas lagarto, la lengua se asemeja a un gusano en movi-

miento, que sirve como carnada para pequeños peces. Cuando el pez trata de comerse el "anzuelo", la tortuga cierra sus mandíbulas y lo devora con rapidez.



▲ Fig. 53-5. Coloración críptica: rana hyla arenicolor.



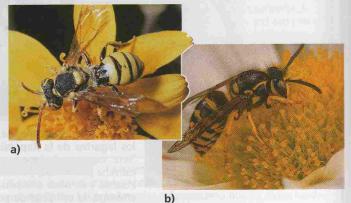
▲ Fig. 53-6. Coloración aposemática: rana flecha venenosa.



(b) Culebra verde (Leptophis ahaetulla)

(a) Larva de Manduca sexta

▲ Fig. 53-7. Mimetismo batesiano: una especie inofensiva imita a una especie peligrosa.



▲ Fig. 53-8. Mimetismo mülleriano: dos especies no apetitosas se mimetizan entre sí.

Herbivorismo

Los ecólogos utilizan el término **herbivorismo** para referirse a la interacción +/— en la que un animal herbívoro se alimenta de partes de una planta o de un alga. Los herbívoros más conocidos son los grandes mamíferos, como el ganado vacuno, las ovejas y el búfalo de agua, pero la mayoría de los herbívoros son invertebrados pequeños, como los saltamontes y los escarabajos. En el océano, los herbívoros son los caracoles, los erizos de mar y algunos peces tropicales, como el pez cirujano (*Acanthurus xanthopterus*). Al igual que los predadores, los herbívoros poseen adaptaciones especializadas.

Debido a la gran diversidad química de las plantas, una de las ventajas de los herbívoros es la capacidad de distinguir entre plantas tóxicas y no tóxicas y entre plantas más nutritivas o menos nutritivas. Muchos insectos herbívoros poseen sensores químicos en sus pies que reconocen a las plantas alimenticias adecuadas. Algunos mamíferos herbívoros, como las cabras, utilizan su sentido del olfato para examinar a las plantas antes de comerlas. En algunos casos ingieren sólo una parte específica de la planta, como las flores. Muchos herbívoros también tienen dientes especializados o sistemas digestivos adaptados para procesar la vegetación (véase cap. 41).

A diferencia de las presas animales, las plantas no pueden escapar para evitar ser comidas. El principal arsenal que poseen las plantas contra los animales herbívoros son las toxinas químicas, a menudo, combinadas con espinas. Entre los compuestos que las plantas utilizan como armas químicas se encuentran la estricnina, un veneno producido por *Strychnos toxifera*, una enredadera tropical; la nicotina, producida por la planta del tabaco; y los taninos, producidos por una variedad de especies vegetales. Algunos compuestos que no son tóxicos para el ser humano, pero pueden ser desagradables para muchos herbívoros, son los responsables de sabores familiares, como la canela, el clavo de olor y la menta. Determinadas plantas producen sustancias químicas que producen un desarrollo anormal en algunos insectos que las ingieren.

Parasitismo

El parasitismo es una relación simbiótica +/- en la que un organismo, el parásito, obtiene su nutrición de otro organismo, el huésped, que se ve perjudicado en este proceso (este texto adopta la definición más generalizada de simbiosis como una interacción en la que dos organismos de distintas especies viven juntos en contacto directo, e incluye al parasitismo, el mutualismo y el comensalismo; sin embargo, algunos biólogos usan el término como sinónimo de mutualismo). Los parásitos que viven dentro del cuerpo de sus huéspedes, como la tenia y el parásito de la malaria, se denominan endoparásitos; los parásitos que viven en la superficie externa de su huésped se denominan ectoparásitos. En un tipo particular de parasitismo, llamado parasitoidismo, los insectos –por lo general, avispas pequeñas– ponen sus huevos sobre o dentro del huésped. Las larvas se alimentan del cuerpo del huésped, que, por último,

Muchos parásitos tienen un ciclo de vida complejo en el que participan varios huéspedes. Por ejemplo, en el ciclo de vida del esquistosoma, que en la actualidad infecta a unos 200 millones de personas en todo el mundo, participan dos huéspedes: el ser humano y el caracol de agua dulce (véase fig. 33-11). Algunos parásitos modifican el comportamiento de sus huéspedes, aumentando su probabilidad de transferencia de un

huésped a otro. Por ejemplo, la presencia de los gusanos parásitos acantocefálicos (gusanos de cabeza espinosa) hace que sus huéspedes crustáceos adopten ciertas conductas atípicas, como la de ubicarse en sitios expuestos en lugar de esconderse. Este cambio de conducta hace que aumente la probabilidad de ser atrapados por las aves predadoras que son el segundo huésped en el ciclo de vida del parásito.

Los parásitos pueden tener un efecto importante en la supervivencia, la reproducción y la densidad de población de sus huéspedes, de forma directa o indirecta. Por ejemplo, las garrapatas que viven como ectoparásitos en los alces, debilitan a sus huéspedes al succionar su sangre y producen la ruptura y pérdida del pelo. Esto hace que el animal sea más propenso a sufrir frío y morir o a ser atrapado por los lobos. Parte del descenso de la población de alces en la isla Royal en Michigan, se ha atribuido a brotes de garrapatas (véase fig. 52-18).

Enfermedad

En función de su efecto sobre el organismo huésped, los **patógenos**, o agentes causantes de enfermedades, son similares a los parásitos (+/-). Los patógenos son bacterias, virus o protistas, pero los hongos y los priones (cuerpos proteicos; véase capítulo 18) también pueden ser patógenos. A diferencia de muchos parásitos, que son organismos pluricelulares más o menos grandes, la mayoría de los patógenos son microscópicos. Además, aunque la mayoría de los parásitos producen enfermedades no letales –por ejemplo, roban nutrientes al huésped– muchos patógenos producen un daño letal.

A pesar de su potencial para limitar las poblaciones, los organismos patógenos han sido analizados en muy pocos estudios ecológicos. Esto está variando, ya que se ha descubierto que hay efectos que demuestran la importancia ecológica de la enfermedad. Uno de estos acontecimientos fue la aparición de una nueva enfermedad, la muerte súbita de los robles, causada por un patógeno protista similar a un hongo, llamado *Phytophthora ramorum*. En el año 2004, la muerte súbita de los robles se había extendido a 650 km del sitio donde fue descubierta en 1994, en el condado de Marin, California. En una década, la enfermedad mató a decenas de miles de árboles de varias especies desde la costa central de California hasta el sur de Oregón, proceso que cambió la estructura de las comunidades de los bosques áfectados.

Las poblaciones arimales también tienden a declinar en presencia de enfermedades epidémicas. Entre 1999 y 2004, el virus West Nile, transmitido por un mosquito, se diseminó desde Nueva York a otros 46 estados, y mató a cientos de miles de aves en los Estados Unidos. Los cuervos son los más susceptibles a esta enfermedad. Mientras tanto, el número de casos humanos en los Estados Unidos aumentó de 62 en 1999 a 9 862 en 2003, produciendo 7 y 264 muertes respectivamente. Estas estadísticas indican sólo una parte de la exposición total, ya que la mayoría de las personas expuestas al virus no presentan síntomas.

Mutualismo

La simbiosis mutualista, o **mutualismo**, es una interacción interespecífica que beneficia a ambas especies (+/+). En la **figura 53-9** se ilustra el mutualismo entre las hormigas y las acacias en América Central y América del Sur. En capítulos



▲ Fig. 53-9. Mutualismo entre acacias y hormigas. Ciertas especies de acacias poseen espinas huecas donde viven hormigas del género *Pseudomyrmex*. Las hormigas se alimentan del azúcar producido por el néctar del árbol y de granulaciones ricas en proteínas (de color anaranjado en la fotografía) ubicadas en los extremos de las hojas. La acacia se beneficia porque estas hormigas atacan todo lo que toca el árbol, eliminan las esporas de los hongos y otros deshechos, y cortan la vegetación que crece cerca de la acacia.



▲ Fig. 53-10. Un posible ejemplo de comensalismo entre la garza y el búfalo de agua.

anteriores hemos descrito muchos ejemplos de mutualismo: la fijación de nitrógeno por las bacterias en los nódulos de la raíz en las legumbres; la digestión de celulosa por los microorganismos en el sistema digestivo de las termitas y de los mamíferos rumiantes; la fotosíntesis de las algas unicelulares en los tejidos de los corales; y el intercambio de nutrientes en las micorrizas, una asociación entre los hongos y las raíces de las plantas.

Las relaciones mutualistas, a veces, implican la evolución de adaptaciones relacionadas en ambas especies, en la que los cambios en una de ellas pueden afectar la supervivencia y la reproducción de la otra. Por ejemplo, la mayoría de las plantas con flores tienen adaptaciones, como el fruto y el néctar, que atraen a los animales que producen la polinización o la dispersión de las semillas. La hipótesis es que la selección natural podría favorecer la evolución de estas adaptaciones porque el consumidor utiliza sustancias orgánicas como el néctar en lugar del polen o las semillas y, así, la planta pierde menos gametos y aumenta su éxito reproductivo relativo. A su vez, muchos animales poseen adaptaciones que les ayudan a encontrar y consumir néctar.

Comensalismo

El comensalismo se define como una interacción entre especies que beneficia a una de ellas, pero que no daña ni ayuda a la otra (+/0). Es difícil documentar las interacciones entre comensales en la naturaleza porque toda asociación entre especies es probable que afecte a ambas, aunque sea levemente. Por ejemplo, las especies "autostopistas", como las algas que crecen sobre el caparazón de las tortugas acuáticas o de los percebes que se adhieren a las ballenas, se consideran a veces comensales. Los autostopistas parecen tener poco efecto sobre sus conductores. Sin embargo, pueden afectar un poco al éxito reproductivo de sus huéspedes porque reducen su posibilidad de movimiento para buscar alimento o escapar de los predadores. Por otro lado, los autostopistas pueden beneficiar a sus huéspedes ayudándoles a camuflarse.

En algunos casos de comensalismo, una especie puede tener acceso a un alimento que es expuesto en forma accidental por el huésped. Por ejemplo, los tordos y las garzas se alimentan de insectos que salen del césped cuando pastan los bisontes, las vacas, los caballos y otros herbívoros (fig. 53-10). Estas aves se benefician de un modo claro de esta asociación, porque cuando siguen a los herbívoros se alimentan con mayor frecuencia. Esta relación, generalmente, no afecta a los herbívoros. Sin embargo, en algunos casos pueden obtener un beneficio; las aves tienen hábitos alimentarios oportunistas y, en ocasiones, se comen a las garrapatas y a otros ectoparásitos de los herbívoros. También pueden alertar a los herbívoros de la presencia de predadores.

Interacciones interespecíficas y adaptación

Antes nos hemos referido al concepto de coevolución, las adaptaciones evolutivas recíprocas de dos especies que interactúan. Un cambio en una de las especies actúa como fuerza de selección sobre la otra especie, cuya adaptación, a su vez, actúa como fuerza selectiva sobre la primera. Para que se produzca esta vinculación de adaptaciones es necesario que el cambio genético de una de las poblaciones interactuantes de las dos especies se correlacione con un cambio genético en la otra población. Un ejemplo de esta desadaptación dual que se podría considerar como coevolución es el reconocimiento gen a gen entre una especie vegetal y una especie patógena no virulenta (véase fig. 39-31). En cambio, la coloración aposemática de varias ranas arborícolas y la correspondiente reacción de aversión de los predadores no se puede considerar un caso de coevolución porque se trata de adaptaciones a múltiples especies en la comunidad y no de cambios genéticos acoplados en dos especies que interactúan.

A menudo, el término *coevolución* se utiliza de manera muy vaga para describir las adaptaciones de ciertos organismos a la presencia de otros organismos de la comunidad. Hay pocas evidencias de coevolución real en la mayoría de los casos de interacciones interespecíficas. No obstante, una de las caracte-

rísticas fundamentales de la vida es la adaptación más generalizada de un organismo a otros organismos de su ambiente. Según los datos de que disponemos, todo indica que la competencia y la predación son los procesos clave que rigen la dinámica de las comunidades. Pero esta conclusión se basa, sobre todo, en la investigación de comunidades de zonas templadas. Existen muy pocos datos acerca de las interacciones interespecíficas en comunidades tropicales. Además, los ecólogos que exploran las influencias del parasitismo, la enfermedad, el mutualismo y el comensalismo, cuestionan la hipótesis según la cual la competencia y la predación controlan la estructura de la comunidad.

Evaluación de conceptos

- 1. Explique cómo la competencia interespecífica, la predación y el mutualismo tienen distintos efectos sobre las poblaciones de las dos especies interactuantes.
- **2.** De acuerdo con el principio de exclusión competitiva, ¿qué ocurre cuando dos especies compiten por un mismo recurso? ¿Por qué?
- 3. ¿La evolución del mimetismo batesiano es un ejemplo de coevolución? Explique su respuesta.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 53-2

Las especies dominantes y las especies clave ejercen fuertes controles sobre la estructura de la comunidad

En general, un pequeño número de especies ejerce un fuerte control sobre la estructura de la comunidad, en particular, sobre la composición, la abundancia relativa y la diversidad de las especies. Antes de examinar los efectos de estas especies influyentes, debemos considerar dos características fundamentales de la estructura de la comunidad: diversidad de especies y relaciones alimentarias.

Diversidad de especies

La diversidad de especies de una comunidad —la variedad de los distintos tipos de organismos que forman la comunidad—tiene dos componentes. Uno es la riqueza de especies, el número total de especies diferentes en la comunidad. El otro es la abundancia relativa de las distintas especies, la proporción de cada especie en el número total de individuos de la comunidad. Por ejemplo, imaginemos las comunidades de dos pequeños bosques, cada una con 100 individuos distribuidos entre cuatro especies de árboles diferentes (A, B, C, y D) de la siguiente manera:

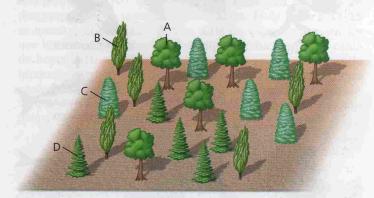
Comunidad 1: 25A, 25B, 25C, 25D Comunidad 2: 80A, 5B, 5C, 10D

La riqueza de especies es la misma en ambas comunidades porque las dos contienen cuatro especies, pero la abundancia relativa es diferente (fig. 53-11). Podemos detectar con facilidad los cuatro tipos diferentes de árboles en la comunidad 1, pero, en el segundo bosque, podríamos ver solo la especie más abundante si no miramos con detenimiento. La mayoría de los observadores describirán de forma intuitiva a la comunidad 1 como la más diversa. En realidad, para un ecólogo, la diversidad de especies de una comunidad depende tanto de la riqueza de especies como de la abundancia relativa.

Es fácil decir cómo se determina el número de especies de una comunidad, pero no es tan fácil hacerlo. Se pueden emplear diversas técnicas de muestreo, pero puesto que la mayoría de las especies de una comunidad son más bien escasas, puede ser dificil obtener una muestra de un tamaño suficiente como para que sea representativo. En particular, es difícil censar de forma precisa a los miembros muy móviles o menos visibles, como los ácaros o los nematodos. Sin embargo, es esencial medir la diversidad de especies, no sólo para comprender la estructura de la comunidad sino para conservar la biodiversidad, como veremos en el capítulo 55.

Estructura trófica

La estructura y dinámica de la comunidad depende en gran medida de las relaciones alimentarias entre los organismos, la



Comunidad 1
A: 25% B: 25% C: 25% D: 25%



Comunidad 2A: 80% B: 5% C: 5% D: 10%

▲ Fig. 53-11. ¿Qué bosque es más diverso? Los ecólogos dirían que la comunidad 1 tiene una mayor diversidad de especies, una medida que incluye tanto la riqueza como la abundancia relativa de especies.

estructura trófica de la comunidad. La transferencia de energía de los alimentos en los distintos niveles tróficos desde las fuentes en las plantas y otros organismos fotosintéticos (productores primarios) a los herbívoros (consumidores primarios) y a los carnívoros (consumidores secundarios y terciarios) y, por último, a los descomponedores, se conoce como cadena alimentaria (fig. 53-12).

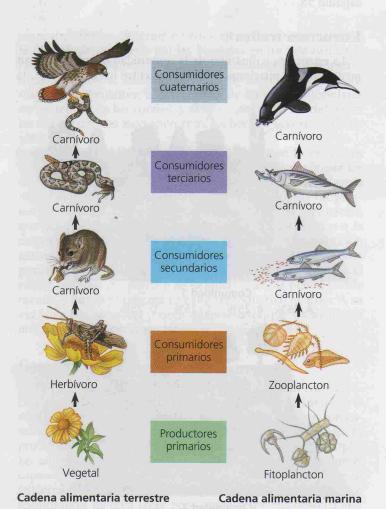
Redes alimentarias

En la década de 1920, el biólogo Charles Elton, de la Universidad de Oxford, reconoció que las cadenas alimentarias no son unidades aisladas, sino que están unidas por redes alimentarias. Un ecólogo puede resumir las relaciones tróficas de una comunidad haciendo un esquema de una red alimentaria con flechas que relacionan a las especies en función de quién come a quién. Por ejemplo, en la figura 53-13 se muestra una red alimentaria simplificada de una comunidad pelágica antártica. Los productores primarios de la comunidad son el fitoplancton, que sirve de alimento para el zooplancton herbívoro, en especial, los eufausidos (krill) y los copépodos, ambos crustáceos. A su vez, estas especies de zoo-

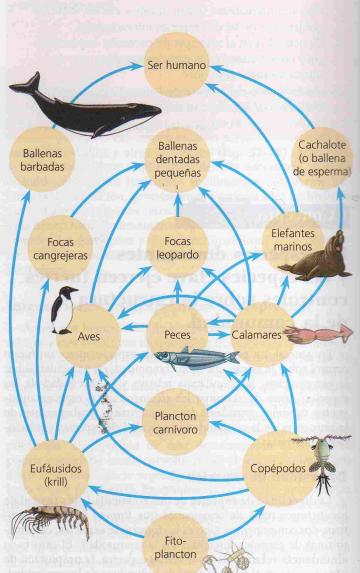
plancton sirven de alimento para diversos carnívoros, entre ellos, los pingüinos, las focas, los peces y las ballenas. El calamar, que es un carnívoro que se alimenta de peces y de zooplancton, es otro importante eslabón en estas redes alimentarias, porque a su vez es alimento de las focas y de la ballena dentada. En la época en que se cazaban ballenas para usarlas como alimento, el ser humano era el último predador de esta cadena alimentaria. La caza indiscriminada de ballenas produjo la disminución de su número. En la actualidad, el hombre caza en niveles tróficos inferiores, capturando krill y peces.

¿Cómo se incluyen las cadenas alimentarias en las redes ali-

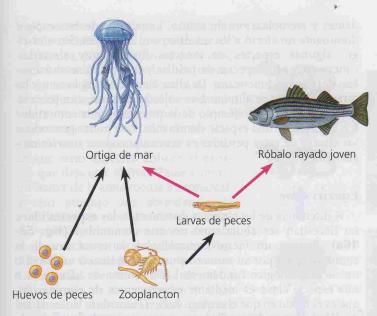
¿Cómo se incluyen las cadenas alimentarias en las redes alimentarias? En primer lugar, una determinada especie puede entrar en la cadena en más de un nivel trófico. Por ejemplo, en la red alimentaria antártica, los eufáusidos se alimentan del fitoplancton y de otros animales herbívoros del zooplancton, como los copépodos. Estos consumidores "no exclusivos" también se encuentran en comunidades terrestres. Por ejemplo, los zorros



▲ Fig. 53-12. Ejemplos de cadenas alimentarias terrestres y marinas. Las flechas indican la energía y los nutrientes que atraviesan los niveles tróficos de una comunidad cuando los organismos se comen unos a otros. Los descomponedores, que se "alimentan" de organismos de todos los niveles tróficos, no se muestran en esta figura.



▲ Fig. 53-13. Red alimentaria marina de la antártida. Las flechas siguen la transferencia de alimento desde los productores (fitoplancton) a través de los distintos niveles tróficos. Para simplificar, en este diagrama se omiten los descomponedores.



▲ Fig. 53-14. Red alimentaria parcial del estuario de la bahía de Chesapeake sobre la costa atlántica de los Estados Unidos. La ortiga de mar (Chrysaora quinquecirrha) y el róbalo rayado joven (Morone saxatilis) son los principales depredadores de larvas de peces (anchoas de la bahía y otras especies). La ortiga de mar es un consumidor terciario (flechas negras) cuando come larvas de peces, que a su vez son consumidores secundarios de zooplancton.

son omnívoros -sus dietas incluyen bayas y otros vegetales-, animales herbívoros, como el ratón, y otros predadores, como las comadrejas. Los seres humanos están entre los omnívoros más versátiles.

Las redes alimentarias pueden ser muy complicadas, pero las podemos simplificar para su estudio de dos maneras. En primer lugar, podemos agrupar a especies con relaciones tróficas similares en una determinada comunidad en grupos funcionales amplios. Por ejemplo, en la figura 53-13, más de 100 especies se agrupan como productores primarios en la red alimentaria. Otra forma de simplificar una red alimentaria para su estudio es aislando una porción de la red que interactúa muy poco con el resto de la comunidad. En la figura 53-14 se ilustra una red alimentaria parcial entre las medusas de mar y un róbalo rayado joven en la bahía de Chesapeake.

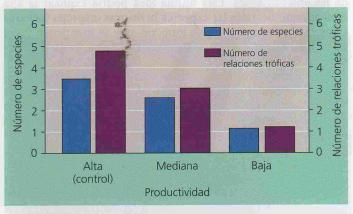
Limitaciones en la longitud de la cadena alimentaria

Cada cadena alimentaria dentro de una red alimentaria tiene sólo unos pocos eslabones. En la red antártica de la figura 53-13, pocas veces hay más de siete eslabones desde el productor hasta cualquier depredador del extremo superior y, en la mayoría de las cadenas, hay incluso menos eslabones. En realidad, la mayoría de las redes alimentarias estudiadas hasta la fecha están formadas por cinco eslabones o menos, como puntualizó por primera vez Charles Elton en la década de

¿Por qué las cadenas alimentarias son relativamente cortas? Hay dos hipótesis principales. Una de ellas, la hipótesis energética, sugiere que la longitud de la cadena alimentaria está limitada por la ineficacia de transferencia de energía a lo largo de la misma. Como veremos en el capítulo 54, solo cerca del 10% de la energía almacenada en la materia orgánica de cada nivel trófico se convierte en sustancia orgánica en el nivel trófico siguiente. Así, un nivel productor formado por 100 kg de material vegetal puede sustentar cerca de 10 kg de biomasa de herbívoros y 1 kg de biomasa de carnívoros. La hipótesis energética predice que las cadenas alimentarias deberían ser relativamente largas en hábitats de alta productividad fotosintética, ya que la cantidad de energía inicial es mayor.

Una segunda hipótesis, la hipótesis de estabilidad dinámica, propone que las cadenas alimentarias largas son menos estables que las cadenas cortas. Las fluctuaciones poblacionales en niveles tróficos inferiores se magnifican en niveles superiores, y pueden producir una extinción local de los depredadores superiores. En un ambiente variable, los depredadores superiores deben ser capaces de recuperarse de los cambios ambientales bruscos (como en los inviernos extremos), que pueden reducir el abastecimiento de alimentos en toda la cadena alimentaria. Cuanto más larga sea la cadena alimentaria, más lenta será la recuperación de los reveses ambientales para los depredadores superiores. Esta hipótesis predice que las cadenas alimentarias deben ser más cortas en los ambientes impredecibles.

La mayoría de los datos de que disponemos apoyan la hipótesis energética. Por ejemplo, los ecólogos utilizan las comunidades de los huecos de los árboles de las selvas tropicales como modelos experimentales para probar la hipótesis energética. En muchos árboles, las pequeñas escaras de las ramas se descomponen y forman pequeños hoyos en el tronco del árbol. Estos hoyos se llenan de agua y son el hábitat de comunidades diminutas formadas por microorganismos descomponedores, por insectos que se alimentan de hojas en descomposición e insectos depredadores. En la figura 53-15 se muestra el resultado de una serie de experimentos en los que los investigadores manipularon la productividad (la caída de hojas hacia adentro del árbol). Como se preveía según la hipótesis energética, los hoyos con la mayor cantidad de hojas en descomposición y, por lo tanto, con mayor cantidad de alimento en el nivel productor, mantuvieron las cadenas alimentarias más largas.



▲ Fig. 53-15. Prueba de la hipótesis energética de la restricción de la longitud de la cadena alimentaria. Los investigadores manipularon la productividad de comunidades de los hoyos de los árboles en Queensland, Australia. Colocaron hojas en descomposición en tres niveles: ingreso alto = índice natural (control) de caída de las hojas; mediano = 1/10 del índice natural; y bajo = 1/100 del índice natural. La disminución del ingreso de energía disminuyó la longitud de la cadena, resultado que coincide con la hipótesis energética.

Otro factor que puede limitar la longitud de la cadena es que los animales tienden a ser más grandes en niveles tróficos sucesivos (a excepción de los parásitos). El tamaño de un animal y su mecanismo de alimentación limita, en cierto modo, la cantidad de alimento que puede ingerir. Y, a excepción de algunos casos, los grandes carnívoros no pueden vivir de alimentos pequeños porque no pueden obtener de ellos suficiente alimento en un determinado tiempo como para suplir sus necesidades metabólicas. Algunas excepciones son las ballenas barbadas, que son animales enormes que se alimentan de partículas en suspensión. Estas ballenas tienen adaptaciones que les permiten consumir enormes cantidades de krill y otros pequeños organismos (véase fig. 41-2).

Especies con un gran impacto

Algunas especies tienen mayor impacto sobre la estructura de comunidades enteras, bien por su abundancia o porque desempeñan un papel fundamental en la dinámica de la comunidad. El impacto de estas especies puede ejercerse por medio de interacciones tróficas o a través de sus influencias sobre el medio ambiente físico.

Especies dominantes

Las especies dominantes son aquellas especies de una comunidad que son más abundantes o que tienen colectivamente más biomasa (masa total de todos los individuos de una población). En consecuencia, las especies dominantes ejercen un control fuerte sobre la presencia y distribución de otras especies. Por ejemplo, la abundancia de arces de azúcar, la especie vegetal dominante en muchas comunidades de los bosques del este de América del Norte, ejerce mayor impacto sobre factores abióticos, como la sombra y el suelo, que, a su vez, determinan el tipo de especies que pueden vivir allí.

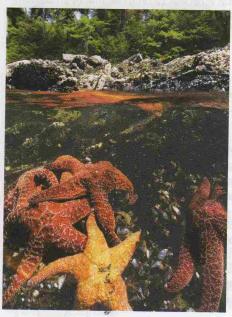
Hay distintas hipótesis para explicar por qué una especie se vuelve dominante en una comunidad. Una hipótesis sugiere que las especies dominantes son más competitivas en la explotación de recursos limitados como lo pueden ser el agua o los nutrientes. Otra explicación es que las especies dominantes son más eficaces para evitar la depredación o las consecuencias de las enfermedades. Esta última idea podría explicar la alta biomasa que alcanzan las **especies invasoras** (especies introducidas casi siempre por el ser humano, que se mantienen fuera de su intervalo nativo) en ambientes en los que no se encuentran sus depredadores y patógenos naturales.

Una forma de descubrir el impacto de las especies dominantes es eliminándolas de la comunidad. Los seres humanos han realizado, en muchos casos, este tipo de experimentos de forma accidental. Por ejemplo, los castaños eran dominantes en los bosques caducos del este de América del Norte antes de 1910, y representaban más del 40% de los árboles del dosel. El ser humano introdujo accidentalmente la plaga del castaño, una enfermedad fúngica que se trasladó a la ciudad de Nueva York, por medio de artículos importados de Asia. Entre 1910 y 1950, este hongo, que ataca solo a los castaños, destruyó a todos los castaños del este de América del Norte. De esta forma fueron eliminados los árboles que eran dominantes en muchos de estos bosques.

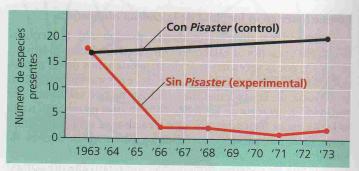
En este caso, la eliminación de la especie dominante tuvo un impacto más bien pequeño sobre el resto de las especies. Otras especies, como el roble, el nogal americano, la haya y el arce rojo, que ya existían en el bosque, se volvieron más abundantes y reemplazaron al castaño. La pérdida de esta especie dominante no afectó a los mamíferos ni a las aves. Sin embargo, algunas especies de insectos fueron muy afectadas. Cincuenta y seis especies de polillas y mariposas se alimentaban del castaño americano. De ellas, siete se extinguieron, y las otras 49 que no se alimentaban sólo del castaño, aún sobreviven. Éste es sólo un ejemplo de la respuesta de la comunidad a la pérdida de una especie dominante. Para poder generalizar los efectos de estas pérdidas es necesario realizar más investigaciones.

Especies clave

A diferencia de las especies dominantes, las **especies clave** no necesitan ser abundantes en una comunidad **(fig. 53-16a)**. Ejercen un fuerte control sobre la estructura de la comunidad no por su número sino porque tienen un papel o un nicho ecológico fundamental. Una forma de identificar a una especie clave es mediante experimentos de eliminación, que es el modo en que el ecólogo Robert Paine de la Universidad de Washington desarrolló por primera vez el concepto de



(a) La estrella de mar Pisaster ochraceous se alimenta con preferencia de mejillones pero consume también otros invertebrados.



- **(b)** Cuando se eliminó *Pisaster* de la zona intermareal, los mejillones tomaron la superficie de la roca y eliminaron a la mayoría de los invertebrados y algas. En una zona control de la que no se eliminó a *Pisaster*, hubo poco cambio en la diversidad de especies.
- ▲ Fig. 53-16. Prueba de la hipótesis del predador clave.

especie clave. La estrella de mar Pisaster ochraceous es un predador de mejillones, como Mytilus californianus, en las comunidades de la zona rocosa intermareal del oeste de Norte América. M. californianus es una especie dominante, un competidor superior por el espacio. Pisaster, predador de Mytilus, contrarresta esta competencia y permite que otras especies utilicen el espacio que deja este último. Paine eliminó a Pisaster de la zona rocosa intermareal, y esto produjo una abundancia de mejillones que monopolizaron el espacio y excluyeron a otros invertebrados y algas de los sitios de adhesión (fig. 53-16b). Cuando estaban presentes las estrellas de mar, había de 15 a 20 especies de invertebrados y algas en la zona intermareal. Pero después de la eliminación experimental de Pisaster, la diversidad de especies disminuyó rápidamente a menos de 5 especies. Pisaster actúa como una especie clave, pues ejerce una influencia sobre toda la comunidad que no se refleja en su abundancia.

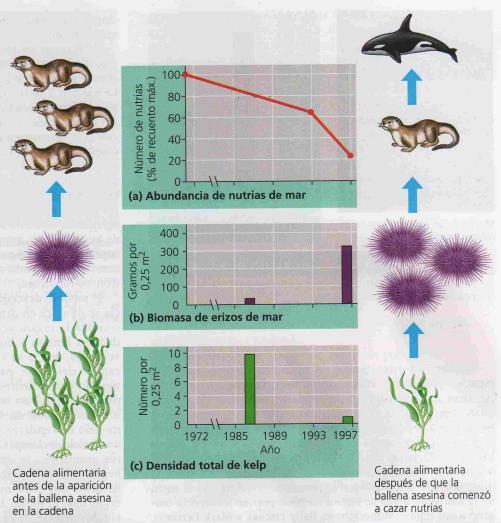
La nutria de mar, Enhydra lutris, un predador clave en el Pacífico Norte, representa otro ejemplo. Las nutrias de mar se alimentan de erizos de mar, y los erizos de mar se alimentan, sobre todo, de kelp. En zonas en donde las nutrias de mar son abundantes, hay pocos erizos de mar y los bosques de kelp están bien desarrollados. En lugares donde no abunda la nutria de mar, los erizos son más comunes y casi no hay algas kelp. En los últimos 20 años, las presas comunes de las ballenas disminuyeron, y las ballenas asesinas comenzaron a cazar nutrias de mar. En consecuencia, las poblaciones de nutrias disminuyeron brus-

camente en grandes áreas de la costa del oeste de Alaska (fig. 53-17), en algunos casos, a un ritmo del 25% por año. La pérdida de esta especie clave permitió que aumentara la población de erizos de mar, lo que llevó a la destrucción de los bosques de kelp.

"Ingenieros" de ecosistemas (especies fundadoras)

Algunos organismos no ejercen su influencia mediante interacciones tróficas, sino causando cambios físicos en el ambiente que afectan a la estructura de la comunidad. Estos organismos pueden alterar el ambiente por medio de su conducta o por su gran biomasa colectiva.

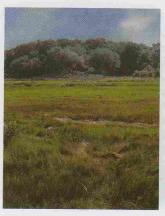
Un ejemplo de una especie que altera de forma drástica su ambiente físico es el castor (fig. 53-18), que por medio de la tala de árboles y la construcción de presas puede transformar el paisaje a gran escala. Las especies que producen estos efectos se denominan "ingenieros" de ecosistemas o, mejor dicho, "especies fundadoras", para evitar la idea de un intento consciente.

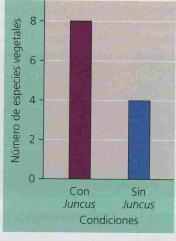


▲ Fig. 53-17. Nutrias de mar como depredadores clave en el Pacífico Norte. Los gráficos correlacionan los cambios en la abundancia de nutrias de mar (a) con cambios en la biomasa de los erizos de mar (b) y cambios en la densidad del kelp (c), en los bosques de kelp de la isla de Adak (parte de la cadena de islas Aleutianas). Las cadenas alimentarias a lo largo de los gráficos indican de forma simbólica la abundancia relativa de especies antes y después de la entrada de la ballena asesina en la cadena.



▲ Fig. 53-18. Los castores como "ingenieros" de ecosistemas en los bosques templados y boreales. Al talar árboles, construir presas y crear estanques, los castores pueden transformar grandes zonas de bosques en tierras inundadas.





Marisma con *Juncus* (primer plano)

▲ Fig. 53-19. Facilitación por el junco negro (Juncus gerardi) en las marismas saladas de Nueva Inglaterra. El junco negro facilita la ocupación de la zona media y superior de la marisma, que aumenta la riqueza de especies de plantas locales.

Al alterar la estructura o las dinámicas del ambiente, las especies fundadoras actúan como facilitadores, con efectos positivos sobre la supervivencia y la reproducción de algunas otras especies de la comunidad. Por ejemplo, al modificar el suelo, el junco negro Juncus gerardi aumenta la riqueza de especies en algunas zonas de las marismas saladas en Nueva Inglaterra. El junco ayuda a evitar la acumulación de sal en el suelo, al proyectar su sombra sobre la superficie del suelo, lo que reduce la evaporación. El junco también evita que el suelo de la marisma salada se vuelva anóxico porque transporta oxígeno a sus tejidos subterráneos. Sally Hacker y Mark Bertness, de la Universidad de Brown, revelaron algunos de los efectos de facilitación del junco mediante experimentos de eliminación (fig. 53-19). Al eliminar a los juncos en una zona experimental en las marismas de Nueva Inglaterra, murieron otras tres especies vegetales. Hacker y Bertness sugirieron que, sin los juncos, la zona intermareal de la parte media superior tendría un 50% menos de especies vegetales.

Control ascendente y descendente

Los modelos simplificados basados en relaciones entre niveles tróficos adyacentes son útiles para explicar el modo en que se organizan las comunidades biológicas. Por ejemplo, consideremos las tres relaciones posibles entre vegetación (*V*) y herbívoros (*H*):

$$V \to H$$
 $V \leftarrow H$ $V \leftrightarrow H$

Las flechas indican que un cambio en la biomasa (masa total) de un nivel trófico produce un cambio en el otro nivel trófico. $V \to H$ significa que un aumento de la vegetación producirá un impacto (aumento) en el número o biomasa de herbívoros, pero no a la inversa. En esta situación, los herbívoros están limitados por la vegetación, pero la vegetación no está limitada por los herbívoros. En cambio, $V \leftarrow H$ significa que un aumento en la biomasa de herbívoros tendrá un impacto sobre la vegetación (disminución), pero no a la inversa. Una flecha doble indica que existe una retroalimentación en ambas direc-

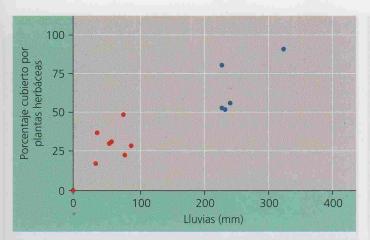
ciones y que cada nivel trófico es sensible a cambios en la biomasa del otro.

En función de las interacciones posibles de nuestro ejemplo, podemos definir dos modelos de organización de la comunidad: el modelo ascendente y el modelo descendente. La relación $V \rightarrow H$ sugiere un modelo ascendente, que postula una influencia unidireccional desde niveles tróficos inferiores a niveles tróficos superiores. En este caso, la presencia o ausencia de nutrientes minerales (N) controla el número de plantas (V), lo que controla el número de herbívoros (H), que, a su vez, controla el número de depredadores (D). El modelo ascendente simplificado es $N \to V \to H \to D$. Para modificar la estructura de una comunidad ascendente es necesario alterar la biomasa de los niveles tróficos inferiores. Por ejemplo, si agregamos nutrientes minerales para estimular el crecimiento de la vegetación, aumentará la biomasa de los niveles tróficos superiores. Si agregamos o eliminamos depredadores de una comunidad ascendente, el efecto no se extenderá a los niveles tróficos inferiores.

El modelo descendente, en cambio, postula que la influencia se produce en dirección opuesta: es la depredación la que controla la organización de la comunidad porque los depredadores limitan a los herbívoros, que a su vez limitan a los vegetales, que, a su vez, limitan los niveles de nutrientes que captan del suelo para su crecimiento y reproducción. El modelo descendente simplificado es $N \leftarrow V \leftarrow H \leftarrow D$ y se denomina también modelo de cascada trófica. Por ejemplo, en una comunidad de un lago con cuatro niveles tróficos, el modelo descendente predice que la eliminación de los carnívoros del nivel superior aumentará la abundancia de carnívoros primarios, lo que provocará una disminución de los herbívoros y un aumento del fitoplancton, que, por último, llevará a una disminución de la concentración de nutrientes minerales. Si en un lago existen sólo tres niveles tróficos, la eliminación de los carnívoros primarios aumentará el número de herbívoros y disminuirá el fitoplancton, lo que producirá un aumento de los niveles de nutrientes. Los efectos de la manipulación repercutirán en la estructura trófica con una serie de efectos +/-.

Existen muchos modelos intermedios entre el modelo ascendente y el descendente. Por eso, todas las interacciones entre niveles tróficos pueden ser recíprocas (\leftrightarrow). O bien, la dirección de la interacción puede alternar con el tiempo. Por ejemplo, en un estudio experimental a largo plazo realizado en una comunidad de un matorral de un desierto en Chile se demostró que los controles de la biomasa de productores primarios varían alternativamente de ascendente a descendente, según la cantidad de lluvias (fig. 53-20). Durante los años de humedad desencadenados por "El Niño", prevalecieron los controles descendentes de los depredadores y herbívoros. En cambio, durante los años de sequía, es más importante el control ascendente que ejerce la humedad al limitar el crecimiento de las plantas. A pesar del descubrimiento de escenarios complejos, como este cambio de dirección del control, los modelos simplificados explicados aquí continúan siendo valiosos como punto de partida para el análisis de comunidades. Veamos un caso de aplicación de estos modelos simples en ecología para contrarrestar problemas complejos de contaminación en lagos.

La contaminación ha degradado el agua dulce de los lagos en muchos países. Dado que muchas comunidades de lagos de agua dulce están estructuradas de acuerdo con el modelo descendente, los ecólogos tienen un medio potencial de mejo-



▲ Fig. 53-20. Relación entre la lluvia y la cubierta de plantas herbáceas en una comunidad de matorrales de un desierto de Chile. La limitación del crecimiento de las plantas por la humedad durante la sequía de los años en los que no se presentó El Niño (puntos rojos) creó un fuerte control ascendente sobre esta comunidad, mientras que la humedad durante los años de El Niño (puntos azules) estimuló el aumento de la abundancia de plantas y animales e indujo un fuerte control descendente.

rar la calidad del agua. Podemos resumir esta estrategia, llamada biomanipulación, en el diagrama siguiente:



En lagos con tres niveles tróficos, por ejemplo, la eliminación de los peces mejoraría la calidad del agua al aumentar el zooplancton y así disminuiría la población de algas. En lagos con cuatro niveles tróficos, el aumento de depredadores en el nivel superior tendría el mismo efecto.

Los ecólogos aplicaron la biomanipulación a gran escala en el lago Vesijärvi en el sur de Finlandia. El lago Vesijärvi es un lago grande y poco profundo de una superficie de 110 km², que estaba muy contaminado con aguas fecales y deshechos industriales hasta 1976. En ese momento, el control ambiental detuvo la contaminación y la calidad del agua del lago comenzó a recuperarse. Pero en 1986, aparecieron brotes masivos de cianobacterias en el lago. Estos brotes coincidieron con una gran densidad de población de gobios, un pez que se había acumulado durante los años de entrada de nutrientes minerales (contaminación). Los gobios se alimentan del zooplancton, que disminuyó, lo que produjo un aumento de cianobacterias y algas, que son el alimento del zooplancton. Para invertir estos cambios, los ecólogos eliminaron 1018 toneladas de peces del lago Vesijärvi entre 1989 y 1993, y redujeron la cantidad de gobios a un 20% de su cantidad anterior. Al mismo tiempo, introdujeron en el lago percas, un pez depredador que se alimenta de gobios. Esto agregó un cuarto nivel trófico al lago, que mantuvo baja la población de gobios (el principal carnívoro del lago). La biomanipulación tuvo éxito en el lago Vesijärvi. El agua se aclaró y el brote de cianobacterias cedió en 1989. El lago se mantuvo claro, aun cuando la eliminación de gobios terminó

Como muestran estos ejemplos, el grado relativo de control ascendente y descendente varía entre las distintas comunidades. Para manejar los paisajes de la agricultura, los parques nacionales, las reservas y la pesca marina, los científicos necesitan comprender la dinámica de cada comunidad en particu-

Evaluación de conceptos



- 1. Describa los dos componentes de la diversidad de especies. Explique cómo es posible que dos comunidades que tienen el mismo número de especies difieran en la diversidad de especies.
- 2. Describa dos hipótesis que expliquen por qué las cadenas alimentarias, por lo general, son cortas, y una predicción clave de cada hipótesis.
- 3. ¿En qué se diferencia el efecto de la especie dominante del efecto de la especie clave en la estructura de la
- 4. ¿En qué difieren los controles descendente y ascendente de la organización de la comunidad?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 2

Las perturbaciones influyen en la diversidad y en la composición de las especies

Hace algunas décadas, la mayoría de los ecólogos apoyaban el enfoque tradicional de que las comunidades biológicas están en un estado de equilibrio más o menos estable, a menos que sean alteradas de manera grave por las actividades humanas. Este enfoque del "equilibrio natural" se basaba en la competencia interespecífica como factor clave que determinaba la composición de la comunidad y mantenía la estabilidad. En este contexto, la estabilidad se refiere a la tendencia de una comunidad a alcanzar y mantener una composición más o menos constante de especies frente a las perturbaciones. Pero, en muchas comunidades, al menos en una escala local, el cambio parece ser más frecuente que la estabilidad. Este énfasis reciente en el cambio ha dado lugar a un modelo de no equilibrio, que describe a las comunidades en constante cambio como consecuencia de una perturbación. Veremos a continuación la influencia de las perturbaciones en la estructura y composición de la

¿Qué es una perturbación?

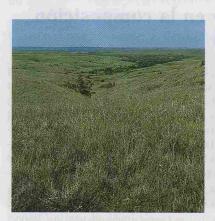
Una perturbación es un acontecimiento, como una tormenta, un incendio, una inundación, una sequía, el sobrepastoreo o la actividad humana, que modifica a la comunidad; elimina de ella organismos y altera la disponibilidad de los recursos. Los tipos de perturbaciones y su frecuencia y gravedad varían de una comunidad a otra. Un alto nivel de perturbación se debe a una intensidad alta y a una frecuencia alta de la perturbación. Un nivel bajo de perturbación se debe a una baja intensidad o a una baja frecuencia de la perturbación. Las tormentas alteran a casi todas las comunidades, incluso a las de las profundidades de los océanos. El fuego es una perturbación importante en la mayoría de las comunidades terrestres; los biomas de las praderas y los chaparrales dependen de incendios regulares (fig. 53-21). En muchos ríos, lagos y estanques es frecuente el congelamiento, y muchos arroyos y estanques se alteran por inundaciones de primavera y sequías estacionales. Reuniendo datos de comunidades específicas durante muchos años, los ecólogos están comenzando a apreciar el impacto de las perturbaciones.

Aunque el término perturbación implica un impacto negativo sobre las comunidades, esto no es siempre así. Por ejemplo, las perturbaciones, frecuentemente, crean oportunidades para especies que antes no ocupaban un hábitat en la comunidad. Las perturbaciones en pequeña escala aumentan la heterogeneidad ambiental, que puede ser una clave para mantener la diversidad de las especies en una comunidad. La hipótesis de perturbación intermedia, apoyada por un intervalo amplio de estudios de comunidades terrestres y acuáticas, sugiere que niveles moderados de perturbaciones pueden crear condiciones que promuevan una mayor diversidad de especies que niveles bajos o altos de perturbaciones. Un nivel alto de perturbación disminuye la diversidad de especies al crear fuerzas ambientales que exceden la tolerancia de muchas especies, que luego son excluidas de la comunidad, o al someter a la comunidad a una frecuencia tan alta de perturbaciones que excluye a especies, de colonización o de crecimiento lentos. En el otro extremo, niveles bajos de perturbación pueden disminuir la diversidad

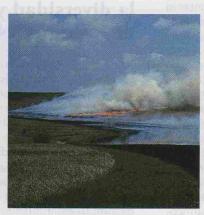
de especies, al permitir que las especies competitivamente dominantes excluyan a las menos competitivas. En cambio, un nivel intermedio de perturbación puede promover una mayor diversidad de especies al habilitar hábitats que pueden ser ocupados por especies menos competitivas sin crear condiciones tan extremas que excedan la tolerancia ambiental o el ritmo de recuperación de miembros potenciales de la comunidad. Las perturbaciones frecuentes a pequeña escala pueden prevenir también perturbaciones a gran escala. Los grandes incendios en el Parque Nacional Yellowstone durante el verano de 1988 son un ejemplo de lo que puede ocurrir en ausencia de perturbaciones menores. Gran parte de este parque estaba dominado por el pino Lodgepole (Pinus contorta), un árbol que necesita el efecto rejuvenecedor de los incendios periódicos. Los conos del pino Lodgepole se mantienen cerrados hasta que son expuestos a un calor intenso. Cuando un incendio forestal destruye a los árboles padres, los conos se abren y liberan sus semillas. La nueva generación de pinos Llogdepole puede crecer gracias a los nutrientes liberados por los árboles quemados y a la luz solar directa que el antiguo bosque bloqueaba.

Durante décadas, la supresión del fuego por el ser humano extinguió pequeños incendios inducidos por los rayos en el Parque Yellowstone. En consecuencia los árboles antiguos continuaron con vida, y no crecieron zonas de árboles jóvenes. En 1988, cerca de un tercio de los árboles de Yellowstone tenían de 250 a 300 años de edad. Los pinos Lodgepole de más de 100 años de edad son más inflamables. Las condiciones de sequía, combinadas con el combustible acumulado en los árboles maduros, produjo un incendio a gran escala que destruyó gran parte del parque. Pero el año siguiente, las zonas quemadas de Yellowstone se cubrieron de nueva vegetación, lo que demuestra que las comunidades pueden responder con mucha rapidez incluso a una perturbación masiva (fig. 53-22).

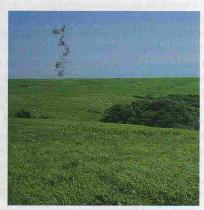
Los estudios de la comunidad del bosque de Yellowstone y muchos otros estudios indican que se trata de comunidades que no están en equilibrio, sino que están cambiando continuamente por acción de perturbaciones naturales y por los procesos internos de crecimiento y reproducción. Según los datos



(a) Antes de un incendio controlado. Una pradera que no se quemó durante varios años tiene una alta proporción de detritus (césped muerto).



(b) Durante el incendio. El detritus sirve como combustible para el fuego.



(c) Luego del incendio. Cerca de un mes después del incendio controlado, casi toda la biomasa de esta pradera está viva.

▲ Fig. 53-21. Efectos a largo plazo de un incendio en una comunidad de una pradera de hierbas altas en Kansas. Los árboles de las fotografías crecían a lo largo de un arroyo y no se quemaron durante el estudio.



(a) Poco tiempo después del incendio. Como muestra esta fotografía tomada luego del incendio, el incendio dejó un paisaje heterogéneo. Nótese los árboles no quemados a la distancia.



(b) Un año después del incendio. Esta fotografía de la misma área general, tomada al año siguiente, indica lo rápido que la comunidad afectada comenzó a recuperarse. Una variedad de plantas herbáceas, distinta de la del bosque anterior, cubre el suelo.

▲ Fig. 53-22. Heterogeneidad y recuperación después de una perturbación a gran escala. El incendio del Parque Nacional Yellowstone en 1988 destruyó grandes áreas de bosques dominados por pinos Lodgepole.

acumulados, en la mayoría de las comunidades, la norma es una cierta cantidad de desequilibrio producido por las perturbaciones.

Perturbación humana

De todos los animales, el ser humano es el que tiene mayor impacto sobre las comunidades en todo el mundo. El desarrollo de la agricultura ha interrumpido lo que una vez fueron las grandes praderas de la llanura de América del Norte. La tala de árboles para el desarrollo urbano, la minería y la agricultura disminuyeron grandes zonas de bosques, formando pequeñas parcelas forestales desconectadas en muchas zonas de los Estados Unidos y también en toda Europa. En una zona de bosque talado comienzan a crecer malezas y matorrales que dominan la región durante varios años. Este tipo de vegetación también se encuentra en campos agrícolas que se dejan de cultivar y en terrenos baldíos y zonas de construcción en los que se hace una limpieza periódica.

No sólo en los Estados Unidos y en Europa el ser humano altera las comunidades, y éste tampoco es un problema reciente. Las selvas tropicales están desapareciendo rápidamente, debido a la tala para obtener leña y para crear tierras de pastoreo. Siglos de sobrepastoreo y de perturbaciones agrícolas han contribuido al hambre que existe en la actualidad en algunas zonas de África, al convertir las praderas estacionales en grandes zonas estériles.

La perturbación humana, por lo general, es grave, y reduce la diversidad de especies en la comunidad. En el capítulo 55 veremos más de cerca el modo en que las perturbaciones de la comunidad producidas por las actividades humanas afectan a la diversidad de la vida.

Sucesión ecológica

Algunas perturbaciones, como los glaciares y las erupciones volcánicas, producen cambios más notorios en la composición

y estructura de la comunidad. En estos casos se desmantela toda la vegetación existente en la zona. El área perturbada puede ser colonizada por múltiples especies, que son sustituidas gradualmente por otras que, a su vez, también son reemplazadas por otras especies; este proceso se denomina sucesión ecológica.

Cuando comienza este proceso en una zona en la que casi no hay vida, donde aún no se ha formado el suelo, como una nueva isla volcánica o sobre los escombros dejados por un glaciar en retroceso, hablamos de sucesión primaria. Las únicas formas de vida presentes al comienzo son procariontes autótrofos. Los primeros organismos macroscópicos fotosintéticos que colonizan estas áreas son los líquenes y los musgos, que crecen a partir de esporas dispersadas por el viento. El suelo se desarrolla gradualmente, a medida que se deterioran las rocas y se va acumulando materia orgánica de los restos en descomposición de los primeros colonizadores. Una vez que se ha formado el suelo, los líquenes y los musgos se cubren de césped, matorrales y árboles que crecen a partir de semillas que llegan de zonas vecinas o traissportadas por animales. Por último, la zona es colonizada por plantas que pasan a ser la forma de vegetación prevalente de la comunidad. La formación de una comunidad como ésta por medio de sucesión primaria, puede durar cientos o miles de años.

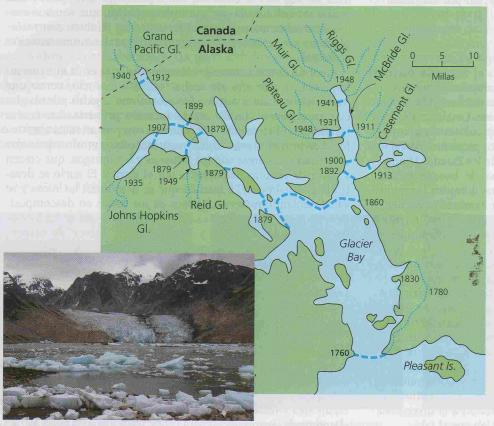
La sucesión secundaria se produce cuando una comunidad ya existente ha sido eliminada por alguna perturbación que deja intacto el suelo, como ocurrió en Yellowstone después de los incendios de 1988 (véase fig. 53-22). A menudo, la zona comienza a recuperar un estado similar al original. Por ejemplo, en un área forestada que ha sido talada para uso agrícola y luego abandonada, las primeras plantas que recolonizan la zona son las especies herbáceas que crecen a partir de semillas traídas por el viento o por animales. Si la zona no sufrió un incendio o un sobrepastoreo, la mayoría de las especies herbáceas serán reemplazadas por matorrales leñosos, y éstos serán reemplazados por bosques de árboles.

Las primeras y las últimas especies en llegar pueden estar vinculadas mediante uno de tres procesos clave. Las especies tempranas pueden facilitar la aparición de especies más tardías, haciendo que el ambiente sea más favorable, por ejemplo, aumentando la fertilidad del suelo. Otra alternativa es que las primeras especies inhiban el establecimiento de las especies más tardías, que logran colonizar el lugar a pesar de las actividades de las primeras especies y no gracias a ellas. La tercera posibilidad es que las primeras especies sean completamente independientes de las últimas, de modo que las toleran, pero no ayudan ni obstaculizan su colonización. Veamos un ejemplo de cómo contribuyen estos distintos procesos a la sucesión primaria.

Durante los últimos 300 años se produjo un retroceso gradual de los glaciares en el Hemisferio Norte. A medida que se retiraron los glaciares, dejaron morrenas. Es posible determinar la edad de estas zonas de morrenas postglaciares a partir de la edad de los nuevos árboles que crecieron en la morrena o, desde hace 80 años, mediante observación directa. Los ecólogos han realizado la investigación más extensa sobre la sucesión de morrenas en la bahía del Glaciar en el sur de Alaska. Desde 1760, los glaciares de esa zona han retrocedido unos 98 km, a una velocidad de casi 400 m por año (fig. 53-23). Las morrenas rocosas forman un ambiente casi puro, pero con condiciones muy severas, que las plantas pueden colonizar.

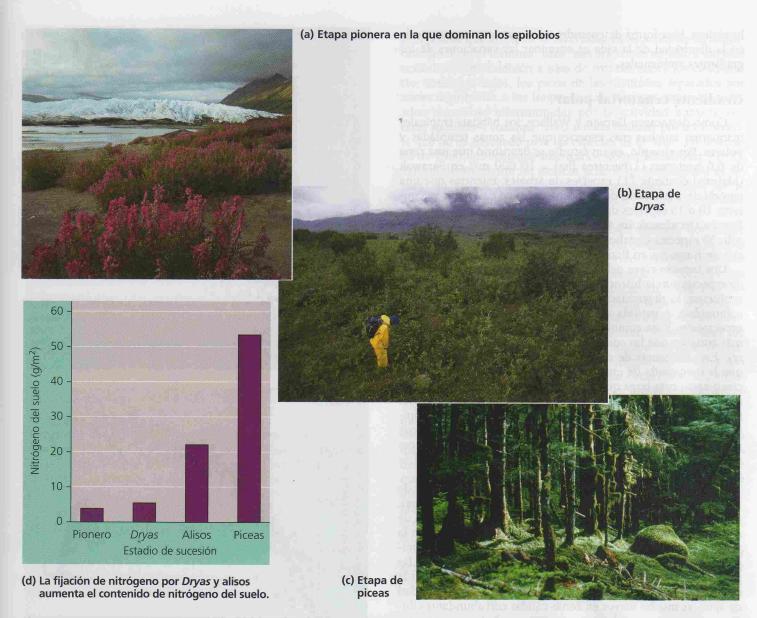
La sucesión en las morrenas de la bahía del Glaciar tienen un patrón predecible de cambio en la vegetación y en las características del suelo. La morrena expuesta se coloniza en primer lugar por especies vegetales pioneras, entre ellas, hepáticas, musgos epilobios y algunas Dryas (un arbusto que forma matas), sauces y álamos de Virginia (fig. 53-24a). Después de cerca de tres décadas, las Dryas dominan la comunidad de plantas (fig. 53-24b). Algunas décadas más tarde, la zona es invadida por alisos (Alnus), que, por último, forman pequeños bosques de hasta 9 m de altura. Estos alisos son cubiertos por árboles de picea sitka (Picea sitchensis) que, después de un siglo, forman un denso bosque (fig. 53-24c). Estos abetos son invadidos por la tsuga occidental (Tsuga heteropluylla) y por la tsuga de montaña (Tsuga mertesiana) y, al cabo de otro siglo, la comunidad es un bosque de piceas y tsugas. Este bosque, sin embargo, resiste sólo sobre pendientes bien drenadas. En zonas de poco drenaje, el suelo de este bosque de piceas y tsugas es invadido por musgos Sphagnum, que retienen grandes cantidades de agua y acidifican el suelo. Los árboles de esta zona mueren porque el suelo se inunda de agua, es deficiente en oxígeno y no puede mantener sus raíces, de modo que la zona se convierte en un pantano de Sphagnum. Así, unos 300 años después de la retirada del glaciar. la vegetación está formada por pantanos de Sphagnum en las zonas planas mal drenadas y por bosques de piceas y tsugas en las zonas de declive bien drenadas.

¿Cómo se relaciona la sucesión en las morrenas del glaciar con los cambios ambientales causados por las transiciones en la vegetación? El suelo desnudo que queda expuesto al retroceder el glaciar es muy básico. tiene un pH de 8,0 a 8,4 debido a la presencia de compuestos de carbono en las rocas madre. El pH del suelo disminuye rápidamente a medida que se establece la vegetación, y la velocidad del cambio depende del tipo de vegetación. El cambio más notable se debe a las piceas: la descomposición de las espinas ácidas de las piceas disminuye el pH del suelo de 7 a cerca de 4. Las concentraciones de nutrientes minerales en el suelo también presentan cambios marcados con el tiempo. Una de las características del suelo desnudo después del retroceso del glaciar es su bajo contenido en nitrógeno. Casi todas las especies pioneras comienzan la sucesión con un crecimiento muy pequeño y con hojas amarillas, debido a la falta de nitrógeno. Las excepciones son las Dryas y los alisos; estas especies tienen bacterias simbióticas que fijan el nitrógeno atmosférico (véase cap. 37). El nitrógeno del suelo aumenta rápidamente durante el estadio de sucesión de los alisos (fig. 53-24d). El bosque de piceas se desarrolla a expensas del capital de nitrógeno acumulado en el suelo por los alisos. Al alterar las propiedades del suelo, las especies de plantas pio-



Glaciar McBride en retroceso

▲ Fig. 53-23. Un glaciar en retroceso en el sudeste de Alaska. Las líneas punteadas indican la recesión del glaciar desde 1760, en función de descripciones históricas. Al retirarse el hielo (recuadro) deja morrenas a lo largo del borde de la bahía, sobre las que se produce la sucesión primaria.



▲ Fig. 53-24. Cambios en la estructura de la comunidad vegetal y en el nitrógeno del suelo durante la sucesión en la bahía del Glaciar, Alaska. La composición de las especies de plantas cambia de un modo drástico durante la sucesión en la bahía del Glaciar.

neras permiten el crecimiento de nuevas especies y éstas, a su vez, alteran el ambiente de diversas maneras, contribuyendo a la sucesión.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Por qué un nivel alto o bajo de perturbación disminuye la diversidad de especies? ¿Por qué un nivel
- de especies? 2. ¿En qué se diferencian la sucesión primaria y la
- secundaria? 3. Durante la sucesión, ¿cómo facilitan las primeras especies la llegada de especies nuevas?

intermedio de perturbación promueve la diversidad

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 25

Los factores biogeográficos afectan a la biodiversidad de la comunidad

Las comunidades se diferencian en la cantidad de especies que poseen. Dos factores clave que se correlacionan con la diversidad de especies en una comunidad son su ubicación geográfica y su tamaño. En la década de 1850, Charles Darwin y Alfred Wallace señalaron que la vida vegetal y animal era más abundante y variada en los trópicos que en otras partes de la tierra. Darwin y Wallace también observaron que en islas pequeñas o remotas hay menos cantidad de especies que en islas grandes o cercanas a los continentes. Estas observaciones implican que los patrones biogeográficos de la biodiversidad coinciden con ciertos principios básicos y no son coincidencias

históricas. Una forma de entender estos patrones a gran escala en la diversidad de la vida es examinar las variaciones de los gradientes ambientales.

Gradiente ecuatorial-polar

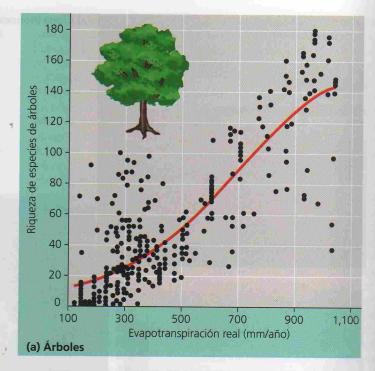
Como destacaron Darwin y Wallace, los hábitats tropicales mantienen muchas más especies que las zonas templadas y polares. Por ejemplo, en un estudio se descubrió que una zona de 6,6 hectáreas (1 hectarea [ha] = 10 000 m²) en Sarawak (Malasia) contenía 711 especies de árboles, mientras que una parcela de 2 hectáreas de un bosque caduco en Michigan contenía 10 o 15 especies de árboles. Y en el norte de los Alpes de Europa Occidental, un área de más de 2 millones de km², hay sólo 50 especies de árboles. Igualmente, hay más de 200 especies de hormigas en Brasil, 73 en Iowa y sólo 7 en Alaska.

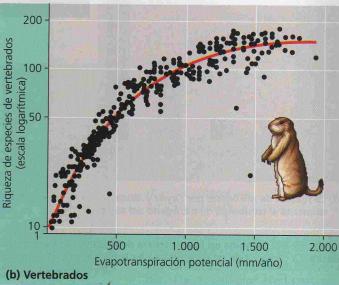
Dos factores clave del gradiente ecuatorial-polar de riqueza de especies son la historia evolutiva y el clima. A lo largo de la evolución, la diversidad de especies puede aumentar en una comunidad, a medida que se producen acontecimientos de especiación. Y las comunidades tropicales, por lo general, son más antiguas que las comunidades de zonas templadas o polares. Esta diferencia de edades se debe, en parte, al hecho de que la temporada de crecimiento en los bosques tropicales es cinco veces más larga que en las comunidades de la tundra de zonas de alta latitud. En efecto, el tiempo biológico, esto es, el tiempo de especiación, es cinco veces más rápido en los trópicos que cerca de los polos. Y muchas comunidades de zonas polares y templadas han "vuelto a empezar" repetidas veces como consecuencia de perturbaciones importantes como la glaciación.

El clima es la causa primaria del gradiente latitudinal de biodiversidad. Los dos factores climáticos que se correlacionan con la biodiversidad son la energía solar y la disponibilidad de agua. Estos factores se pueden considerar juntos midiendo la velocidad de evapotranspiración de la comunidad, la evaporación de agua del suelo más la transpiración de agua de las plantas. La evapotranspiración real, que está determinada por la cantidad de radiación solar, la temperatura y la disponibilidad de agua, es mucho mayor en zonas cálidas con abundantes lluvias que en zonas con bajas temperaturas o bajas precipitaciones. La evapotranspiración potencial, una medida de la disponibilidad de energía, pero no de la disponibilidad de agua, está determinada por la cantidad de radiación solar y la temperatura, y es mayor en regiones de alta radiación solar y alta temperatura. La riqueza de especies vegetales y animales se correlaciona con las medidas de evapotranspiración (fig. 53-25).

Efectos del área

En 1807, Alexander von Humbolt describió uno de los primeros patrones de biodiversidad reconocido, la curva especiesárea que cuantifica lo que parece obvio: si el resto de los factores se mantienen constantes, cuanto mayor sea el área geográfica de una comunidad, mayor será el número de especies. La explicación más probable para este patrón es que las áreas más grandes ofrecen una mayor diversidad de hábitat y microhábitat que las áreas más pequeñas. En biología conservacionista, el desarrollo de curvas especies-área para el taxón clave de una comunidad ayuda a los ecólogos a predecir cómo la pérdida potencial de algún área de hábitat puede afectar a la biodiversidad de la comunidad.

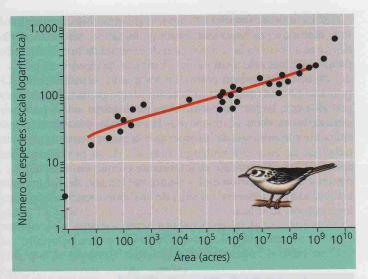




▲ Fig. 53-25. Energía, agua y riqueza de especies.

(a) La riqueza de especies en los árboles de América del Norte aumenta de forma más predecible con la evapotranspiración real, mientras que (b) la riqueza de especies de vertebrados en América del Norte aumenta de forma más predecible con la evapotranspiración potencial. Los valores de evapotranspiración se expresan como equivalentes de lluvia en milimetros por año.

En la **figura 53-26** se muestra una curva especies-área de las aves reproductoras (aves con poblaciones reproductoras en la zona mapeada, en contraposición a las poblaciones migratorias). La pendiente indica el grado de aumento de la riqueza de especies en el área de la comunidad. Las pendientes de las distintas curvas especies-área varían, en función del taxón que se estudia y del tipo de comunidad. Pero el concepto básico de aumento de la diversidad en un área mayor se aplica a una variedad de situaciones, desde el censo de la



▲ Fig. 53-26. Curva especies-área de las aves reproductoras de América del Norte. El área y el número de especies se representan en escala logarítmica. Los datos varían desde un terreno de 0,2 hectárea con 3 especies en Pensilvania hasta la representación de todo el territorio de los Estados Unidos y Canadá (1,84 mil millones de acres) con 625 especies.

diversidad de especies de hormigas de Nueva Guinea hasta la cantidad de especies vegetales en islas de distintos tamaños. En realidad, la biogeografía de las islas nos brinda algunos de los mejores ejemplos de curvas especies-área, como veremos a continuación.

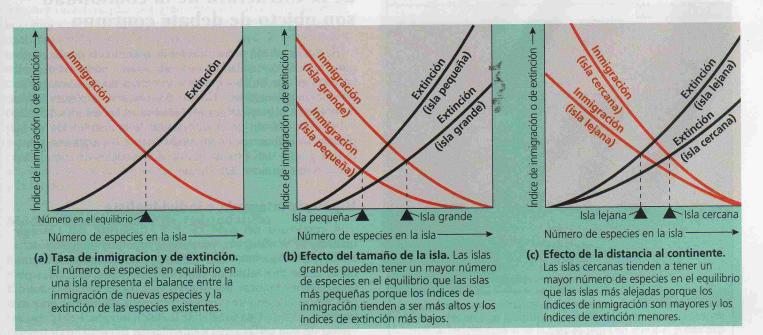
Modelo de equilibrio insular

Por su aislamiento y su tamaño limitado, las islas representan una excelente oportunidad para el estudio de factores bio-

geográficos que afectan a la diversidad de especies de las comunidades. Con el término "islas" nos referimos no sólo a las islas oceánicas, sino también a islas de hábitats sobre los continentes, como los lagos, los picos de las montañas separados por zonas deprimidas o los fragmentos de bosques naturales rodeados por zonas interrumpidas por la actividad humana —en otras palabras—, cualquier zona aislada rodeada por un ambiente que no es adecuado para las especies de la "isla". En la década de 1960, los ecólogos americanos Robert MacArthur y E. O. Wilson desarrollaron un modelo general de biogeografía de las islas, en el que identificaban los determinantes clave de la diversidad de especies en una isla con un conjunto de características físicas (fig. 53-27).

Consideremos una isla oceánica recién formada que recibe una colonización de especies de una tierra distante. Dos factores determinan el número de especies que eventualmente habitarán en la isla: la velocidad de inmigración de nuevas especies hacia la isla y la velocidad de extinción de especies en la isla. Hay dos características físicas de la isla que afectan a la tasa de inmigración y de extinción: su tamaño y la distancia a la zona continental. Las islas pequeñas, por lo general, tienen tasas de inmigración más bajas porque los colonizadores potenciales tienen menos probabilidad de llegar. Por ejemplo, las aves que son arrastradas por una tormenta hacia el mar tienen más posibilidades de aterrizar en una isla grande que en una isla pequeña. Las islas pequeñas también tienen mayores tasas de extinción, porque, por lo general, contienen menos recursos y menos diversidad de hábitat para compartir con las especies colonizadoras. La distancia del continente también es importante; entre dos islas del mismo tamaño, la isla más cercana tendrá una mayor tasa de inmigración que una isla más alejada. Y debido a su alta tasa de inmigración, las islas más cercanas también tienen una menor tasa de extinción, porque las colonias que llegan a una isla cercana ayudan a mantener la presencia de otras especies y así evitar su extinción.

En un momento determinado, las tasas de inmigración y extinción de una isla están afectadas también por el número de



▲ Fig. 53-27. Modelo de equilibrio de la biogeografía de islas. Los triángulos negros representan el número de especies en equilibrio.

especies que ya están presentes. Al aumentar el número de especies en la isla, la tasa de inmigración de nuevas especies disminuye, porque es menor la probabilidad de que un individuo que llegue a la isla represente a una especie que no esté ya presente. Al mismo tiempo, cuanto mayor es el número de especies que habitan en la isla, más aumentan lás tasas de extinción en la isla por la mayor probabilidad de exclusión competitiva.

Estas relaciones forman el modelo de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (véase fig. 53-27). Las tasas de inmigración y extinción se trazan en función del número de especies presentes en la isla. Este modelo matemático se denomina modelo de equilibrio insular porque se alcanzará un equilibrio cuando la tasa de inmigración de especies iguale a la tasa de extinción de especies. El número de especies en este punto de equilibrio se correlaciona con el tamaño de la isla y con la distancia de ésta al continente. Al igual que cualquier equilibrio ecológico, este equilibrio de especies es dinámico; la inmigración y la extinción continúan y la composición exacta de especies puede cambiar con el tiempo.

Los estudios de MacArthur y Wilson de la diversidad de plantas y animales en muchas cadenas de islas, incluidas las islas Galápagos, avalan la teoría de que la riqueza de especies aumenta con el tamaño de la isla, lo que coincide con la teoría de especies-área (fig. 53-28). El recuento de especies también confirma la predicción de que el número de especies disminuya cuanto más remota es la isla.

Figura 53-28 Investigación ¿Cómo se relaciona la riqueza con el área de especies? **ESTUDIO DE CAMPO** Los ecólogos Robert MacArthur y E. O. Wilson estudiaron el número de especies vegetales en las islas Galápagos, que varía mucho de tamaño, en relación con el área de cada isla. 400 200 Número de especies vegetales (escala 100 50 25 10 10 100 1.000 Área de la isla (mi²) (escala logarítmica) Los resultados del estudio muestran que la riqueza de especies vegetales aumenta con el tamaño de la isla, lo

En las últimas décadas, el modelo de equilibrio insular fue muy discutido por hacer una sobresimplificación. Sus predicciones de equilibrio en la composición de especies de la comunidad puede aplicarse sólo a un número limitado de casos y en períodos de tiempo más bien cortos, en los que la colonización es el principal proceso que afecta a la composición de las especies. En períodos más largos, las perturbaciones abióticas, como las tormentas, los cambios adaptativos de la evolución y la especiación alteran la composición de las especies y la estructura de la comunidad en las islas. Sin embargo, más allá de su posibilidad de aplicabilidad, este modelo es importante porque estimula la discusión y la investigación de los efectos del tamaño del hábitat en la diversidad de especies, un tema de vital importancia en la biología conservacionista.

Evaluación de conceptos 53-4

- 1. Resuma las relaciones generales entre área y riqueza de especies.
- 2. Describa dos hipótesis que expliquen por qué la diversidad de especies es mayor en zonas tropicales que en regiones templadas o polares.
- 3. Describa cómo influyen el tamaño y la distancia al continente en la riqueza de especies de una isla.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 53-5

Los enfoques contrapuestos de la estructura de la comunidad son objeto de debate continuo

Hemos estudiado varios aspectos de la estructura de una comunidad y de la diversidad de especies. ¿Cómo podemos explicar las especies particulares que se encuentran juntas como miembros de una comunidad? Existen dos posturas diferentes acerca de este tema planteadas por los ecólogos en las décadas de 1920 y 1930, en función de observaciones de la distribución de las plantas. Describiremos de un modo breve estos argumentos históricos porque son precursores de dos modelos de comunidad que aún se continúan debatiendo.

Hipótesis integrada e individualista

A comienzos del siglo xx, F. E. Clements, del Carnegie Institute of Washington, propuso la hipótesis integrada de la estructura de la comunidad. Esta hipótesis describe a la comunidad como una unión de especies conectadas, asociadas por interacciones bióticas obligatorias que hacen que la comunidad funcione como una unidad integrada, de hecho como un superorganismo. Una prueba de la visión integrada es la observación de que varias especies de plantas se encuentran juntas como grupo. Por ejemplo, los bosques caducos del noreste de

que apoya la teoría de especies-área.

los Estados Unidos incluyen especies determinadas de robles, arces, abedules y hayas, y una combinación específica de

arbustos y enredaderas.

Poco tiempo después, H. A. Gleason, de la Universidad de Chicago, enunció una visión diferente de la estructura de la comunidad. Su hipótesis individualista ilustra una comunidad de plantas como una combinación al azar de especies en una misma zona, debido sólo al hecho de tener necesidades abióticas similares, por ejemplo, temperatura, lluvia y tipo de suelo.

Estas dos visiones tan diferentes de la estructura de la comunidad, la visión integrada y la individualista, sugieren prioridades diferentes en el estudio de las comunidades biológicas. La hipótesis integrada destaca el estudio de las combinaciones de especies como unidad esencial para comprender las interrelaciones y distribuciones de los organismos, mientras que la hipótesis individualista destaca el estudio de las

especies de forma individual.

Ambas hipótesis reconocen las interacciones interespecíficas dentro de la comunidad. Sin embargo, ofrecen perspectivas diferentes sobre el modo en que se combinan las especies en la comunidad. Las predicciones sobre el modo en que se distribuirán las especies vegetales a lo largo de un gradiente ambiental, como un cambio gradual en la humedad o temperatura en una distancia, son diferentes según cada hipótesis. La hipótesis integrada predice que las especies se agruparán en comunidades discretas con límites netos porque la presencia o ausencia de una especie en particular está determinada por la presencia o ausencia de otras especies con las que interactúa (fig. 53-29a). En cambio, la hipótesis individualista predice que las comunidades carecen de límites geográficos netos porque cada especie tiene una distribución independiente (esto es, individualista) a lo largo del gradiente ambiental. En otras palabras, cada especie se distribuye de acuerdo a sus intervalos de tolerancia de los factores abióticos que varían a lo largo de un gradiente, y las comunidades se modifican de forma constante a lo largo del gradiente, con aparición o desaparición de determinadas especies (fig. 53-29b).

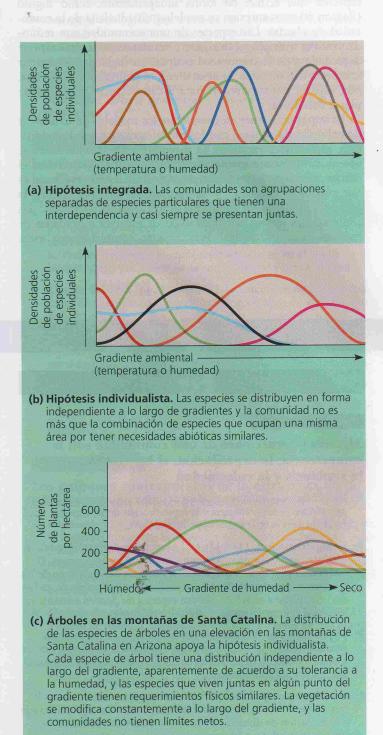
En la mayoría de los casos, especialmente donde hay amplias regiones caracterizadas por gradientes de variación ambiental, la composición de las comunidades vegetales parece estar en continuo cambio, y cada especie se distribuye de forma más o menos independiente (fig. 53-29c). Por lo general, estas distribuciones avalan la teoría de una asociación vaga de las especies vegetales sin límites netos. Sin embargo, si se produce un cambio brusco de factores clave en el ambiente físico, como el tipo de suelo, las comunidades adyacentes quedan delineadas por límites netos. Estos límites netos entre comunidades de plantas son raros en la naturaleza, pero, como veremos en el capítulo 55, el ser humano ha producido muchos límites netos artificialmente al alterar el paisaje por medio de la agricultura

y la forestación.

Modelo de remache y de redundancia

En la actualidad, los ecólogos aceptan la hipótesis individualista, pero es discutible su aplicación a los animales en una comunidad. En 1981, los ecólogos norteamericanos Paul y Anne Ehrlich propusieron que las especies de una comunidad son como los remaches de las alas de un avión: no son necesarios todos los remaches para mantener unidas las alas, pero si alguien comenzara a quitar los remaches uno por uno, no nos atreveríamos a volar en ese avión. El **modelo de remache** de las comuni-

dades reencarna el modelo integrado que sugirió Clements para las comunidades de plantas. Propone que la mayoría de las especies de una comunidad se asocian estrechamente con otras especies concretas en una red de vida. Así, la disminución o el aumento de la abundancia de una especie en la comunidad afecta a muchas otras especies.



▲ Fig. 53-29. Prueba de las hipótesis integrada e individualista de las comunidades. El ecólogo Robert Whittaker probó estas dos hipótesis haciendo un gráfico de la abundancia de distintas especies de plantas (eje y) a lo largo de gradientes ambientales de factores abióticos como la temperatura o la humedad (eje x). Cada curva de color representa la abundancia de una especie.

En 1992, el ecólogo australiano Brian Walker sugirió una visión opuesta de las comunidades, el modelo de redundancia. De acuerdo a este modelo, la mayoría de las especies de una comunidad no están asociadas entre sí de un modo estrecho, y la red de vida es muy vaga. Un aumento o disminución de una especie en una comunidad ejerce poco efecto sobre el resto de las especies, que actúan de forma independiente, como sugirió Gleason 80 años antes en su modelo individualista de la comunidad de plantas. Las especies de una comunidad son redundantes. Por ejemplo, si desaparece un depredador, otra especie depredadora de la comunidad ocupará su lugar para consumir una presa determinada. Si desaparece un polinizador de la zona, otra especie polinizadora visitará a cada especie particular de planta con flores.

Es importante tener en cuenta que los modelos de remache y de redundancia, al igual que los modelos integrado e individualista, representan extremos; la mayoría de las comunidades se ubican en un punto intermedio. ¿Por qué continúa entonces el debate que surgió a comienzos del siglo xx? La principal razón es que aún no tenemos suficiente información para responder a la pregunta fundamental que formularon Clements y Gleason: ¿las comunidades son asociaciones vagas de especies o unidades de especies muy integradas? Para evaluar completamente estos

modelos contrapuestos, debemos estudiar el modo en que interactúan las especies en la comunidad y cuán estrechas son estas asociaciones. Por ejemplo, ¿en qué se diferenciaría el impacto sobre la comunidad producido por la pérdida de una especie clave o de una especie rara que tiene poca influencia sobre la estructura de la comunidad?

Estas preguntas acerca de la estructura de la comunidad son importantes porque son la base de muchos problemas ambientales actuales, como el modo en que la extinción de una especie, en particular, puede afectar al funcionamiento de los ecosistemas. Volveremos a referirnos a estos modelos y a las preguntas que surgen de ellos en el capítulo 55. Pero antes veremos la ecología de los ecosistemas en el capítulo 54.

Evaluación de conceptos



1. Describa las hipótesis individualista e integrada de la estructura de la comunidad y el modo en que se relacionan con los modelos de remache y de redundancia.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 53

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 53

Algunas interacciones de una comunidad son la competencia, la depredación, el herbivorismo, la simbiosis y la enfermedad

- Las poblaciones están vinculadas por interacciones interespecíficas que afectan la supervivencia y la reproducción de las especies que participan en la interacción (pp. 1159-1160).
- Competencia (pp. 1160-1161). La competencia interespecífica se produce cuando las especies compiten por un recurso escaso. El nicho ecológico es la utilización total que hace un organismo de los recursos bióticos y abióticos de su ambiente. El principio de exclusión competitiva establece que dos especies no pueden coexistir en la misma comunidad si sus nichos son idénticos.
- Depredación (p. 1161-1162). La depredación se refiere a una interacción en la que una especie, el depredador, destruye y devora a otra, la presa. La depredación ha dado lugar a distintas adaptaciones, entre ellas, el mimetismo.
- Herbivorismo (p. 1163). El herbivorismo, una interacción en la que un herbívoro se come parte de una planta o un alga, ha llevado a la evolución de diversas defensas químicas y mecánicas en las especies vegetales y a las consiguientes adaptaciones de las especies de herbívoros.
- Parasitismo (p. 1163). En el parasitismo, un organismo, el parásito, obtiene sus nutrientes de otro organismo, el huésped, que resulta perjudicado en este proceso. El parasitismo ejerce una

Cuadro 53-1. Interacciones interespecíficas

Interacción	Efectos sobre las especies interactuantes
Competencia (-/-)	La interacción puede ser perjudicial para ambas especies.
Depredación (+/–) Herbivorismo (+/–) Parasitismo (+/–)	La interacción es beneficiosa para una especie y perjudicial para la otra.
Mutualismo (+/+)	La interacción es beneficiosa para ambas especies.
Comensalismo (+70)	Una especie se beneficia de la interacción y la otra no se ve afectada.

influencia considerable sobre las poblaciones y la estructura de las comunidades.

- ▶ Enfermedad (p. 1163). Los efectos de la enfermedad sobre las poblaciones y las comunidades son similares a los efectos de los parásitos. La mayoría de los patógenos son microscópicos.
- ▶ Mutualismo (pp. 1163-1164) Ambas especies se benefician en la interacción mutualista.
- Comensalismo (p. 1164). En el comensalismo, una especie se beneficia y la otra no resulta afectada. Hay muy pocos casos de comensalismo puro.

▶ Interacciones interespecíficas y adaptación (p. 1164-1165). Hay pocas evidencias de coevolución, como el cambio genético recíproco entre poblaciones que interactúan. Sin embargo, la adaptación generalizada de un organismo a otros organismos en su ambiente es una característica fundamental de la vida.

Concepto 53-2

Las especies dominantes y las especies clave ejercen fuertes controles sobre la estructura de la comunidad

- Diversidad de especies (p. 1165). La diversidad mide el número de especies en una comunidad –su riqueza de especies y su abundancia relativa. Una comunidad con una abundancia similar de especies es más diversa que una comunidad en la cual una o dos especies son abundantes y el resto es escaso.
- Estructura trófica (pp. 1165-1168). La estructura trófica es un factor clave en la dinámica de la comunidad. Las cadenas alimentarias vinculan los niveles tróficos desde los productores hasta los carnívoros superiores. Las cadenas alimentarias ramificadas y las interacciones tróficas complejas forman redes alimentarias. La hipótesis energética sugiere que la longitud de una cadena alimentaria está limitada por la ineficiencia de transferencia de energía a lo largo de la cadena. Según la hipótesis de estabilidad dinámica, las cadenas alimentarias largas son menos estables que las cadenas cortas.
- Especies con un gran impacto (pp. 1168-1170). Las especies dominantes y las especies clave ejercen un fuerte control sobre la estructura de la comunidad. Las especies dominantes son las especies más abundantes en una comunidad, y su dominancia se debe a su gran capacidad competitiva. Las especies clave son menos abundantes y ejercen una influencia desproporcionada sobre la estructura de la comunidad por su nicho ecológico. Los "ingenieros" de ecosistemas, llamados también especies fundadoras, ejercen una influencia sobre la estructura de la comunidad por medio de sus efectos sobre el ambiente físico.
- Control ascendențe y descendente (pp. 1170-1171). El modelo ascendente propone una influencia unidireccional desde niveles tróficos inferiores hacia niveles tróficos superiores, en la que los nutrientes y otros factores abióticos son los principales determinantes de la estructura de la comunidad, incluyendo la abundancia de productores primarios. El modelo descendente propone que el control de cada nivel trófico proviene del nivel trófico superior, o sea, que los depredadores controlan a los herbívoros, que, a su vez, controlan a los productores primarios.

Concepto 53-3

Las perturbaciones influyen en la diversidad y en la composición de las especies

▶ ¿Qué es una perturbación? (pp. 1172-1173). Las evidencias sugieren cada vez más que en la mayoría de las comunidades la norma es la perturbación y el desequilibrio y no la estabilidad y el equilibrio. De acuerdo con la hipótesis de perturbación intermedia, un nivel moderado de perturbación puede promover una

- mayor diversidad de especies que un nivel bajo o alto de perturbación.
- Perturbación humana (p. 1173). El ser humano es el agente perturbador más difundido, y su alteración de la comunidad disminuye la diversidad de especies. El ser humano también evita algunas perturbaciones naturales, como los incendios, que pueden ser importantes para la estructura de la comunidad.
- Sucesión ecológica (pp. 1173-1175). La sucesión ecológica es la secuencia de cambios de la comunidad y del ecosistema después de una perturbación. La sucesión primaria se produce en lugares donde no existe suelo inicialmente; la sucesión secundaria comienza en una zona en la que el suelo se mantuvo despúés de la perturbación. Los mecanismos que producen cambios en la comunidad durante una sucesión son la facilitación y la inhibición.

Concepto 53-4

Los factores biogeográficos afectan a la biodiversidad de la comunidad

- ▶ Gradiente ecuatorial-polar (p. 1176). La riqueza de especies, por lo general, declina a lo largo de un gradiente ecuatorial-polar y es mayor en los trópicos. La mayor riqueza de especies que se observa en los trópicos puede deberse a la edad mayor de los ambientes tropicales. El clima también influye en el gradiente de biodiversidad por medio de la energía (calor y luz) y el agua.
- ▶ Efectos del área (pp. 1176-1177). La riqueza de especies se relaciona de modo directo con el tamaño geográfico de una comunidad, un principio que se formaliza en la curva especies-área.
- ▶ Modelo de equilibrio insular (pp. 1177-1178). La riqueza de especies en las islas depende del tamaño de la isla y de su distancia al continente. Según el modelo de equilibrio de la biogeografía de islas, la riqueza de especies en una isla ecológica se mantiene en un punto de equilibrio dinámico, en el cual, las nuevas inmigraciones se equilibran con las extinciones. En los últimos años, el modelo de equilibrio insular ha sido cuestionado.

Concepto 53-5

Los enfoques contrapuestos de la estructura de la comunidad son objeto de debate continuo

- Hipótesis integrada e individualista (pp. 1178-1179). Según la hipótesis integrada, las especies de una comunidad están encerradas dentro de interacciones bióticas particulares. La hipótesis individualista propone que las comunidades son organizaciones laxas de especies independientes que tienen requerimientos abióticos similares.
- Modelo de remache y de redundancia (pp. 1179-1180). El modelo de remache sugiere que todas las especies de una comunidad están vinculadas en una red estrecha de interacciones, de modo que la pérdida de una sola especie repercuta fuertemente en la comunidad. El modelo de redundancia propone que si se pierde una especie de la comunidad, otra ocupará su lugar.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- Las relaciones alimentarias entre las especies de una comunidad determinan:
 - a. La sucesión secundaria de la comunidad.
 - b. El nicho ecológico de la comunidad.
 - c. La estructura trófica de la comunidad.
 - d. La curva especies-área de la comunidad.
 - e. La riqueza de especies de la comunidad.
- 2. El principio de exclusión competitiva establece que:
 - a. Dos especies no pueden coexistir en un mismo hábitat.
 - b. La competencia entre dos especies produce siempre la extinción o la emigración de una de ellas.
 - c. La competencia en una población promueve la supervivencia de los individuos mejor adaptados.
 - d. Dos especies de una comunidad no pueden coexistir en el mismo nicho.
 - e. Por lo general, las especies que compiten coevolucionan.
- 3. Los depredadores clave mantienen la diversidad de especies en una comunidad:
 - a. Por exclusión competitiva de otros depredadores.
 - b. Por depredación de las especies dominantes de la comunidad.
 - c. Permitiendo la inmigración de otros depredadores.
 - d. Disminuyendo el número de perturbaciones en la comunidad.
 - e. Coevolucionando con su presa.
- 4. Las cadenas alimentarias por lo general son cortas porque:
 - a. Una sola especie de herbívoros se alimenta de cada especie vegetal.
 - b. La extinción local de una especie produce la extinción de otras especies de su cadena alimentaria.
 - c. La mayoría de la energía de un nivel trófico se pierde al pasar al nivel superior siguiente.
 - d. Las especies depredadoras tienden a tener menor diversidad y menor abundancia que las especies presa.
 - e. La mayoría de los productores no son comestibles.
- 5. De acuerdo al modelo de remache de la estructura de la comunidad:
 - a. Las especies comparten una comunidad por tener necesidades abióticas similares.
 - b. Las comunidades, por lo general, no tienen límites geográficos nítidos.
 - c. Si una especie desaparece de la comunidad, otra especie asumirá su papel.
 - d. En una comunidad natural, todas las especies contribuyen a la integridad de la misma.
 - e. La dependencia de un tipo de suelo, en particular, mantiene a las especies vegetales en una estrecha red dentro de la comunidad.

- 6. La diversidad de especies de una comunidad:
 - a. Aumenta por perturbaciones masivas frecuentes.
 - b. Aumenta en condiciones estables sin perturbaciones.
 - c. Aumenta por niveles moderados de perturbación.
 - d. Aumenta cuando el ser humano interviene y elimina las perturbaciones.
 - e. Aumenta por perturbaciones intensas producidas por el ser humano.
- 7. ¿Cuál de los siguientes es un ejemplo de mimetismo mülleriano?
 - a. Una mariposa que se asemeja a una hoja.
 - b. Dos ranas venenosas con patrones de color similares.
 - c. Un pequeño pez que tiene manchas que se asemejan a grandes ojos.
 - d. Un escarabajo que se asemeja a un escorpión.
 - e. Un pez carnívoro cuya lengua se asemeja a un gusano que hace de carnada para sus presas.
- **8.** ¿Cuál de los siguientes podría considerarse un control descendente sobre la comunidad de una pradera?
 - a. La limitación de la biomasa vegetal por la cantidad de lluvias.
 - b. La influencia de la temperatura sobre la competencia entre las plantas.
 - c. La influencia de los nutrientes del suelo sobre la abundancia de césped o de flores silvestres.
 - d. Los efectos de la intensidad del pastoreo de los bisontes sobre la diversidad de especies vegetales.
 - e. Los efectos de la humedad sobre el ritmo de crecimiento de los vegetales.
- 9. La hipótesis más plausible para explicar por qué la riqueza de especies es mayor en regiones tropicales que en regiones templadas es que:
 - a. Las comunidades tropicales son más jóvenes.
 - b. Las regiones tropicales tienen mayor disponibilidad de agua y niveles más altos de radiación solar.
 - c. Las temperaturas cálidas producen una especiación más rápida.
 - d. La biodiversidad aumenta al disminuir la evapotranspiración.
 - e. Las regiones tropicales tienen altas tasas de inmigración y bajas tasas de extinción.
- 10. De acuerdo con el modelo de equilibrio de la biogeografía insular, la riqueza de especies sería mayor en una isla:
 - a. Pequeña y remota.
 - b. Grande y remota.
 - c. Grande y cercana a un continente.
 - d. Pequeña y cercaña a un continente.
 - e. Con un ambiente homogéneo.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Explique por qué las adaptaciones de ciertos organismos a la competencia interespecífica no representan necesariamente instancias de desplazamiento de caracteres. ¿Qué debería demostrar un investigador acerca de dos especies competitivas para dar un ejemplo convincente de desplazamiento de caracteres?

Problemas científicos

Una ecóloga que estudia las plantas del desierto realizó el siguiente experimento. Marcó dos parcelas idénticas, cada una de las cuales incluía algunas plantas de artemisa y numerosas flores silvestres anuales pequeñas. Encontró las mismas cinco especies de flores silvestres en cantidades similares en ambas parcelas. Luego protegió una de las plantaciones con un cerco para evitar la entrada de las ratas canguro, el depredador de cereales más frecuente en la zona. Después de dos años, en la parcela cercada habían desaparecido cuatro especies de flores silvestres y una especie había aumentado considerablemente. En la parcela control no se observaron cambios en la diversidad de especies. Utilizando el principio de ecología de la comunidad, proponga una hipótesis que permita explicar estos resultados. ¿Qué datos adicionales apoyarían su hipótesis?

Ciencia, tecnología y sociedad

En 1935, la caza había eliminado a los lobos en todo el territorio de los Estados Unidos, salvo en Alaska. Desde entonces, los lobos están protegidos como especie en peligro de extinción, y han emigrado hacia el sur desde Canadá y se han establecido en las Montañas Rocosas y en la región de los Grandes Lagos del norte. Los conservacionistas que desean acelerar la recuperación de los lobos, los reintrodujeron en el Parque Nacional Yellowstone. Los hacendados locales se oponen a la introducción de los lobos porque temen que cacen su ganado vacuno y sus ovejas. Explique algunas de las razones para la reinserción de lobos en el Parque Nacional Yellowstone. ¿Qué efectos podría producir la reintroducción de lobos en las comunidades ecológicas de la región? ¿Qué se podría hacer para mitigar los conflictos entre los habitantes de la zona y los lobos?





▲ Fig. 54-1. Un acuario, un ecosistema limitado por un cristal.

Conceptos clave

- **54-1** La ecología de los ecosistemas destaca el flujo de energía y los ciclos químicos
- **54-2** Los factores físicos y químicos limitan la producción primaria en los ecosistemas
- **54-3** La transferencia de energía entre niveles tróficos tiene una eficiencia menor del 20%
- **54-4** Los procesos biológicos y geoquímicos movilizan los nutrientes entre las partes orgánicas e inorgánicas del ecosistema
- **54-5** La población humana está alterando los ciclos químicos de toda la biosfera

Panorama general

Ecosistemas, energía y materia

n ecosistema está formado por todos los organismos que viven en una comunidad y por todos los factores abióticos con los que éstos interactúan. Los ecosistemas pueden variar desde un microcosmos, como el acuario de la figura 54-1, hasta un área voluminosa como un lago o un bosque. Al igual que lo que ocurre con las poblaciones y las comunidades, los ecosistemas no tienen límites netos. Las ciudades y las granjas son ejemplos de ecosistemas dominados por el ser humano. Muchos ecólogos ven a la biosfera como un ecosistema global, una composición de todos los ecosistemas locales de la Tierra.

Independientemente de su tamaño, la dinámica del ecosistema implica dos procesos que no se pueden describir en forma completa como procesos y fenómenos de población o comunidades: el flujo de energía y los ciclos químicos. La energía ingresa en la mayoría de los ecosistemas en forma de luz solar. Los organismos autótrofos la convierten en energía química. Luego pasa a los heterótrofos en los compuestos orgánicos de los alimentos, y se disipa en forma de calor. Los elementos químicos, como el carbono y el nitrógeno, cumplen un ciclo entre los componentes bióticos y

abióticos del ecosistema. Los organismos fotosintéticos asimilan estos elementos en forma de compuestos inorgánicos del aire, el suelo y el agua y los incorporan a moléculas orgánicas, algunas de las cuales se consumen por los animales. Los elementos vuelven en forma inorgánica al aire, al suelo y al agua por el metabolismo de las plantas y de los animales y por la acción de otros organismos, como bacterias y hongos, que descomponen deshechos orgánicos y organismos muertos.

La materia y la energía se movilizan a través de los ecosistemas por transferencia de sustancias durante la fotosíntesis y por las relaciones alimentarias. Sin embargo, dado que la energía, a diferencia de la materia, no puede ser reciclada, el ecosistema debe recibir energía de forma constante de una fuente externa, en la mayoría de los casos, el sol. La energía fluye a través de los ecosistemas, mientras que la materia se recicla en ellos.

Los recursos críticos para la supervivencia y el bienestar del ser humano, desde el alimento que comemos hasta el oxígeno que respiramos, son productos de los procesos del ecosistema. En este capítulo exploraremos la dinámica del flujo de energía y de los ciclos químicos en los ecosistemas, y consideraremos algunos de los impactos de las actividades humanas sobre estos procesos.



La ecología de los ecosistemas destaca el flujo de energía y los ciclos químicos

Los ecólogos que estudian los ecosistemas consideran al ecosistema un transformador de energía y procesador de materia. Al agrupar a las especies de una comunidad en niveles tróficos de relaciones alimentarias (véase cap. 53), podemos seguir la transformación de la energía en el ecosistema y hacer un mapa de los movimientos de los elementos químicos a través de la comunidad biótica.

Ecosistemas y leyes físicas

Debido a que los ecólogos de ecosistemas trabajan en una frontera entre los organismos y el ambiente físico, gran parte de su análisis de la dinámica de los ecosistemas deriva de leyes de la física y de la química bien establecidas. El principio de conservación de la energía, que estudiamos en el capítulo 8, establece que la energía no puede crearse ni destruirse, sino sólo transformarse. Así, podemos explicar la transferencia de energía a través de un ecosistema desde su entrada como radiación solar hasta su salida de los organismos en forma de calor. Las plantas y otros organismos fotosintéticos convierten la energía solar en energía química, pero la cantidad total de energía no varía. La cantidad total de energía almacenada en moléculas orgánicas más las cantidades reflejadas y disipadas en forma de calor debe ser igual al total de energía solar interceptada por la planta. Existe un área de la ecología de ecosistemas que abarca el cómputo de esos presupuestos energéticos y el trazado del flujo de energía a través del ecosistema para comprender los factores que controlan estas transferencias de energía.

Una consecuencia de la segunda ley de la termodinámica es que las transformaciones de energía no pueden ser del todo eficientes; parte de la energía siempre se pierde en forma de calor en todo proceso de conversión (véase capítulo 8). Esta idea sugiere que podemos medir la eficiencia de la conversión de la energía ecológica del mismo modo que medimos la eficacia de una bombilla de luz o del motor de un auto.

Por último, el flujo de energía en el ecosistema se disipa en el espacio en forma de calor, de modo que si el sol no aportara energía a la Tierra de modo continuo, los ecosistemas desaparecerían. En cambio, los elementos químicos se reciclan continuamente. Un átomo de carbono o de nitrógeno se moviliza desde un nivel trófico a otro y, finalmente, a los descomponedores y luego el ciclo comienza de nuevo. Los elementos no se pierden en una escala global, aunque pueden trasladarse desde un ecosistema a otro. La medición y el análisis de los ciclos químicos en los ecosistemas y en toda la

biosfera representa otra área de estudio en la ecología de ecosistemas.

Relaciones tróficas

Como vimos en el capítulo 53, los ecólogos distribuyen las especies en niveles tróficos en función de su principal fuente de nutrición y energía. En la figura 54-2 se resumen las relaciones tróficas en un ecosistema. El nivel trófico que sostiene al resto de los niveles lo forman los autótrofos, llamados también productores primarios del ecosistema. La mayoría de los autótrofos son organismos fotosintéticos que utilizan la energía de la luz para sintetizar hidratos de carbono y otros compuestos orgánicos, que luego utilizan como combustible para la respiración celular y como unidades estructurales para su crecimiento. Las plantas, las algas y los procariontes fotosintéticos son los principales autótrofos de la biosfera, aunque en ciertos ecosistemas, como las fuentes hidrotermales profundas, los productores primarios son procariontes quimiosintéticos (véase

Los organismos de los niveles tróficos, que están por encima de los productores primarios, son heterótrofos, que dependen en forma directa o indirecta de la producción fotosintética de los productores primarios. Los herbívoros, que comen plantas y otros productores primarios, son consumidores primarios. Los carnívoros que se alimentan de herbívoros son consumidores secundarios, y los carnívoros que se alimentan de otros carnívoros son consumidores terciarios. Otro grupo importante de heterótrofos son los detritívoros. Los detritívoros, o descomponedores, son consumidores que obtienen su energía de los detritos, formados por materia orgánica inanimada, como los restos de organismos muertos, las heces, las hojas caídas y la madera.

Descomposición

Los procariontes, los hongos y los animales detritívoros forman el principal vínculo entre los productores primarios y los

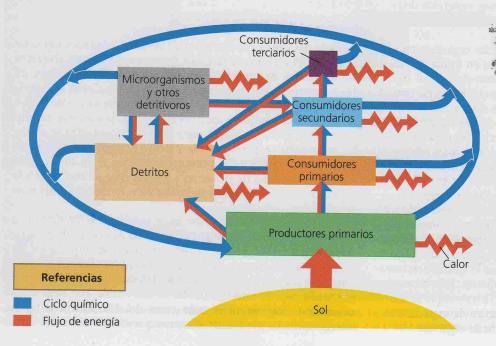


Fig. 54-2. Panorama de la dinámica de la energía y de los nutrientes en un ecosistema. La energía entra en el ecosistema, fluve v sale del mismo. Los nutrientes químicos, en cambio, se reciclan dentro del ecosistema. En este esquema generalizado, la energía (flechas anaranjadas) entra como radiación solar, se transforma en energía química que se transfiere a través de la red alimentaria, y sale del ecosistema en forma de calor que se irradia hacia el espacio. La mayoría de las transferencias de nutrientes (flechas azules) a través de los niveles tróficos produce detritos; los nutrientes luego se reciclan y vuelven a los productores primarios.



▲ Fig. 54-3. Hongos que descomponen un árbol muerto.

consumidores en el ecosistema. En un bosque, por ejemplo, los pájaros se pueden alimentar de lombrices que, a su vez, se alimentan de restos de hojas y sus procariontes y hongos asociados. Aun más importante que esta canalización de recursos desde los productores a los consumidores, es el papel que tienen los detritívoros que permiten que los elementos químicos lleguen a los productores.

Los detritívoros descomponen las sustancias orgánicas en el ecosistema y trasladan los elementos químicos en forma de sustancias inorgánicas a reservorios abióticos, como el suelo, el agua y el aire. Los productores luego reciclan estos elementos en compuestos orgánicos. Así, todos los organismos realizan algún tipo de descomposición, como, por ejemplo, la degradación de moléculas orgánicas en la respiración celular. Pero los principales descomponedores del ecosistema son los procariontes y los hongos, que secretan enzimas que digieren las sustancias orgánicas; estos descomponedores luego absorben los productos de la degradación (fig. 54-3). La descomposición que realizan los procariontes y los hongos constituye la mayor parte de la conversión de las sustancias orgánicas de todos los niveles tróficos en compuestos inorgánicos que los productores primarios pueden utilizar. Así se cierra el ciclo químico del ecosistema. La mayoría de los detritívoros no son visibles para el ojo humano, por lo que la descomposición es un proceso ecológico que no se aprecia. Pero si cesara este proceso, terminaría toda la vida sobre la tierra porque se acumularían detritos y se agotaría el abastecimiento de ingredientes orgánicos para la formación de nuevas sustancias orgánicas.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Por qué nos referimos a la transferencia de energía en el ecosistema como flujo de energía y no como ciclo de la energía?
- 2. ¿Cómo explica la segunda ley de la termodinámica que el abastecimiento de energía en el ecosistema debe ser constante?
- **3.** ¿De qué manera los detritívoros son esenciales para mantener el ecosistema?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 54-2

Los factores físicos y químicos limitan la producción primaria en los ecosistemas

La cantidad de energía lumínica que se convierte en energía química (compuestos orgánicos) por acción de los autótrofos durante un determinado período es la **producción primaria** del ecosistema. Este producto de la fotosíntesis es el punto de partida de estudios del metabolismo del ecosistema y del flujo de energía.

Balance de energía del ecosistema

La mayoría de los productores utilizan la energía lumínica para sintetizar moléculas orgánicas, que luego se degradan y generan ATP (véase cap. 10). Los consumidores adquieren sus combustibles orgánicos de segunda mano (o de tercera o cuarta mano) por medio de redes alimentarias como la de la figura 53-13. Por lo tanto, el grado de producción fotosintética establece el límite de gasto de energía de todo el ecosistema.

Balance global de energía

Cada día llegan a la tierra unos 10^{22} joules de radiación solar (1 J = 0,239 cal). Esta energía es suficiente como para abastecer las demandas de toda la población humana durante unos 25 años, según el nivel de consumo del año 2004. Como se describe en el capítulo 50, la intensidad de la energía solar que llega a la tierra y a su atmósfera varía con la latitud; la mayor se produce en los trópicos. La mayor parte de la radiación solar se absorbe, se dispersa o se refleja en la atmósfera, según las variaciones de la capa de nubes y de la cantidad de polvo en el aire en cada región. La cantidad de radiación solar que, por último, llega a la superficie de la tierra limita la producción fotosintética del ecosistema.

Gran parte de la radiación solar que llega a la superficie terrestre termina en el suelo o en masa de agua que absorben o reflejan la energía. Sólo una pequeña fracción impacta en las hojas de las plantas, en las algas y en los procariontes fotosintéticos, y una mínima parte de ésta tiene una longitud de onda adecuada para la fotosíntesis. De la luz visible que llega a los organismos fotosintéticos, sólo cerca del 1% se convierte en energía química por fotosíntesis, aunque este rendimiento varía

según el tipo de organismo, el nivel de luz y otros factores. Si bien la fracción de radiación solar total que se utiliza para la fotosíntesis es muy pequeña, los productores primarios de la tierra crean colectivamente unos 170 mil millones de toneladas de sustancias orgánicas al año.

Producción primaria bruta y neta

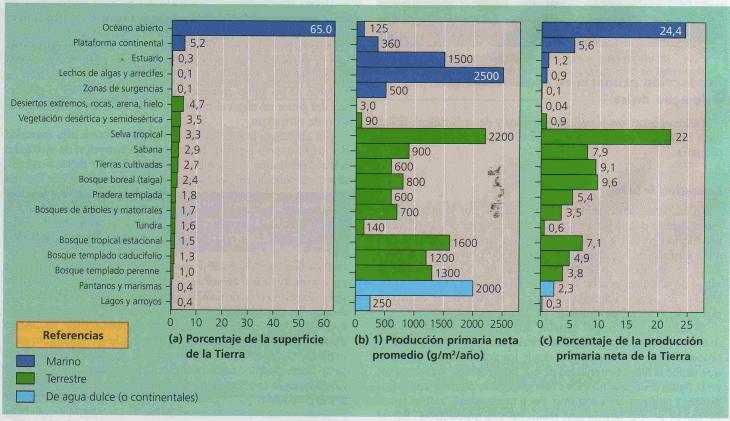
La producción total de un ecosistema se conoce como producción primaria bruta (PPB): la cantidad de energía lumínica que se convierte en energía química por fotosíntesis por unidad de tiempo. No toda esta producción se almacena como sustancias orgánicas en las plantas en crecimiento, porque la planta utiliza algunas de las moléculas como combustible para su propia respiración celular. La producción primaria neta (PPN) es igual a la producción primaria bruta menos la energía utilizada por los productores primarios para la respiración (R):

$$PPN = PPB - R$$

Para los ecólogos, la producción primaria neta es la medida clave porque representa la energía química almacenada que estará disponible para los consumidores en el ecosistema. Por ejemplo, en los bosques, la producción primaria neta puede ser sólo una cuarta parte de la producción primaria bruta. Los árboles deben utilizar la respiración para mantener una gran masa de troncos, ramas y raíces; se utiliza más energía en la respiración de los bosques que en las comunidades de plantas herbáceas y de cultivos.

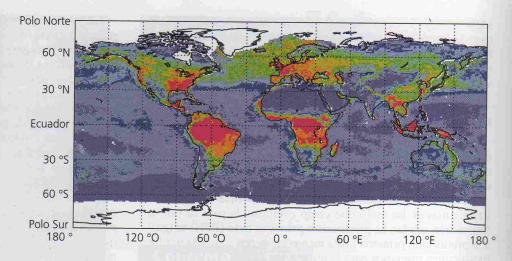
La producción primaria neta se puede expresar como energía por unidad de área por unidad de tiempo (J/m²/año) o como biomasa (peso) de vegetación que se agrega al ecosistema por unidad de superficie por unidad de tiempo (g/m²/año) (la biomasa, por lo general, se expresa como el peso seco de las sustancias orgánicas porque las moléculas de agua no poseen energía utilizable y el contenido de agua de la planta varía en períodos cortos de tiempo). La producción primaria neta de un ecosistema no debe confundirse con la biomasa total de autótrofos fotosintéticos presentes en un determinado momento, esta medida se llama cosecha en pie. La producción primaria neta es la cantidad de biomasa nueva que se agrega en un período de tiempo determinado. Un bosque puede tener una gran cantidad de biomasa de cosecha en pie, pero su producción primaria neta puede ser menor que la de algunas praderas, que no acumulan vegetación porque los animales consumen rápidamente las plantas y también porque ciertas plantas son

La producción primaria neta es diferente en los distintos ecosistemas. Cada ecosistema contribuye de manera diferente a la producción primaria neta total de la tierra (fig. 54-4). Las selvas tropicales están entre los ecosistemas terrestres más productivos y contribuyen con una gran parte de la producción primaria neta del planeta. Los estuarios y los arrecifes de coral también tienen una gran producción primaria neta, pero su contribución total a la producción primaria neta global es relativamente pequeña porque estos ecosistemas cubren sólo una décima parte de la zona cubierta por las selvas tropicales. La contribución del océano abierto a la producción primaria neta es mayor que la de cual-



▲ Fig. 54-4. Producción primaria neta en los distintos ecosistemas. La extensión geográfica (a) y la producción primaria neta por unidad de superficie (b) de los distintos ecosistemas determina su contribución total a la producción primaria neta del mundo (c).

▶ Fig. 54-5. Producción primaria neta anual por regiones de la Tierra. Esta imagen se basa en datos captados por satélites, como la densidad de clorofila. El color violeta claro indica las zonas de menor producción primaria neta y el incremento de la producción primaria neta se indica en el siguiente orden: violeta oscuro, azul claro, verde oscuro, verde claro, amarillo, anaranjado y rojo. Los datos de los océanos son valores promedio entre 1978 y 1983. Los datos continentales son valores promedio entre 1982 y 1990.



quier otro ecosistema, pero esto se debe a su gran tamaño, ya que la producción primaria neta por unidad de superficie es relativamente baja.

Las imágenes por satélite nos permiten estudiar los patrones globales de producción primaria. Estos mapas nos muestran la poca producción que tienen la mayoría de los océanos por unidad de superficie, en contraste con la alta producción de las selvas tropicales. Los ecosistemas terrestres, en su totalidad, contribuyen con dos tercios de la producción primaria neta global y los ecosistemas marinos con un tercio (fig. 54-5).

¿Qué controla o limita la producción primaria en el ecosistema? Para formular esta pregunta de otra manera, ¿qué factores podríamos modificar para aumentar o disminuir la producción primaria en un ecosistema? Estudiaremos a continuación los factores que limitan la producción primaria en los ecosistemas acuáticos.

Producción primaria en ecosistemas marinos y de agua dulce

En los ecosistemas acuáticos (marinos y de agua dulce), la luz y los nutrientes son importantes en el control de la producción primaria.

Limitación de la luz

La radiación solar impulsa la fotosíntesis, por lo que podríamos suponer que la luz es una variable clave en el control de la producción primaria en los océanos. En efecto, la profundidad de la entrada de luz afecta a la producción primaria en la zona fótica de un océano o de un lago (véase fig. 50-16). Más de la mitad de la radiación solar se absorbe en el primer metro de agua. Incluso en aguas "límpidas", sólo el 5 al 10% de la radiación puede llegar a una profundidad de 20 m.

Si la luz es la principal variable que limita la producción primaria en el océano, podríamos suponer que la producción aumentaría a lo largo de un gradiente desde los polos hacia el ecuador, que recibe la mayor intensidad de luz. Sin embargo, podemos ver en la figura 54-5 que no existe este gradiente. Algunas zonas tropicales y subtropicales son muy poco productivas, y otras zonas oceánicas de alta latitud son relativamente productivas. Por lo tanto, la producción primaria en el océano debe estar influida por otro factor.

Limitación de los nutrientes

Los nutrientes limitan la producción primaria más que la luz, en distintas regiones geográficas de océanos y lagos. Un nutriente limitante es el elemento que se debe agregar para aumentar la producción en un área en particular. El nutriente que limita la producción marina, con mayor frecuencia, es el nitrógeno o el fósforo. Las concentraciones de estos nutrientes son muy bajas en la zona fótica, en la que vive el fitoplancton; irónicamente, son más abundantes en aguas profundas, donde hay demasiada oscuridad como para que pueda realizarse la fotosíntesis.

Como detallamos en la **figura 54-6**, los experimentos de enriquecimiento de nutrientes confirmaron que el nitrógeno limita el crecimiento del fitoplancton en la costa sur de Long Island, en Nueva York. Las aplicaciones prácticas de este trabajo incluyen la prevención de un aumento de algas debido a la contaminación que fertiliza al fitoplancton. La eliminación de fosfatos de las aguas cloacales no ayudará a resolver el problema del brote de algas si no se controla también la contaminación de nitrógeno.

Sin embargo, grandes áreas del océano tienen baja densidad de fitoplancton a pesar de tener una concentración de nitrógeno relativamente alta. Por ejemplo, las aguas del Mar de los Sargazos, una zona subtropical del Océano Atlántico, son unas de las más transparentes del mundo por su baja densidad de fitoplancton. En una serie de experimentos de enriquecimiento de nutrientes se descubrió que, en este caso, la disponibilidad de hierro como micronutriente es la que limita la producción primaria (cuadro 54-1).

Esta prueba de que el hierro limita la producción en algunos ecosistemas oceánicos indujo a los ecólogos marinos a realizar varios experimentos de campo a gran escala en el Océano Pacífico durante las dos últimas décadas. Por ejemplo, en un estudio, los investigadores esparcieron concentraciones bajas de hierro disuelto en 72 km² del océano y luego midieron el cambio en la densidad del fitoplancton en un período de siete días. Se produjo un florecimiento masivo del fitoplancton, con un aumento de 27 veces en la concentración de clorofila en muestras de agua de zonas estudiadas.

¿Por qué las concentraciones de hierro son naturalmente bajas en algunas regiones oceánicas? El polvo arrastrado por el viento desde la zona continental es el primer proceso que lleva hierro al

Figura 54-6

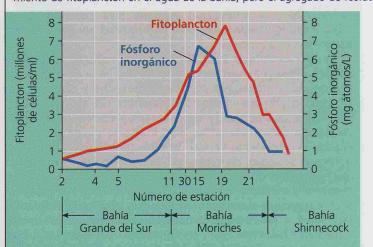
Investigación ¿Cuál es el nutriente que limita la producción de fitoplancton en la costa de Long Island?

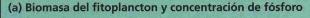
EXPERIMENTO La contaminación procedente de criaderos de patos concentrados cerca de la bahía Moriches aporta nitrógeno y fósforo al agua de la costa de Long Island. Los investigadores cultivaron el fitoplancton *Nannochloris atomus* en agua obtenida de varias bahías.

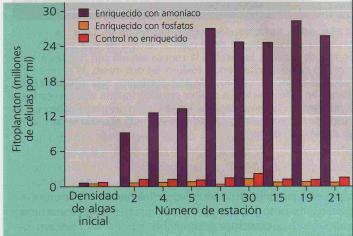
Costa de Long Island, Nueva York. Los números en el mapa indican las estaciones de recolección de datos.



La abundancia de fitoplancton es paralela a la abundancia de fósforo en el agua (a). El nitrógeno, sin embargo, se capta de forma inmediata por las algas, y no se encuentra nitrógeno libre en las aguas costeras. El agregado de amoníaco (NH₄+) produjo un gran crecimiento de fitoplancton en el agua de la bahía, pero el agregado de fosfato (PO₄³⁺) no indujo el crecimiento de algas (b).







(b) Respuesta del fitoplancton al enriquecimiento de nutrientes

CONCLUSIÓN La adición de fósforo, que ya se encontraba en grandes cantidades, no tuvo ningún efecto sobre el crecimiento de Nannochloris, mientras que la adición de nitrógeno aumentó notablemente la densidad de algas. Los ecólogos concluyeron que, en este ecosistema, el nutriente limitante del crecimiento del fitoplancton es el nitrógeno

Cuadro 54-1. Experimento de enriquecimiento de nutrientes en muestras del Mar de los Sargazos

Nutrientes añadidos al cultivo experimental	Captación relativa de ¹⁴ C en los cultivos*
Ninguno (control)	1,00
Nitrógeno (N) + fósforo (P) solamente	1,10
N + P + metales (excluyendo hierro)	1,08
N + P + metales (incluyendo hierro)	12,90
N + P + hierro	12,00

^{*} La captación relativa de 14C en los cultivos mide la producción primaria. Datos obtenidos de Menzel y Ryther, *Deep Sea Research* (1961): 276-281.

maiolell (eb)

océano, y en la zona central del Océano Pacífico y del Océano Atlántico llega poco polvo.

El factor hierro en los ecosistemas marinos se relaciona con el factor nitrógeno. En lugares donde el hierro es limitante, añadir hierro estimula el crecimiento de cianobacterias fijadoras de oxígeno, que convierten el N₂ atmosférico en compuestos nitrogenados (véase cap. 27). Estos nutrientes nitrogenados, a su vez, estimulan la proliferación de fitoplancton eucariótico. Esta relación se puede resumir de la siguiente manera:

Hierro $\stackrel{+}{\rightarrow}$ Cianobacterias $\stackrel{+}{\rightarrow}$ Fijación de nitrógeno $\stackrel{+}{\rightarrow}$ Producción de fitoplancton

En zonas de surgencias, donde hay un desplazamiento de aguas profundas ricas en nutrientes hacia la superficie del océano, la producción primaria es excepcionalmente alta. Esto refuerza la



▲ Fig. 54-7. Eutroficación experimental de un lago. En 1974 se separó la cuenca alejada de la cuenca cercana de este lago por una cortina de plástico. Se fertilizó la cuenca alejada con fuentes inorgánicas de carbono, nitrógeno y fósforo. En dos meses, la cuenca fertilizada se cubrió de un brote de cianobacterias, que se ven de color blanco en la fotografía. La cuenca cercana, tratada sólo con carbono y nitrógeno, no presentó cambios. En este caso, el fósforo fue el nutriente limitante clave, y su adición estimuló el crecimiento explosivo de las cianobacterias.

hipótesis de que la disponibilidad de los nutrientes determina la producción primaria marina. El suministro estable de nutrientes estimula el crecimiento de la población de fitoplancton que forma la base de la red alimentaria marina; por lo tanto, las zonas de surgencias son las principales ubicaciones pesqueras. Las principales áreas de surgencias están en el Océano Antártico y en las aguas costeras de Perú, California y en zonas de África Occidental.

La limitación de nutrientes también es frecuente en lagos de agua dulce. Durante la década de 1970, los científicos, entre ellos, David Schindler de la Universidad de Alberta, Canadá, notaron que el derrame de aguas cloacales y de fertilizantes provenientes de haciendas y jardines agregaba grandes cantidades de nutrientes a los lagos. En muchos lagos, las comunidades de fitoplancton que estaban dominadas por diatomeas o algas verdes fueron reemplazadas por cianobacterias. Este proceso, conocido como eutroficación (del griego eutrophos, bien nutrido), tiene un intervalo amplio de impactos ecológicos, entre ellos, la eventual pérdida de todas las especies de peces del lago, salvo las más resistentes (véase fig. 50-17). Para controlar la eutroficación es necesario conocer cuáles son los nutrientes contaminantes que permiten el crecimiento de las cianobacterias; el nitrógeno pocas veces es el factor limitante de la producción primaria en los lagos. Schindler realizó una serie de experimentos en lagos que determinaron que el fósforo es el nutriente que limita el crecimiento de las cianobacerias (fig. 54-7). Su investigación produjo el uso de detergentes sin fosfato y otras modificaciones de la calidad del agua.

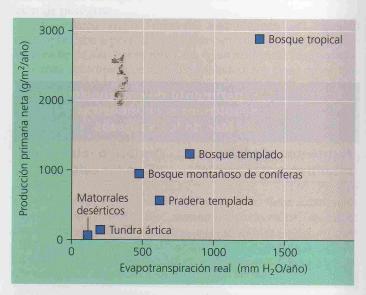
Producción primaria en ecosistemas terrestres y pantanosos

A gran escala geográfica, la temperatura y la humedad son los factores clave que controlan la producción primaria en los

ecosistemas terrestres y en terrenos pantanosos. Como vemos en la figura 54-3b, las selvas tropicales, con sus condiciones cálidas y húmedas que promueven el crecimiento de las plantas, son los ecosistemas terrestres más productivos. En cambio, los ecosistemas terrestres de baja producción son secos, como los desiertos, que reciben pocas precipitaciones -o fríos y secos- por ejemplo, la tundra del ártico. Entre estos dos extremos se encuentran el bosque templado y la pradera, que son ecosistemas con clima moderado y niveles de producción intermedios. Este contraste de climas se puede representar midiendo la evapotranspiración real, que es la cantidad de agua transpirada por las plantas y evaporada de un paisaje, que, por lo general, se mide en milímetros. La evapotranspiración real aumenta con el incremento de precipitaciones en una región y con la cantidad de energía solar disponible para producir evaporación y transpiración. En la figura 54-8 se muestra la relación positiva que existe entre la evapotranspiración real y la producción primaria neta en ecosistemas seleccionados, desde una zona de arbustos en un desierto hasta una selva tropical.

En una escala más local, los nutrientes minerales del suelo pueden desempeñar un papel fundamental en la limitación de la producción primaria en ecosistemas terrestres y pantanos. La producción primaria elimina los nutrientes del suelo, a veces, con mayor rapidez con la que son reemplazados. En algunos casos, una deficiencia de un solo nutriente puede retrasar o detener el crecimiento vegetal. Es poco probable que todos los nutrientes se agoten de forma simultánea. Si existe un nutriente que es limitante de la producción, la adición de otro nutriente no limitante que escasea, no estimulará la producción. Por ejemplo, si el nitrógeno es el nutriente limitante, la adición de fósforo no estimulará la producción. El nitrógeno adicional actuará como estimulante hasta que algún otro nutriente -por ejemplo, el fósforo- pase a ser limitante (fig. 54-9). El nitrógeno y el fósforo son casi siempre los nutrientes limitantes de la producción terrestre y de pantanos.

Los estudios que relacionan los nutrientes con la producción primaria tienen aplicaciones prácticas en la agricultura. Los agri-

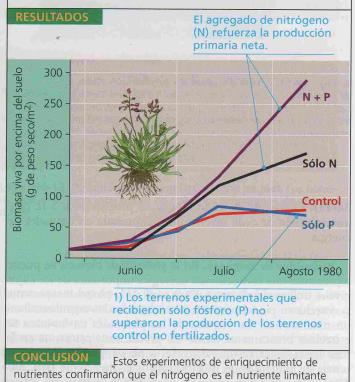


▲ Fig. 54-8. Evapotranspiración real (temperatura y humedad) en relación a la producción primaria neta terrestre en ecosistemas seleccionados.

Figura 54-9

muestigación ¿Cuál es el nutriente limitante en la marisma salada de la bahía de Hudson, el fósforo o el nitrógeno?

Experimento En el verano de 1980, los investigadores dividieron los terrenos experimentales de la marisma salada en cuatro grupos: en el primer grupo agregaron fósforo, en el segundo nitrógeno, en el tercero fósforo y nitrógeno, y en el cuarto grupo, el grupo control, no se agregaron fertilizantes.



cultores aumentan al máximo el rendimiento de sus cultivos utilizando fertilizantes que poseen un equilibrio adecuado de nutrientes para el suelo local y el tipo de cultivo.

del crecimiento de las plantas en esta marisma salada.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Por qué solo una pequeña porción de la energía solar que llega a la atmósfera es almacenada por los productores primarios?
- 2. ¿Cómo pueden determinar los ecólogos experimentalmente el factor limitante de la producción primaria en un ecosistema?
- **3.** ¿Por qué el océano abierto representa casi el 25% de la producción primaria de la Tierra a pesar de que su índice de producción primaria es más bien bajo?
- 4. ¿Por qué la producción primaria neta de un ecosistema es menor que su producción primaria bruta?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

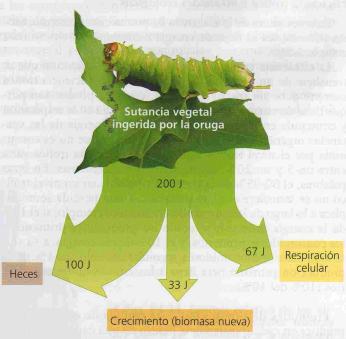
Concepto 54-3

La transferencia de energía entre niveles tróficos tiene una eficiencia menor del 20%

La cantidad de energía química contenida en los alimentos de los consumidores que pasa a formar parte de su biomasa nueva durante un período de tiempo determinado se denomina **producción secundaria** del ecosistema. Consideremos la transferencia de sustancias orgánicas desde los productores primarios a los herbívoros, los consumidores primarios. En la mayoría de los ecosistemas, los herbívoros consumen sólo una pequeña parte del material producido por las plantas. Y no pueden digerir todas las sustancias vegetales que ingieren, como podremos ver si caminamos por una granja. Gran parte de la producción primaria no se utiliza por los consumidores. Analicemos este proceso de transferencia de energía más de cerca.

Eficiencia de producción

Examinemos en primer lugar la producción secundaria en un organismo individual: una oruga. Cuando la oruga se alimenta de la hoja de una planta, sólo utiliza 33 J de 200 J (48 cal), o una sexta parte de la energía de la hoja, para su producción secundaria o crecimiento (fig. 54-10). La oruga utiliza parte de la energía restante para la respiración celular y el resto lo elimina en las heces. La energía contenida en las heces permanece en el ecosistema, y será consumida por los detritívoros. La energía que la oruga utiliza para su respiración, sin embargo, sale del ecosistema en forma de calor. Por ese motivo habla-



▲ Fig. 54-10. Partición de la energía en un eslabón de la cadena alimentaria. La oruga utiliza menos del 17% de su alimento para producción secundaria (crecimiento).

mos de flujo de la energía y no de ciclo de la energía en el ecosistema. Sólo la energía química almacenada por los herbívoros como biomasa (por medio del crecimiento y la producción de descendencia) está disponible para usos de alimento para los consumidores secundarios.

El ejemplo de nuestra oruga se basa en el tejido de la hoja que ésta consume, pero no se refiere a la sustancia de la planta que no se come. La mayor parte de la producción primaria neta, en realidad, no se consume por los herbívoros y no se convierte en producción secundaria. Esto lo atestigua el verdor de la mayoría de los paisajes terrestres.

Podemos medir la eficiencia de los animales como transformadores de energía utilizando la siguiente ecuación:

La producción secundaria neta es la energía almacenada en la biomasa representada por el crecimiento y la reproducción. La asimilación consiste en la energía total captada y utilizada para el crecimiento, la reproducción y la respiración. La eficiencia de producción, por lo tanto, es la fracción de energía almacenada en el alimento que no se utiliza en la respiración. En el caso de la oruga de la figura 54-10, la eficiencia de la producción es del 33%; 67 J de 100 J de la energía asimilada se utilizan para la respiración (la energía perdida en sustancias no digeridas que se eliminan en las heces no se considera en la asimilación). Las aves y mamíferos poseen una eficiencia baja de producción, de un intervalo del 1-3%, porque utilizan gran parte de la energía para mantener una temperatura corporal constante. Los peces, que son ectotermos (véase cap. 40), tienen una eficiencia de producción de alrededor del 10%. Los insectos son aun más eficientes, con una eficiencia de producción del 40%.

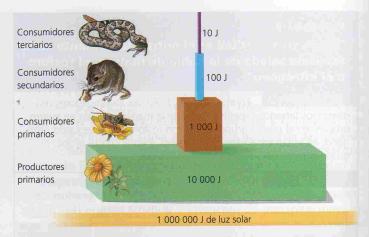
Eficiencia trófica y pirámides ecológicas

Pasemos ahora de la eficiencia de producción de consumidores individuales al flujo de energía a través de niveles tróficos

completos.

La eficiencia trófica es el porcentaje de producción que se transfiere de un nivel trófico al siguiente. La eficiencia trófica siempre debe ser menor que la eficiencia de producción porque tiene en cuenta no sólo la energía perdida en la respiración y contenida en las heces, sino también la energía de las sustancias orgánicas en el nivel trófico inferior que no es consumida por el nivel trófico siguiente. La eficiencia trófica varía entre un 5 y un 20%, según el tipo de ecosistemas. En otras palabras, el 80-95% de la energía disponible en un nivel trófico no se transfiere al nivel siguiente. Y esta pérdida se multiplica a lo largo de la cadena alimentaria. Por ejemplo, si el 10% de la energía se transfiere desde los productores primarios a los consumidores primarios, y el 10% de esa energía, a su vez, se transfiere a consumidores secundarios, solo un 1% de la producción primaria neta llega a los consumidores secundarios (10% del 10%).

Pirámides de producción. Esta pérdida de energía que se produce en cada transferencia dentro de una cadena alimentaria se puede representar mediante una pirámide de *producción neta*, en la que los niveles tróficos se apilan en bloques formando la base de la pirámide los productores primarios **(fig.**)



▲ Fig. 54-11. Pirámide ideal de producción neta. Este ejemplo se basa en una eficiencia trófica del 10% para cada eslabón de la cadena alimentaria. Observe que los productores primarios transforman sólo un 1% de la energía solar que reciben en producción primaria neta.

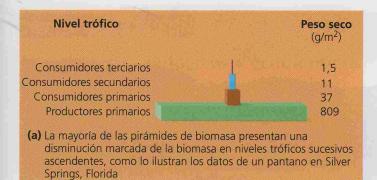
54-11). El tamaño de cada bloque es proporcional a la producción neta de cada nivel trófico, expresada en unidades de energía.

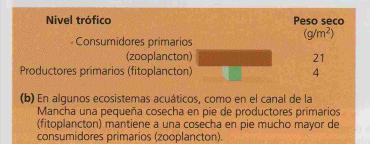
Pirámides de biomasa. En la pirámide de biomasa se puede representar una consecuencia ecológica importante de los bajos niveles tróficos de eficiencia. Cada nivel de la pirámide representa la cosecha en pie (el peso seco total de todos los organismos) en un nivel trófico. La mayoría de las pirámides de biomasa se estrechan bruscamente desde los productores primarios en la base hasta los carnívoros del nivel superior, porque la transferencia de energía entre niveles tróficos es ineficiente (fig. 54-12a). Sin embargo, ciertos ecosistemas acuáticos tienen pirámides de biomasa invertidas: los consumidores primarios superan a los productores (fig. 54-12b). Estas pirámides de biomasa invertidas existen porque los productores -el fitoplancton- crecen, se reproducen y son consumidos por el zooplancton con tanta rapidez que nunca llegan a formar una población o cultivo estable de gran tamaño. En otras palabras, el fitoplancton tiene un tiempo de recambio breve, lo que significa que la biomasa de la cosecha en pie es pequeña en comparación con su producción:

Tiempo de recambio = $\frac{\text{Biomasa de la cosecha en pie (mg/m}^2)}{\text{Producción (mg/m}^2/día)}$

El fitoplancton continúa reemplazando su biomasa a una velocidad rápida, de modo que puede sostener una biomasa de zooplancton mayor que la de su propia biomasa. No obstante, dado que la producción del fitoplancton es mucho mayor que la del zooplancton, la pirámide de *producción* de este ecosistema es mayor en su base, como la de la figura 54-11.

Pirámides de números. La pérdida progresiva de energía a lo largo de una cadena alimentaria limita la masa total de los carnívoros del nivel superior que puede haber en el ecosistema. Sólo un 0,1% de la energía química absorbida en la fotosíntesis puede fluir a través de una red alimentaria hasta un consumidor terciario, como una serpiente, un halcón o un

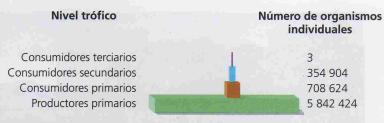




▲ Fig. 54-12. Pirámides de biomasa (cosecha en pie). Los números indican el peso seco (g/m²) de todos los organismos de un nivel trófico.

tiburón (véase fig. 54-11). Esto explica por qué la mayoría de las redes alimentarias incluyen sólo cuatro o cinco niveles tróficos (véase cap. 53).

Existen situaciones en las cuales muchos consumidores pequeños se alimentan de productores primarios más grandes, como en el caso de insectos que se alimentan de los árboles. Pero, en la mayoría de los casos, los depredadores son más grandes que sus presas. Así, los depredadores del nivel superior, por lo general, son animales grandes. En consecuencia, la biomasa limitada en la cima de una pirámide ecológica se concentra en un número más bien pequeño de individuos grandes. Este fenómeno se refleja en una pirámide de números, en la que el tamaño de cada bloque es proporcional al número de organismos individuales presentes en ese nivel trófico (fig. 54-13). Dado que las poblaciones de



▲ Fig. 54-13. Pirámide de números. En un campo de pasto azul de Michigan, un ecosistema basado en la producción de casi 6 millones de plantas mantiene sólo a tres carnívoros del nivel superior.

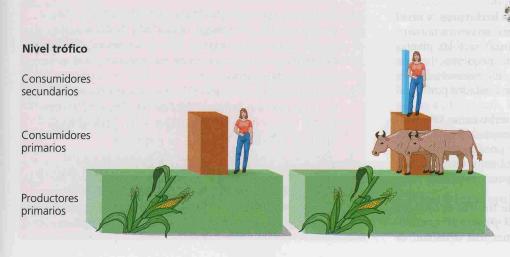
depredadores superiores son pequeñas, y que los animales pueden estar muy espaciados en su hábitat, muchos depredadores están en riesgo de extinción (igual que por las consecuencias evolutivas de las poblaciones de pequeño tamaño que explicamos en el capítulo 23).

La dinámica del flujo de energía a través de los ecosistemas tiene consecuencias importantes para la población humana. La carne es una forma relativamente ineficaz de obtener el producto de la fotosíntesis en el alimento. El ser humano obtiene muchas más calorías alimentándose de cereales, como consumidor primario, que procesando la misma cantidad de cereales a través de otro nivel trófico, al comer carne de animales herbívoros (carne de vaca, de aves, de cerdo, de cordero o peces de cultivo). La agricultura podría alimentar con éxito a muchas más personas en el mundo y con menor cantidad de tierra cultivada si el hombre se alimentara de forma más eficiente, como consumidor primario, sólo de vegetales (fig. 54-14).

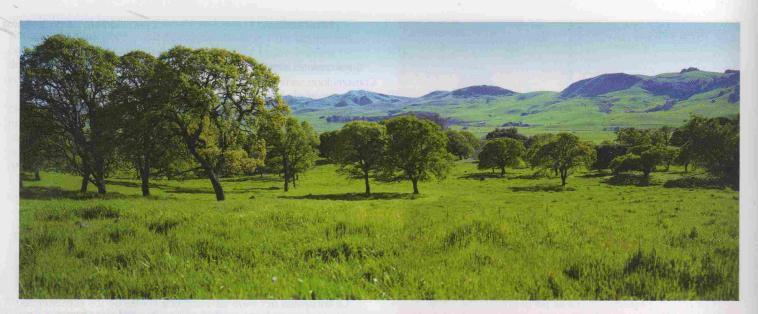
Hipótesis del mundo verde

Con tantos consumidores primarios (herbívoros) que se alimentan de vegetales, ¿cómo podríamos explicar que la mayoría de los ecosistemas son verdes, y contienen una gran cosecha estable de vegetales? De acuerdo con la hipótesis del mundo verde, los herbívoros terrestres consumen más bien poca biomasa vegetal porque están controlados por una variedad de factores, entre ellos, los depredadores, los parásitos y las enfermedades.

¿Qué cantidad de nuestro mundo es verde? En la biomasa vegetal de los ecosistemas terrestres se almacena un total de 83



◆ Fig. 54-14. Energía relativa de los alimentos en los distintos niveles tróficos que puede ser utilizada por la población humana. La mayoría de los seres humanos tienen una dieta intermedia entre estos dos extremos.



▲ Fig. 54-15. Ecosistema verde. La mayoría de los ecosistemas terrestres tienen una gran cosecha en pie de vegetación, a pesar del gran número de herbívoros que viven en ellos. La hipótesis del mundo verde es una posible explicación a esta observación.

 \times 10^{10} toneladas de carbono. Y el índice global de producción primaria terrestre es de alrededor de 5×10^{10} toneladas de biomasa vegetal por año. En una escala global, los herbívoros consumen menos del 17% de la producción primaria neta total de los vegetales por año (el resto se consume por los detritívoros). De este modo, los herbívoros representan sólo una molestia menor para las plantas. Sin embargo, algunos herbívoros tienen el potencial de eliminar completamente la vegetación local en un plazo corto; un ejemplo es la capacidad que tiene la polilla gitana, cuya población crece rápido, de desfoliar áreas de bosques en el noreste de los Estados Unidos. Estas excepciones aumentan nuestra curiosidad sobre por qué la Tierra es tan verde (fig. 54-15).

Según la hipótesis del mundo verde, varios factores controlan a los herbívoros:

- Las plantas tienen defensas contra los herbívoros. Estas defensas incluyen espinas y agentes químicos tóxicos, como los que se describen en el capítulo 39.
- Los nutrientes son los que limitan a los herbívoros, y no el suministro de energía. Los animales necesitan ciertos nutrientes, como el nitrógeno orgánico (proteínas), que las plantas suministran en cantidades relativamente pequeñas. Incluso en un mundo lleno de energía verde, el crecimiento y la reproducción de muchos herbívoros están limitados por la disponibilidad de nutrientes esenciales.
- Los factores abióticos limitan a los herbívoros. Los cambios estacionales de temperatura y humedad desfavorables son ejemplos de factores abióticos que pueden mantener la capacidad de los herbívoros en un ambiente en particular muy por debajo del número necesario para devastar la vegetación.
- La competencia intraespecífica puede limitar el número de herbívoros. La conducta territorial y otras consecuencias de la competencia pueden mantener una densidad de

- población de herbívoros menor que la que puede alimentar la vegetación.
- Las interacciones interespecíficas controlan la densidad de los herbívoros. La hipótesis del mundo verde postula que los depredadores, los parásitos y las enfermedades son los factores más importantes que limitan el crecimiento de las poblaciones de herbívoros. Esto se aplica al modelo descendente de la estructura de la comunidad, al que nos referimos en el capítulo 53.

En la próxima sección veremos cómo la transferencia de nutrientes químicos junto con la energía en las redes alimentarias es parte del reciclaje de nutrientes en el ecosistema.

Evaluación de conceptos

- 1. Un insecto que se alimenta de semillas vegetales que contienen 100 J de energía utiliza 30 J de esa energía para la respiración y excreta 50 J en las heces. ¿Cuál es la producción secundaria neta de ese insecto? ¿Cuál es su eficiencia de producción?
- 2. A escala global, los herbívoros consumen sólo un 17% de la producción primaria neta de las plantas terrestres, pero la mayor parte de la biomasa de las plantas finalmente se consume. Explique su respuesta.
- 3. ¿Por qué la pirámide de producción tiene la misma forma general que la pirámide de biomasa en la mayoría de los ecosistemas? ¿En qué circunstancias podrían diferenciarse ambas pirámides?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 54-4

Los procesos biológicos y geoquímicos movilizan los nutrientes entre las partes orgánicas e inorgánicas del ecosistema

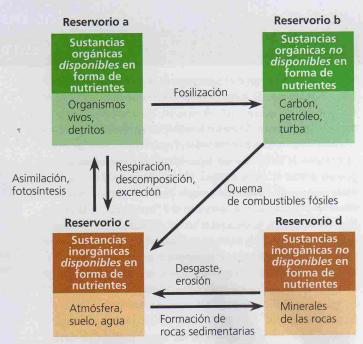
La mayoría de los ecosistemas reciben un influjo inagotable de energía solar, pero los elementos químicos sólo se encuentran en cantidades limitadas (la única fuente extraterrestre de sustancias nuevas son los meteoritos que, ocacionalmente, chocan con la Tierra). La vida sobre la tierra depende del reciclaje de elementos químicos esenciales. Mientras un organismo individual está vivo, gran parte de sus sustancias químicas rotan de modo continuo; asimila nutrientes y libera productos de deshecho. Al morir un organismo los átomos presentes en sus moléculas complejas vuelven como compuestos simples a la atmósfera, al agua y al suelo por acción de los descomponedores. Esta descomposición reabastece los depósitos de nutrientes orgánicos que las plantas y otros organismos autótrofos utilizan para formar nuevas sustancias orgánicas. En los circuitos de los nutrientes participan componentes bióticos y abióticos, por lo que se denominan, también, ciclos biogeoquímicos.

Modelo general de un ciclo químico

La vía específica de una sustancia química a través de un ciclo biogeoquímico, varía con cada elemento en particular, y con la estructura trófica del ecosistema. Sin embargo, podemos, reconocer dos categorías generales de ciclos biogeoquímicos: global y local. El carbono, el oxígeno, el azufre y el nitrógeno están en forma gaseosa en la atmósfera, y los ciclos de estos elementos son esencialmente globales. Por ejemplo, parte de los átomos de carbono y de oxígeno que adquiere un vegetal del aire en forma de CO, pueden haber sido liberados a la atmósfera por la respiración de un organismo en un lugar muy distante. Otros elementos menos móviles, como el fósforo, el potasio y el calcio, por lo general, tienen un ciclo en una escala más localizada, por lo menos a corto plazo. El suelo es el principal reservorio abiótico de estos elementos, que son absorbidos por las raíces de las plantas y, por último, vuelven al suelo por acción de los descomponedores ubicados en la zona.

Antes de examinar los detalles de los ciclos individuales, veamos un modelo general del ciclo de nutrientes que incluye los principales reservorios de los elementos y los procesos de transferencia de elementos entre los reservorios (fig. 54-16). Cada reservorio se define por dos características: la presencia de sustancias orgánicas o inorgánicas y la disponibilidad de las sustancias para ser usadas por los organismos.

Los nutrientes en los organismos vivos y en los detritus (reservorio a en la figura 54-16) están disponibles para otros organismos. Los consumidores se alimentan de organismos vivos y los detritívoros consumen sustancias orgánicas inanimadas. Algunas sustancias se trasladan desde el reservorio orgánico de los seres vivos al reservorio orgánico fósil (reservorio b) hace mucho tiempo, cuando los organismos muertos se sepultaron por la sedimentación durante millones de años, y se convirtieron en carbón, petróleo o turba (combustibles fósiles). Los



▲ Fig. 54-16. Modelo general de ciclo de los nutrientes. Las flechas indican los procesos que movilizan a los nutrientes entre los reservorios

nutrientes de estos depósitos no pueden ser asimilados de forma directa.

Las sustancias inorgánicas (elementos y compuestos) disueltas en el agua o presentes en el suelo o en el aire (reservorio c) pueden ser utilizadas. Los organismos asimilan sustancias de este reservorio directamente y devuelven sustancias químicas mediante la respiración celular, la excreción y la descomposición, que son procesos relativamente rápidos. Si bien los organismos no pueden utilizar directamente los elementos inorgánicos atrapados en las rocas (reservorio d), estos nutrientes pueden entrar en el ciclo mediante la acción del deterioro y la erosión. Igualmente, las sustancias orgánicas que no están disponibles se trasladan al reservorio de nutrientes inorgánicos disponibles al quemarse los combustibles fósiles que liberan las sustancias a la atmósfera.

El rastreo de los elementos a través de ciclos biogeoquímicos particulares es mucho más complejo, en especial, porque los ecosistemas intercambian elementos con otros ecosistemas. Incluso en un estanque, que tiene límites netos, el polvo o las hojas que trae el viento y la aparición de insectos acuáticos puede añadir o eliminar nutrientes clave. Rastrear la entrada y salida de elementos en ecosistemas terrestres con límites menos claros es aun más difícil. Sin embargo, los ecólogos han logrado descubrir los esquemas de los ciclos químicos en varios ecosistemas. Para estudiar el ciclo químico se agregan isótopos radiactivos de los elementos a estudiar en pequeñas cantidades o se sigue el movimiento de los isótopos naturales no radiactivos a través de los componentes bióticos y abióticos del ecosistema.

Ciclos biogeoquímicos

En la **figura 54-17** se describen en detalle los ciclos del agua, del carbono, del nitrógeno y del fósforo. Los diagramas se cen-

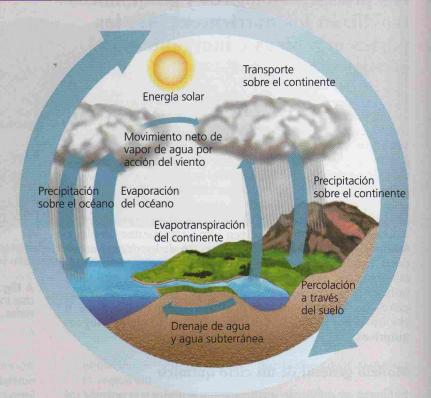
Exploración de los ciclos de los nutrientes

CICLO DEL AGUA

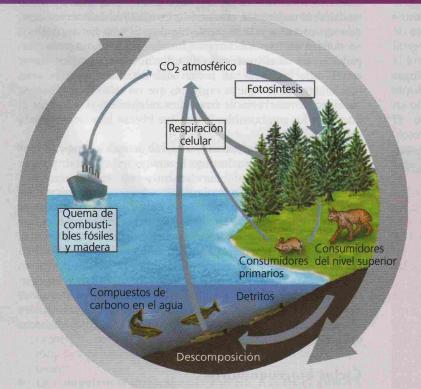
Importancia biológica: el agua es esencial para todos los organismos (véase cap. 3), y su disponibilidad influye en el ritmo de los procesos del ecosistema, en especial, en la producción primaria y descomposición en los ecosistemas terrestres.

Formas disponibles para la vida: el agua líquida es la fase física primaria de utilización del agua, aunque algunos organismos pueden utilizar el vapor de agua. El congelamiento del agua del suelo limita la disponibilidad de agua para las plantas terrestres. Reservorios: los océanos contienen el 97% del agua de la biosfera. Cerca del 2% se encuentra en los glaciares y en las capas del hielo polar, y el 1% restante en lagos, ríos y aguas subterráneas. La cantidad de agua de la atmósfera es mínima.

Procesos clave: los principales procesos que impulsan el ciclo de agua son la evaporación del agua líquida por acción de la energía solar, la condensación del vapor de agua en las nubes, y las precipitaciones. La transpiración de las plantas terrestres moviliza un volumen importante de agua. El flujo de agua superficial y subterránea hace volver el agua a los océanos, y así se completa el ciclo. La anchura de las flechas del diagrama refleja la contribución relativa de cada proceso al movimiento de agua en la biosfera.



CICLO DEL CARBONO



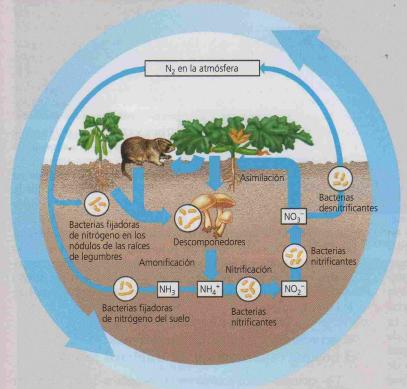
Importancia biológica: el carbono forma el esqueleto de las moléculas orgánicas esenciales a todos los organismos.

Formas disponibles para la vida: los organismos fotosintéticos utilizan CO₂ durante la fotosíntesis y convierten al carbono en formas orgánicas que son utilizadas por los consumidores, entre ellos, los procariontes heterótrofos (véase cap. 27).

Reservorios: los principales reservorios de carbono son los combustibles fósiles, el suelo, los sedimentos de los ecosistemas acuáticos, los océanos (compuestos de carbono disueltos), la biomasa vegetal y animal, y la atmósfera (CO₂). El mayor reservorio son las rocas sedimentarias como la piedra caliza; sin embargo, esta última se recicla muy lentamente.

Procesos clave: cada año, las plantas y el fitoplancton utilizan gran parte del CO₂ atmosférico para realizar la fotosíntesis. Esta cantidad es casi igual al CO₂ que se agrega a la atmósfera por medio de la respiración celular que realizan los productores y los consumidores. En el tiempo geológico, los volcanes son una fuente importante de CO₂. La quema de combustibles fósiles añade grandes cantidades de CO₂ a la atmósfera. La anchura de las flechas refleja la contribución relativa de cada proceso.

CICLO DEL NITRÓGENO



Importancia biológica: el nitrógeno es un componente de los aminoácidos, las proteínas y los ácidos nucleicos, y es un nutriente vegetal crucial y limitante.

Formas disponibles para la vida: las plantas y las algas pueden utilizar el nitrógeno en dos formas inorgánicas: amoníaco (NH_4^+) o nitrato (NO_3^-) . Diversas bacterias pueden utilizar NH_4^+ , NO_3^- y nitritos (NO_2^-) . Los animales pueden utilizar solo las formas orgánicas de nitrógeno (como los aminoácidos y las proteínas).

Reservorios: el principal reservorio de nitrógeno es la atmósfera, que está formada por un 80% de nitrógeno gaseoso (N₂). El resto de los reservorios se encuentran en el suelo; en los sedimentos de los lagos, ríos y océanos; disueltos en los sistemas de aguas superficiales y de aguas subterráneas, y en la biomasa de organismos vivos.

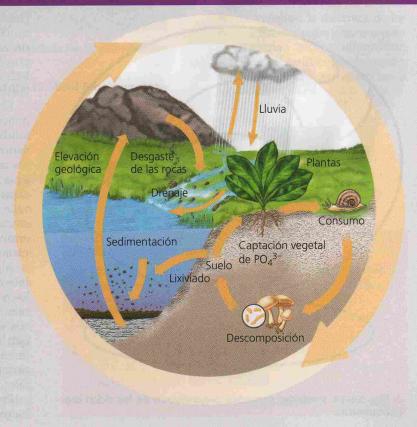
Procesos clave: la principal vía de entrada del nitrógeno al ecosistema es la *fijación de nitrógeno*, que es la conversión de N₂ por acción de las bacterias en formas que pueden ser utilizadas para sintetizar compuestos orgánicos nitrogenados (véase cap. 37). Una parte del nitrógeno también es fijada por la luz. Los fertilizantes con nitrógeno, las precipitaciones y el polvo también traen importantes cantidades de NH₄+ y NO₃⁻ a los ecosistemas. La *amonificación* es la descomposición del nitrógeno orgánico en NH₄+. La *nitrificación* es la conversión del NH₄+ en NO₃⁻ por acción de las bacterias nitrificantes. En condiciones anaerobias, las bacterias nitrificantes utilizan NO₃⁻ en lugar de O₂ para su metabolismo, y liberan N₂ en un proceso conocido como *desnitrificación*. La anchura de las flechas refleja la contribución relativa de cada proceso.

CICLO DEL FÓSFORO

Importancia biológica: los organismos requieren fósforo como principal constituyente de los ácidos nucleicos, los fosfolípidos y el ATP y otras moléculas almacenadoras de energía, y como constituyente mineral de los huesos y los dientes.

Formas disponibles para la vida: la única forma de fósforo inorgánico de importancia biológica es el fosfato (PO₄³⁻), que las plantas absorben y utilizan para sintetizar compuestos orgánicos. Reservorios: la mayor acumulación de fósforo se encuentra en las rocas sedimentarias de origen marino. También hay grandes cantidades de fósforo en el suelo, en los océanos (en forma disuelta) y en los organismos. El humus y las partículas de suelo se unen a los fosfatos, y el ciclo del fósforo tiende a estar bastante localizado en los ecosistemas.

Procesos clave: el desgaste de las rocas añade fosfato gradualmente al suelo; parte se lixivia hacia las aguas subterráneas y a las aguas superficiales y, por último, llega al mar. Los productores captan fosfato y lo incorporan a las moléculas biológicas. Éste es ingerido por los consumidores y se distribuye a toda la red alimentaria. El fosfato vuelve al suelo o al agua por medio de la descomposición de la biomasa o de la excreción de los consumidores. Debido a que no hay gases que contengan fósforo, sólo una pequeña cantidad de fósforo se moviliza en la atmósfera, por lo general, en forma de polvo y por gotitas de agua del mar. La anchura de las flechas refleja la contribución relativa de cada proceso.

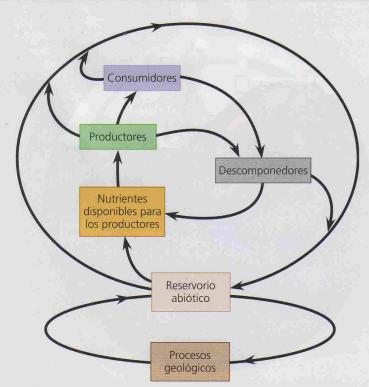


tran en cuatro factores importantes que los ecólogos consideran al investigar los ciclos biogeoquímicos:

- 1. La importancia biológica de cada sustancia química
- 2. Las formas en que cada sustancia química está disponible o se utiliza por los organismos
- 3. Los principales repositores de los reservorios de cada sustancia química
- 4. Los procesos clave que impulsan el movimiento de cada sustancia a través de su ciclo biogeoquímico.

Tasas de descomposición y de reciclaje de nutrientes

Una vez que hemos examinado varios ciclos biogeoquímicos individuales, podemos revisar el patrón general de un ciclo químico como se ilustra en la figura 54-18. Observamos, una vez más, el papel clave de los descomponedores (detritívoros). La velocidad del ciclo de los nutrientes en los distintos ecosistemas es muy variable, como consecuencia de las diferencias en la tasa de descomposición. En las selvas tropicales, por ejemplo, la mayoría de las sustancias orgánicas se descomponen en pocos meses o años, mientras que, en bosques templados, la descomposición dura de cuatro a seis años en promedio. La diferencia se debe, en gran parte, a que, en las selvas tropicales, las temperaturas son más elevadas y las precipitaciones, más abundantes. La temperatura y la disponibilidad de agua afectan a las tasas de descomposición y al tiempo del ciclo de los nutrientes. Al igual que la producción primaria neta, la tasa de descomposición de los ecosistemas terrestres aumenta con la evapotranspiración real (otros factores que también pueden influir en el ciclo de los



▲ Fig. 54-18. Revisión: esquema generalizado de los ciclos biogeoquímicos.

nutrientes son la química del suelo local y la frecuencia de los incendios).

Cuando se produce la descomposición en una selva tropical, se acumulan relativamente pocas sustancias orgánicas en las hojas caídas en el suelo; cerca del 75% de los nutrientes del ecosistema se encuentran en los troncos leñosos de los árboles, y cerca del 10% en el suelo. Las concentraciones relativamente bajas de algunos nutrientes en el suelo de las selvas tropicales se debe a que los ciclos son rápidos y no a una escasez de estos elementos en el ecosistema. En los bosques templados, donde la descomposición es mucho más lenta, el suelo puede contener hasta un 50% de toda la materia orgánica del ecosistema. Los nutrientes presentes en los detritos y en el suelo del bosque templado permanecen durante períodos más prolongados antes de ser asimilados por las plantas.

En los ecosistemas acuáticos, la descomposición en el barro anaerobio puede tardar 50 años o más. Los sedimentos de la base se pueden comparar con la capa de detritos de los ecosistemas terrestres; sin embargo, las algas y las plantas acuáticas, por lo general, asimilan nutrientes del agua en forma directa. Los sedimentos constituyen un sumidero de nutrientes, y los ecosistemas acuáticos son muy productivos sólo si hay intercambio entre las capas profundas de agua y la superficie (como en las regiones de surgencia descritas en una sección anterior de este capítulo).

Vegetación y ciclo de los nutrientes: el bosque experimental de Hubbard Brook

Un ejemplo de investigación ecológica a largo plazo en América del Norte es el estudio que están realizando desde 1963 un grupo de científicos liderados por Herbert Bormann y Gene Likens (véase la entrevista en las páginas 1078-1079) para estudiar el ciclo de los nutrientes en el ecosistema de un bosque. El sitio del estudio, el bosque experimental de Hubbard Brook en las Montañas Blancas de New Hampshire, es un bosque caduco en el que existen diversos valles, cada uno de ellos drenado por un pequeño riachuelo tributario de Hubbard Brook. Cerca de la superficie del suelo hay un lecho de rocas impenetrable al agua, y cada valle constituye una cuenca que se drena sólo por medio de su riachuelo.

El grupo de investigación primero determinó el presupuesto mineral de cada uno de los seis valles midiendo la entrada y salida de varios nutrientes clave. Recolectaron agua de lluvia en varios sitios para medir la cantidad de agua y minerales disueltos que entran en el ecosistema. Para controlar la pérdida de agua y minerales, construyeron una pequeña represa con un canal en forma de Va lo ancho del riachuelo en la base de cada valle (fig. 54-19a). Cerca del 60% del agua agregada en el ecosistema proveniente de la lluvia y de la nieve sale a través del arroyo, y el 40% restante se pierde por transpiración de las plantas y por evaporación de otros organismos y del suelo.

Algunos estudios preliminares confirmaron que el ciclo interno de un ecosistema terrestre conserva la mayor parte de los nutrientes minerales. Por ejemplo, por medio del riachuelo salió del valle sólo un 0,3% más de calcio (Ca²+) del que entró con el agua de lluvia, y esta pequeña pérdida neta es probable que haya sido reemplazada por la descomposición química del lecho de rocas. Durante la mayor parte del tiempo, el bosque tuvo pequeñas ganancias netas de unos pocos nutrientes minerales, entre ellos, nitrógeno.

En un experimento se cortaron los árboles de un valle y luego se pulverizó el valle con herbicidas durante tres años



(b) Una cuenca fue talada para estudiar los efectos de la pérdida de vegetación sobre el drenaje y el ciclo de los nutrientes.



(c) La concentración de nitrato en el drenaje de agua de la cuenca deforestada fue 60 veces mayor que en una cuenca control (no talada).

▲ Fig. 54-19. Ciclo de los nutrientes en el bosque experimental Hubbard Brook: un ejemplo de investigación ecológica a largo plazo.

para evitar el crecimiento de plantas (**fig. 54-19b**). Todas las plantas originales se dejaron en su lugar hasta su descomposición. Se comparó la entrada y salida de agua y minerales, en esta cuenca experimental alterada, con la entrada y salida en una cuenca control. Al cabo de tres años, la filtración de agua de la cuenca alterada aumentó en un 30-40%, porque no había plantas que absorbieran y transpiraran agua del suelo. Las pérdidas netas de minerales de la cuenca alterada fueron enormes. La concentración de Ca²+ en el riachuelo, por ejemplo, aumentó cuatro veces, y la concentración de K+ aumentó 15 veces. Más extraordinaria aun fue la pérdida de nitrato, que aumentó su concentración en el riachuelo 60 veces (**fig. 54-19c**). Este nutriente mineral vital fue drenado del ecosistema, pero, además, alcanzó un nivel considerado peligroso para el agua potable en el riachuelo.

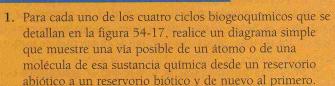
Este estudio demostró que las plantas controlan la cantidad de nutrientes que abandonan un ecosistema de bosque intac-

to. El efecto de la eliminación de los árboles es casi inmediato, en pocos meses, y continúa mientras las plantas están ausentes.

Los datos obtenidos en Hubbard Brook durante 40 años revelaron algunas otras tendencias. Por ejemplo, desde la década de 1950, las lluvias ácidas y la nieve han disuelto la mayor parte del Ca2+ del suelo del bosque, y lo han arrastrado los arroyos. En 1990, la biomasa del bosque de Hubbard Brook había dejado de crecer, posiblemente, por falta de Ca2+. Para probar la posibilidad de limitación del crecimiento por un suministro inadecuado de calcio, los ecólogos de Hubbard Brook comenzaron un experimento masivo en 1998. En primer lugar, establecieron una cuenca control y una cuenca experimental, que evaluaron durante dos años. Luego añadieron Ca2+ desde un helicóptero a la cuenca experimental. Como indica Gene Likens en la entrevista de las páginas 1078-1079, el suelo enriquecido con Ca2+ ya muestra signos de aumento del crecimiento.

Los resultados de los estudios de Hubbard Brook y de otros 25 proyectos de investigación ecológica a largo plazo en los Estados Unidos, no sólo evalúan la dinámica de los ecosistemas naturales, sino que también aportan mucha información sobre los mecanismos por los cuales las actividades humanas afectan a estos procesos.

Evaluación de conceptos



2. ¿Por qué la deforestación de una cuenca de agua aumenta la concentración de nitratos en los arroyos que drenan la cuenca?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

La población humana está alterando los ciclos químicos de toda la biosfera

La población humana ha crecido y nuestras actividades y capacidades tecnológicas han trastornado la estructura trófica, el flujo de energía y el ciclo químico de los ecosistemas en casi todo el mundo. Como veremos en esta sección, los efectos, a veces, son regionales o locales, pero el impacto ecológico del ser humano puede ser global.

Enriquecimiento de nutrientes

La actividad humana, muchas veces, altera los ciclos de los nutrientes, los elimina de una parte de la biosfera y los agrega en otra. En el nivel más simple, una persona que come un trozo de brócoli en Washington DC, consume nutrientes que días antes podrían haber estado en el suelo de California; y poco tiempo después, parte de estos nutrientes estarán en el río Potomac camino al mar, después de haber pasado por el sistema digestivo del individuo y por las instalaciones cloacales locales. A gran escala, los nutrientes del suelo de una granja se pueden verter hacia arroyos y lagos, y producirse una disminución en una zona, un exceso en otra y la interrupción del ciclo químico natural en ambas áreas. Además de transportar nutrientes de una ubicación a otra, el ser humano agrega sustancias nuevas —muchas de ellas tóxicas— a los ecosistemas.

El hombre se ha inmiscuido en los ciclos de nutrientes hasta tal punto que, para comprenderlos, se deben tener en cuenta estos efectos. Veamos algunos ejemplos específicos del impacto del hombre en la dinámica química de la biosfera.

Agricultura y ciclo del nitrógeno

Si se elimina la vegetación natural de una zona, la reserva de nutrientes que queda en el suelo es suficiente para que crezcan nuevos cultivos durante un tiempo sin que sea necesario el suplemento de nutrientes. Sin embargo, en los ecosistemas agrícolas, gran parte de estos nutrientes no se reciclan sino que se exportan de la zona en forma de biomasa de la cosecha (fig. 54-20). El período "libre" de producción de cultivos -sin necesidad de añadir nutrientes al suelo- es muy variable. Cuando se cultivaron por primera vez las praderas de América del Norte, por ejemplo, se logró producir buenos cultivos durante muchos años porque la reserva de sustancias orgánicas en descomposición del suelo continuó proporcionando nuevos nutrientes. Algunas zonas taladas de los trópicos, en cambio, se pueden cultivar sólo durante uno o dos años porque el suelo contiene muy poca cantidad de nutrientes del ecosistema. A pesar de estas variaciones, en cualquier zona de agricultura intensa, la reserva natural de nutrientes se termina

El principal nutriente que se pierde con la agricultura es el nitrógeno; la agricultura ejerce un gran impacto en el ciclo del nitrógeno. El arado y la mezcla del suelo son procesos que aumentan la velocidad de descomposición de las sustancias orgánicas, y liberan nitrógeno utilizable que se elimina del ecosistema cuando se cosechan los cultivos. En los ecosistemas agrícolas se utilizan fertilizantes industriales para compensar la pérdida



▲ Fig. 54-20. Impacto de la agricultura sobre los nutrientes del suelo. La eliminación de biomasa vegetal con la cosecha elimina nutrientes minerales que de otro modo volverían al suelo local. Para reemplazar la pérdida de nutrientes, los agricultores deben añadir fertilizantes orgánicos, como estiércol o paja, o fertilizantes industriales.

de nitrógeno. Además, como vimos en el caso de Hubbard Brook, al no haber plantas que capten el nitrato del suelo, los nitratos son lixiviados del ecosistema.

Según estudios recientes, las actividades humanas han aumentado al doble el suplemento de nitrógeno fijo del planeta disponible para los productores primarios. La causa principal es la fijación de nitrógeno industrial de los fertilizantes. pero también tiene importancia el cultivo de legumbres con sus simbiontes fijadores de nitrógeno. Además, la quema deliberada de los campos después de la cosecha, y la quema para eliminar selvas tropicales y utilizar el suelo para la agricultura, libera compuestos de nitrógeno almacenados en el suelo y en la vegetación. Esto aumenta el ciclo del nitrógeno. El exceso de suplementos de nitrógeno fijo también se asocia con una mayor liberación de N, y de óxidos de nitrógeno al aire por las bacterias desnitrificantes (véase fig. 54-17) (los óxidos de nitrógeno pueden contribuir al calentamiento de la atmósfera, a la disminución del ozono y, en algunos ecosistemas, a las precipitaciones ácidas).

Contaminación de ecosistemas acuáticos

El problema principal del exceso de nitrógeno parece ser la carga crítica, la cantidad añadida de un nutriente, por lo general, nitrógeno o fósforo, que las plantas pueden absorber sin dañar la integridad del ecosistema. Los minerales nitrogenados del suelo que exceden la carga crítica finalmente se lixivian hacia las aguas subterráneas o se vuelcan directamente a los ecosistemas de agua dulce o marinos, y así contaminan las fuentes de agua, llenan las vías de agua y producen la muerte de peces. Muchos ríos contaminados con nitratos y amoníaco provenientes de la agricultura y de las aguas cloacales drenan en el Océano Atlántico Norte, aunque el mayor aporte de nitrógeno proviene del norte de Europa. Las concentraciones de nitrato de las aguas subterráneas también están aumentan-

do en zonas agrícolas y, a veces, exceden el nivel máximo considerado seguro para el agua potable (10 mg de nitrato por litro).

Como vimos en el capítulo 50, los lagos se clasifican según la disponibilidad de nutrientes en oligotróficos y eutróficos (véase fig. 50-17). En un lago oligotrófico, la producción primaria es más bien baja porque los nutrientes minerales necesarios para el fitoplancton son escasos. En otros lagos se agregan más nutrientes por las características de la cuenca. Estos nutrientes son capturados por los productores primarios y luego reciclados de forma continua a través de las redes alimentarias de los lagos. Por eso, en lagos eutróficos, la productividad total es mayor.

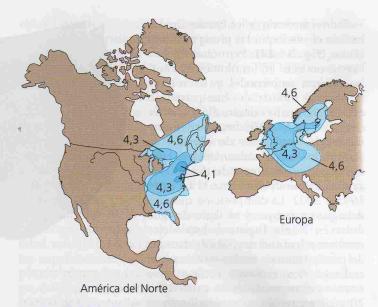
La intromisión del hombre ha alterado los ecosistemas de agua dulce por un proceso llamado eutroficación cultural. Las aguas cloacales y los deshechos industriales; los deshechos animales de los campos de pastoreo y de los corrales de ganado que se vuelcan al agua; y los fertilizantes de zonas agrícolas, recreativas y urbanas que se lixivian, han sobrecargado muchos arroyos, ríos y lagos con nutrientes inorgánicos. Este enriquecimiento, a menudo, produce un aumento explosivo de la densidad de organismos fotosintéticos. Como vimos, el nitrógeno o el fósforo limitan el crecimiento de esta población. En consecuencia, las zonas menos profundas quedan atestadas de algas, lo que imposibilita la navegación y la pesca. El "florecimiento" ("bloom") de algas y de cianobacterias es frecuente (véase fig. 54-7). Un lago eutrófico puede estar sobresaturado de oxígeno producido durante el día por la fotosíntesis, pero puede ser anóxico (pobre en oxígeno) durante la noche, como resultado de la respiración en ausencia de fotosíntesis. Al morir los organismos fotosintéticos y acumularse sustancia orgánica en el lecho del lago, los detritívoros utilizan todo el oxígeno de las aguas profundas.

Todas estas condiciones amenazan a la supervivencia de algunos organismos. Por ejemplo, en la década de 1960, la eutroficación cultural del lago Erie eliminó peces de importancia comercial, como el lucio azul, el pez blanco y la trucha de lago. Desde entonces, se han dictado regulaciones más estrictas que evitan verter desperdicios en el lago, y algunas poblaciones de peces han resurgido, pero muchas especies nativas de peces e invertebrados no se han recuperado.

Precipitación ácida

La combustión de madera y de carbón y otros combustibles fósiles libera óxidos o azufre y nitrógeno que reacciona con el agua de la atmósfera, y forma ácido sulfúrico y ácido nítrico, respectivamente. Los ácidos luego caen a la superficie de la Tierra como precipitaciones ácidas: lluvia, nieve, aguanieve o niebla con un pH menor de 5,6. Las precipitaciones ácidas disminuyen el pH de los ecosistemas acuáticos y afectan a la química del suelo y de los ecosistemas terrestres. Se han producido precipitaciones ácidas debidas al uso de combustibles desde la Revolución Industrial, pero en los últimos cien años han aumentado las emisiones, sobre todo, como consecuencia de las plantas de fundición de minerales y de las plantas generadoras de electricidad.

Las precipitaciones ácidas no son sólo un problema local, sino que constituyen un problema regional y también global. Para evitar problemas de contaminación local, las plantas de fundición y las plantas generadoras se construyen con tubos de salida de gases muy elevados (a más de 300 m de altura). Esto reduce la contaminación a nivel del suelo, pero exporta el



▲ Fig. 54-21. Distribución de las precipitaciones ácidas en América del Norte y Europa en 1980. Los números indican el pH promedio de las precipitaciones en las zonas sombreadas.

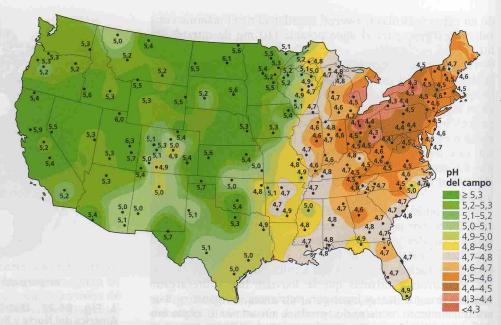
problema hacia zonas alejadas por acción del viento. Los contaminantes sulfurados y nitrogenados debidos a combustión de materiales se arrastran a miles de kilómetros de distancia y luego caen como precipitaciones ácidas.

En la década de 1960, Gene Likens y otros ecólogos documentaron por primera vez el daño a bosques y lagos del este de América del Norte y Europa. Los organismos de los lagos del este de Canadá morían debido a la contaminación del aire por las fábricas de la zona central y occidental de los Estados Unidos. Los lagos y bosques del sur de Noruega y Suecia presentaban mortandad de peces por las lluvias ácidas de contaminantes generados en Gran Bretaña y en Europa Central y Oriental. En 1980, las precipitaciones en grandes áreas de América del Norte y Europa tenían un pH promedio de 4-4,5 y, en algunas ocasiones, las lluvias llegaron a un pH "récord" de 3 (fig. 54-21).

En los ecosistemas terrestres, como los bosques caducos de Nueva Inglaterra, las precipitaciones ácidas producen un cambio del pH del suelo que hace que se lixivien nutrientes, entre otros el calcio (como vimos anteriormente en el estudio de Hubbard Brook). Las deficiencias de nutrientes afectan a la salud de las plantas y limitan su crecimiento. Las precipitaciones ácidas pueden dañar a las plantas directamente al lixiviar nutrientes de sus hojas.

Los ecosistemas de agua dulce son particularmente sensibles a las precipitaciones ácidas. Los lagos de América del Norte, y también del norte de Europa, que se dañan con mayor facilidad por las precipitaciones ácidas son los que tienen lecho de granito. Estos lagos, por lo general, tienen poca capacidad de regulación de los cambios del pH porque la concentración de bicarbonato, un importante regulador, es baja. Las poblaciones de peces han disminuido en miles en estos lagos de Noruega y Suecia, donde el pH del agua disminuyó por debajo de 5. En Canadá, la trucha es un depredador clave en muchos lagos. Si el pH disminuye por debajo de 5,4, las truchas recién nacidas mueren, y son reemplazadas por peces tolerantes al ácido, lo que modifica de manera drástica la dinámica de las redes alimentarias.

Todo el territorio de los Estados Unidos ha sido afectado por las precipitaciones ácidas (fig. 54-22). Pero también hay buenas noticias. En los últimos 30 años, las normas ambientales y las nuevas tecnologías industriales han permitido que muchos países desarrollados, entre ellos, los Estados Unidos, puedan disminuir las emisiones de dióxido de azufre. En los Estados Unidos, por ejemplo, las emisiones de dióxido de azufre disminuyeron un 31% entre 1993 y 2002. La composición química del agua en arroyos y en lagos de agua dulce en Nueva Inglaterra está mejorando con lentitud después de décadas de precipitaciones ácidas intensas. Sin embargo, los ecólogos estiman que estos ecosistemas tardarán otros 10 o 20 años en recuperarse, aunque sigan disminuyendo las emisiones de dióxido de azufre. Mientras tanto, en algunas zonas del centro y del este de Europa, las emisiones masivas de dióxido de azufre y las precipitaciones ácidas continúan, lo que contribuye a la destrucción de grandes áreas de bosques.



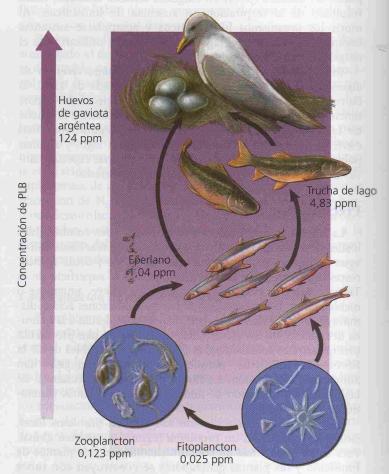
▲ Fig. 54-22. pH promedio de las precipitaciones en los Estados Unidos en 2002.

Tóxicos ambientales

El ser humano libera una inmensa variedad de sustancias químicas tóxicas, entre ellas, miles de sustancias sintéticas que antes no existían en la naturaleza, sin tener en cuenta las consecuencias ecológicas. Los organismos incorporan las sustancias tóxicas del ambiente junto con los nutrientes y el agua. Parte de estas sustancias se metabolizan y se excretan, pero otras se acumulan en tejidos específicos, en especial, en los tejidos adiposos. Una de las razones por las cuales estas toxinas son, en particular, dañinas es porque se concentran cada vez más en los niveles tróficos sucesivos de una red alimentaria, en un proceso llamado magnificación biológica. La magnificación se debe a que la biomasa de un determinado nivel trófico se produce a partir de una biomasa mucho mayor ingerida desde el nivel inferior. Así, los carnívoros del nivel superior tienden a ser los más afectados por los compuestos tóxicos del ambiente.

Una clase de compuestos industriales en la que se produce magnificación biológica son los hidrocarburos clorados, entre ellos, muchos pesticidas, como el DDT, y las sustancias químicas llamadas PCB (bifenilos policlorados). En investigaciones recientes se encontró que muchos de estos compuestos son responsables de alteraciones del sistema endocrino en varias especies animales y en el ser humano. Se ha encontrado magnificación biológica de los PCB en la red alimentaria de los Grandes Lagos, en donde la concentración de PLB en huevos de gaviota argéntea, que está en la cima de la red alimentaria, es casi 5 000 veces mayor que en el fitoplancton, la base de la red alimentaria (fig. 54-23).

Un caso lamentable de magnificación biológica que perjudicó considerablemente a carnívoros del nivel superior es el del DDT, un compuesto químico utilizado para controlar insectos (como el mosquito) y plagas de la agricultura. En la década



▲ Fig. 54-23. Magnificación biológica del PCB en una red alimentaria de los Grandes Lagos.

posterior a la Segunda Guerra Mundial, la industria de los pesticidas promovió los beneficios del DDT sin comprender las consecuencias ecológicas. En los años cincuenta, los científicos comenzaron a descubrir que el DDT persiste en el ambiente y se transporta por el agua hacia otras zonas alejadas del área donde se aplica. Pero, en ese momento, el veneno ya se había convertido en un problema global. Uno de los primeros signos del grave problema ambiental causado por el DDT fue la disminución de la población de pelícanos, quebrantahuesos y águilas, aves que están en la cima de las redes alimentarias. La acumulación de DDT (y de DDE, producto de su descomposición parcial) en los tejidos de estas aves interfiere con el depósito de calcio en la cáscara de sus huevos, lo que también se debe a otros contaminantes ambientales. Al tratar de incubar sus huevos, el peso del ave rompe el cascarón y así disminuye de forma catastrófica su índice reproductivo. En la década de 1960, Rachel Carson ayudó a hacer público este problema en su Silent Spring (véase cap. 50), y en 1971 se prohibió el uso del DDT en los Estados Unidos. La población de las aves afectadas se recuperó de forma espectacular. Sin embargo, este pesticida todavía se utiliza en muchos otros lugares del mundo.

Muchas toxinas no pueden degradarse por acción de los microorganismos y, por lo tanto, persisten en el ambiente durante años o, incluso, décadas. En otros casos, las sustancias químicas liberadas al medio ambiente pueden ser relativamente inofensivas, pero se vuelven tóxicas al reaccionar con otras sustancias o por el metabolismo de los microorganis-

mos. Por ejemplo, el mercurio, un subproducto de la producción del plástico y de la generación de energía por carbón, se vierte en ríos y mares en forma insoluble. Las bacterias del lodo del lecho convierten estos desperdicios en metilmercurio, un compuesto soluble de extrema toxicidad que se acumula en los tejidos de los organismos que consumen peces de aguas contaminadas, incluyendo al ser humano.

Dióxido de carbono atmosférico

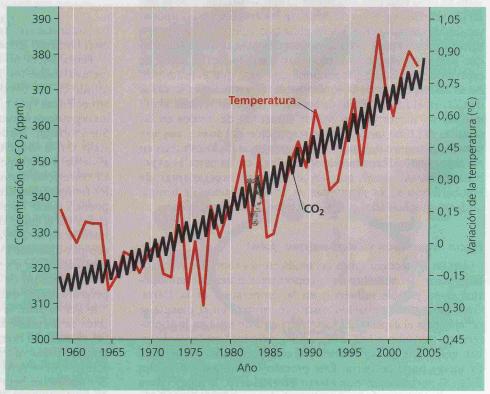
Muchas actividades humanas liberan una variedad de productos de deshecho gaseosos. Antes se pensaba que la vasta atmósfera podía absorber estas sustancias sin consecuencias importantes, pero hoy sabemos que añadir estas sustancias puede producir cambios fundamentales en la composición de la atmósfera y en sus interacciones con el resto de la biosfera. El aumento del nivel de dióxido de carbono atmosférico es un problema apremiante.

Aumento del CO2 atmosférico

Desde la Revolución Industrial, la concentración de CO₂ en la atmósfera ha ido aumentando como consecuen-

cia del uso de combustibles fósiles y de la quema de enormes cantidades de madera eliminada por la deforestación. Los científicos estiman que la concentración promedio de CO_2 en la atmósfera antes de 1850 era de 274 ppm. En 1958, una estación de control comenzó a tomar medidas exactas en la montaña de Mauna Loa en Hawai, donde no existen los efectos variables a corto plazo de las zonas urbanas. En esa época, la concentración de CO_2 era de 316 ppm (fig. 54-24). Hoy, la concentración de CO_2 en la atmósfera excede las 370 ppm, un aumento del 17%. Si continúa aumentando la emisión de CO_2 a este ritmo, en el año 2075, la concentración atmosférica de este gas será el doble de su valor a comienzos de la Revolución Industrial.

El aumento de la productividad de la vegetación es una consecuencia predecible del alza de los niveles de CO_2 . En realidad, cuando las concentraciones de CO_2 aumentan en ambientes experimentales, como los invernaderos, la mayoría de las plantas responden incrementando su crecimiento. Sin embargo, dado que las plantas C_3 están más limitadas por la concentración de CO_2 que las plantas C_4 (véase cap. 10), un efecto del aumento de la concentración global de CO_2 puede ser la diseminación de especies C_3 hacia hábitats terrestres en los que antes predominaban plantas C_4 . Esto podría tener consecuencias importantes para la agricultura. Por ejemplo, el maíz, una planta C_4 que, además, es el cereal más importante en los Estados Unidos, podría ser sustituido por trigo y soja, cultivos C_3 que se producen en mayor medida que el maíz en un ambiente enriquecido con CO_2 . Los científicos están realizan-



▲ Fig. 54-24. Aumento del dióxido de carbono atmosférico en Mauna Loa, Hawai, y temperaturas globales promedio en zonas continentales entre 1958 y 2004. Además de las fluctuaciones estacionales normales, la cantidad total de CO₂ ha aumentado de forma constante (negro). Las temperaturas globales promedio en zonas continentales son fluctuantes, pero hay una tendencia a un calentamiento.

do experimentos de campo a largo plazo para predecir los efectos graduales y complejos del aumento de los niveles de CO₂ sobre la composición de especies en comunidades no agrícolas.

Cómo afecta un nivel alto de ${\rm CO}_2$ a la ecología del bosque: el experimento FACTS-1

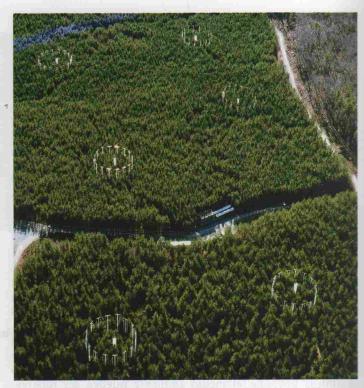
Para evaluar cómo afecta el aumento de la concentración de CO_2 atmosférico al bosque templado, los científicos de la Universidad de Duke comenzaron en 1995 el experimento de Transferencia y Almacenamiento de Carbono en la Atmósfera del Bosque (FACTS–I, Forest-Atmosphere Carbon Transfer and Storage). Se manipula un solo factor ambiental, la concentración de CO_2 , al que están expuestas algunas zonas del bosque. El terreno control está expuesto sólo al CO_2 atmosférico. El resto de los factores, como la temperatura, las precipitaciones, la velocidad y la dirección del viento varían con normalidad en ambos terrenos.

El experimento FACTS-I incluye seis parcelas en una región de 200 acres (80 hectáreas) de pino taeda (*Pinus taeda*) en el bosque experimental de la Universidad de Duke. Cada parcela está formada por un área circular, de unos 30 m de diámetro, rodeada por 16 torres (**fig. 54-25**). En tres de los terrenos (los terrenos experimentales), las torres producen aire que contiene una concentración de ${\rm CO_2}$ igual a 1,5 la concentración actual de ${\rm CO_2}$ en la atmósfera. En una torre alta ubicada en el centro de cada terreno experimental se ubican instrumentos que miden la dirección y la velocidad del viento, y ajustan la distribución de ${\rm CO_2}$ para mantenerla estable. Los tres terrenos restantes sirven como control.

El estudio FACTS-I está investigando la influencia de la elevación del CO₂ en el crecimiento de los árboles, en la concentración de carbono en el suelo, en la población de insectos, en la humedad del suelo, en el crecimiento de las plantas del bosque y en otros factores durante un período de 10 años. Se espera que el estudio proporcione una base que permita predecir las respuestas de bosques enteros a condiciones elevadas de CO₂ en el futuro. Parte de los datos registrados hasta ahora indican un mayor peso y mayor contenido de lípidos en las semillas del pino taeda, mayor respiración del suelo, mayores tasas de deterioro del suelo, y mayores tasas de fotosíntesis en el roble español (*Liquidamber styraciflua*), en las parcelas experimentales. Al igual que en el bosque experimental de Hubbard Brook, las respuestas de este ecosistema de bosque tardarán muchos años y, con seguridad, habrá sorpresas.

Efecto invernadero y calentamiento global

Un factor que complica las predicciones sobre los efectos a largo plazo del aumento de la concentración del CO₂ atmosférico es su posible influencia en la temperatura de la Tierra. Gran parte de la radiación solar que impacta en el planeta se refleja hacia el espacio. El CO₂ y el vapor de agua en la atmósfera son transparentes a la luz visible, pero interceptan y absorben gran parte de la radiación infrarroja reflejada, y la reflejan de nuevo hacia la Tierra. Este proceso retiene parte del calor solar. Si no fuera por este **efecto invernadero**, la temperatura promedio del aire de la superficie de la tierra sería de –18 °C, y no podría existir la vida que conocemos. El aumento de las concentraciones de CO₂ atmosférico en los 150 últimos años preocupa a muchos científicos por su potencial para aumentar la temperatura global (en la figura 54-24 se muestra una prue-



▲ Fig. 54-25. Experimento a gran escala sobre los efectos del aumento de CO₂. En el bosque experimental de la Universidad de Duke se colocaron torres formando anillos que emiten dióxido de carbono que aumenta y mantiene las concentraciones de CO₂ a 200 ppm por encima de las concentraciones actuales.

ba circunstancial de la relación entre el aumento de CO₂ y el calentamiento global).

Hasta ahora no existe ningún modelo tan sofisticado que incluya todos los factores bióticos y abióticos que pueden influir en las concentraciones de gas y en las temperaturas atmosféricas (por ejemplo, las nubes, la captación de CO₂ por los organismos fotosintéticos y los efectos de las partículas del aire). Sin embargo, algunos estudios predicen que a finales del siglo XXI, la concentración de CO₂ en la atmósfera aumentará al doble, y la temperatura global promedio aumentará en 2 °C. La correlación entre los niveles de CO₂ y las temperaturas en los tiempos prehistóricos apoya este modelo. Los climatólogos pueden medir los niveles de CO₂ en las burbujas de aire atrapadas en el hielo de un glaciar en distintos momentos de la historia de la Tierra. Las temperaturas prehistóricas se deducen por distintos métodos, entre ellos, el análisis de la vegetación basada en los restos fósiles.

Un aumento de sólo 1,3 °C calentaría la tierra a una temperatura mayor que la que hubo en los 100 000 últimos años. Y lo que es peor, se cree que el calentamiento podría ser mayor cerca de los polos. La descongelación del hielo polar podría elevar el nivel del mar en unos 100 m, lo que inundaría de modo gradual zonas ubicadas a 150 km (o más) de la línea costera actual; Nueva York, Miami, Los Ángeles y muchas otras ciudades quedarían bajo el agua. El reciente colapso de la plataforma de hielo de la Antártida, que en 2002 liberó un iceberg de una superficie cuatro veces mayor que Manhattan, podría ser un primer signo del calentamiento global.

El calentamiento también alteraría la distribución geográfica de las precipitaciones, haciendo, por ejemplo, que grandes

zonas agropecuarias del centro de los Estados Unidos se vuelvan más secas. Sin embargo, los distintos modelos matemáticos no concuerdan en los detalles sobre cómo se afectará el clima de cada región. Al estudiar el modo en que los períodos pasados de calentamiento y enfriamiento global afectaron a las comunidades de plantas, los ecólogos tratan de predecir las consecuencias de los cambios futuros en la temperatura. El análisis de polen fosilizado aporta evidencias de que las comunidades de plantas cambian de forma drástica con las variaciones de temperatura. Sin embargo, los cambios climáticos del pasado fueron graduales, y las poblaciones de vegetales y de animales pudieron emigrar hacia otras zonas con condiciones abióticas que les permitieron sobrevivir. Es probable que muchos organismos, en especial, las plantas que no pueden dispersarse con rapidez a grandes distancias, no puedan ser capaces de sobrevivir a los cambios climáticos rápidos que se producirán como consecuencia del calentamiento global.

El calentamiento global que se está produciendo como resultado de la adición de CO₂ a la atmósfera es un problema de consecuencias inciertas y que no tiene una solución simple. El carbón, el gas natural, la gasolina, la leña y otros combustibles orgánicos que no pueden quemarse sin liberar CO₂ son esenciales en nuestras sociedades cada vez más industrializadas. Será necesario un esfuerzo internacional conjunto y la aceptación de cambios drásticos en nuestro estilo de vida personal y en los procesos industriales para poder estabilizar las emisiones de CO₂. Muchos ecólogos piensan que este esfuerzo sufrió un importante revés en 2001, cuando Estados Unidos se retiró del Protocolo de Kyoto, un compromiso asumido por los países industrializados en 1997 para disminuir la producción de CO₂ en un 5% en un período de 10 años.

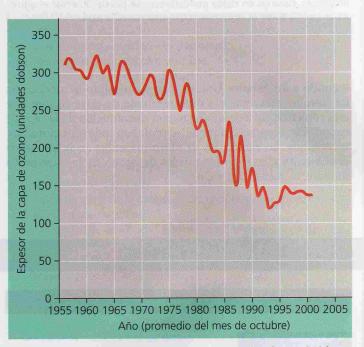
Disminución del ozono atmosférico

La vida sobre la tierra está protegida de los efectos dañinos de la radiación ultravioleta por una capa protectora de moléculas de ozono (O_3) que se encuentra en la parte inferior de la estratosfera, a una distancia entre 17 y 25 km de la superficie terrestre. El ozono absorbe gran parte de la radiación UV y evita que ésta lle-

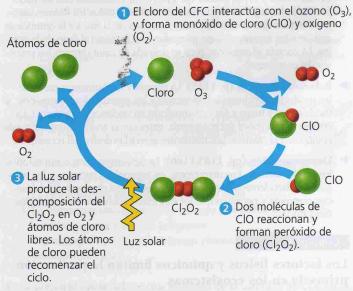
gue a los organismos de la biosfera.

Los estudios de la atmósfera con satélites sugieren que la capa de ozono se está "adelgazando" de manera gradual desde 1975 (fig. 54-26). La destrucción del ozono atmosférico se debe, en gran parte, a la acumulación de compuestos clorofluorocarbonados (CFC), utilizados para refrigeración, como propelentes en aerosoles y en ciertos procesos industriales. Cuando los productos de degradación de estas sustancias químicas se elevan a la estratósfera, el cloro contenido en ellas reacciona con el ozono y lo reduce a O2 molecular (fig. 54-27). Las reacciones químicas siguientes liberan el cloro, y éste reacciona con otras moléculas de ozono en una reacción catalítica en cadena. El efecto es más notorio en la Antártida, donde las temperaturas frías en invierno facilitan estas reacciones atmosféricas. Los científicos describieron por primera vez el "agujero de ozono" sobre la Antártida en 1985 y, desde entonces, han documentado que se trata de un fenómeno estacional que aumenta y disminuye de forma cíclica a lo largo del año. Sin embargo, la magnitud de la disminución del ozono y el tamaño del agujero de ozono han aumentado en los últimos años, y, en ocasiones, el agujero se extiende hasta las zonas del sur de Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica (fig. 54-28). En las latitudes intermedias, con mayor densidad de población, los niveles de ozono disminuyeron de un 2 a un 10% durante los 20 últimos años.

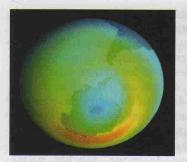
Las consecuencias de la disminución del ozono para la vida sobre la Tierra pueden ser muy graves. Algunos científicos consideran que aumentarán las formas letales y no letales de cáncer de piel y de cataratas en la población humana, y que esto tendrá efectos impredecibles sobre los cultivos y las comunidades naturales, en especial, el fitoplancton, que es responsable de una gran proporción de la producción primaria de la Tierra. El peligro de la disminución del ozono es tan grande que 180 países, entre ellos, los Estados Unidos, firmaron el Protocolo de Montreal, que exige la eliminación de sustancias químicas que reducen la capa de ozono. Muchos países,



▲ Fig. 54-26. Espesor de la capa de ozono sobre la Antártida en unidades dobson.



▲ Fig. 54-27. Mecanismo por el cual el cloro libre de la atmósfera destruye al ozono.



(a) Octubre de 1979

(b) Octubre de 2000

▲ Fig. 54-28. Erosión de la capa de ozono de la Tierra. En estas imágenes, basadas en datos atmosféricos, se puede observar el agujero de ozono sobre la Antártida como una mancha azul.

incluido a los Estados Unidos, han suspendido la producción de clorofluorocarbonos. Como resultado de estas acciones, se está comenzando a notar una menor disminución de la capa de ozono. Por desgracia, aunque se prohíban todos los clorofluorocarbonos, las moléculas de cloro presentes en la atmósfera continuarán afectando los niveles de ozono de la estratosfera durante, al menos, un siglo.

La destrucción de la capa de ozono que protege a la Tierra es un ejemplo más de cómo el ser humano altera la dinámica de los ecosistemas y de toda la biosfera. En el capítulo final de este libro, exploraremos el modo en que los científicos en el campo de la biología conservacionista y la ecología de restauración estudian y responden al impacto humano sobre la biodiversidad de la Tierra.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿De qué modo agregar nutrientes en exceso a un lago puede amenazar a la población de peces?
- 2. ¿De qué manera la tala de un bosque (eliminación de todos los árboles) puede dañar a la calidad del agua de los lagos cercanos?
- 3. En presencia de una magnificación biológica de toxinas, ¿es más sano alimentarse de niveles tróficos inferiores o superiores? Explique su respuesta.
- 4. Hay grandes reservas de sustancias orgánicas en el suelo congelado del ártico. ¿Por qué ésta podría ser una causa de preocupación para los científicos que estudian el calentamiento global?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Revisión del capítulo 54

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

Concepto 54-1

La ecología de los ecosistemas destaca el flujo de energía y los ciclos químicos

- Ecosistemas y leyes físicas (p. 1185). Un ecosistema está formado por todos los organismos de una comunidad y todos los factores abióticos con los que éstos interactúan. Las leyes de la física y la química se aplican a los ecosistemas, en particular, con respecto al flujo de la energía. La energía se conserva, pero se degrada en calor durante los procesos del ecosistema.
- ▶ Relaciones tróficas (p. 1185). La energía y los nutrientes pasan de los productores primarios (autótrofos) a los consumidores primarios (herbívoros) y luego a los consumidores secundarios (carnívoros). La energía fluye a través del ecosistema, entra como energía lumínica y sale como energía calórica. Los nutrientes se reciclan dentro del ecosistema.
- Descomposición (pp. 1185-1186). La descomposición conecta todos los niveles tróficos. Los detritívoros, en especial las bacterias y los hongos, reciclan elementos químicos esenciales, descomponen las sustancias orgánicas y permiten que los elementos vuelvan a los reservorios inorgánicos.

Concepto 54-2

Los factores físicos y químicos limitan la producción primaria en los ecosistemas

▶ Balance de energía del ecosistema (pp. 1186-1188). La energía asimilada durante la fotosíntesis es una pequeñísima fracción de la

radiación solar que llega a la Tierra, pero la producción primaria establece el límite del balance de energía global. La producción primaria bruta es el total de energía asimilada por el ecosistema en un período de tiempo dado. La producción primaria neta, la energía acumulada en biomasa autótrofa, es igual a la producción primaria bruta menos la energía utilizada por los productores primarios para la respiración. Solo la producción primaria neta puede ser utilizada por los consumidores.

- Producción primaria en ecosistemas marinos y de agua dulce (pp. 1188-1190). En los ecosistemas marinos y de agua dulce, la luz y los nutrientes limitan la producción primaria. Dentro de la zona fótica, el factor que limita la producción primaria es un nutriente como el nitrógeno o el hierro.
- Producción primaria en ecosistemas terrestres y pantanosos (pp. 1190-1191). En los ecosistemas terrestres y en los pantanos, los factores climáticos, como la temperatura y la humedad, afectan a la producción primaria a gran escala geográfica. A nivel local, el factor que limita la producción primaria es un nutriente del suelo.

Concepto 54-3

La transferencia de energía entre niveles tróficos tiene una eficiencia menor del 20%

▶ Eficiencia de producción (pp. 1191-1193). La cantidad de energía disponible para cada nivel trófico está determinada por la producción primaria neta y la eficacia con que la energía de los alimentos se convierte en biomasa en cada eslabón de la cadena alimentaria. El porcentaje de energía transferido de un nivel trófico al siguiente, llamada eficiencia trófica, generalmente, es del 5 al 20%. Las pirámides de producción, de biomasa y de números reflejan que la eficiencia trófica es relativamente baja.

▶ Hipótesis del mundo verde (pp. 1193-1194). Según la hipótesis del mundo verde, los herbívoros consumen un pequeño porcentaje de la vegetación, pues su población se mantiene controlada por los depredadores, las enfermedades, la competencia, la limitación de nutrientes y otros factores.



Los procesos biológicos y geoquímicos movilizan los nutrientes entre las partes orgánicas e inorgánicas del ecosistema

- ▶ Modelo general de un ciclo químico (p. 1195). El carbono, el oxígeno, el azufre y el nitrógeno se encuentran en la atmósfera en estado gaseoso, y se reciclan de forma global. Otros elementos menos móviles, como el fósforo, el potasio y el calcio, se reciclan en forma más localizada, por lo menos, a corto plazo. Todos los elementos tienen un ciclo que incluye reservorios orgánicos e inorgánicos.
- Ciclos biogeoquímicos (pp. 1195-1198). El agua se mueve en un ciclo global impulsado por la energía solar. El ciclo del carbono refleja el proceso recíproco de la fotosíntesis y la respiración celular. El nitrógeno ingresa en el ecosistema a través de la deposición atmosférica y la fijación de nitrógeno de los procariontes, pero, en los ecosistemas naturales, la mayor parte del ciclo del nitrógeno se produce localmente, entre los organismos y el suelo o el agua. El ciclo del fósforo está relativamente localizado.
- ➤ Tasas de descomposición y de reciclaje de nutrientes (pp. 1198). La proporción de un nutriente en una forma en particular y el tiempo que dura su ciclo en esa forma es variable en los distintos ecosistemas. Esto se debe, sobre todo, a las diferencias en las tasas de descomposición.
- ▶ Vegetación y ciclo de los nutrientes: el bosque experimental de Hubbard Brook (pp. 1198-1199). El ciclo de los nutrientes se regula por la vegetación. Los proyectos de investigación ecológica a largo plazo monitorizan la dinámica del ecosistema durante un período de tiempo relativamente largo. El estudio de Hubbard Brook ha demostrado que la tala de árboles aumenta el filtrado de agua y puede causar enormes pérdidas de minerales.

Concepto 54-5

La población humana está alterando los ciclos químicos de toda la biosfera

- ▶ Enriquecimiento de nutrientes (pp. 1200-1201). La agricultura elimina los nutrientes del ecosistema, y es necesario suplementarlos de forma constante. Gran parte de los nutrientes de los fertilizantes contaminan las aguas subterráneas y los ecosistemas acuáticos superficiales, donde pueden estimular el crecimiento excesivo de algas (eutroficación cultural).
- ▶ Precipitación ácida (pp. 1201-1202). El uso de combustibles fósiles es la principal causa de precipitaciones ácidas. Por acción del viento, algunos ecosistemas de América del Norte y de Europa reciben contaminantes de zonas industriales y se ven afectados por lluvias y nieve que contiene ácido nítrico y ácido sulfúrico.
- ▶ Tóxicos ambientales (pp. 1201-1203). Las toxinas se concentran en niveles tróficos sucesivos de las redes alimentarias. La liberación de residuos tóxicos contamina el ambiente con sustancias tóxicas que persisten durante períodos de tiempo prolongados y se concentran a lo largo de la cadena alimentaria por magnificación biológica.
- Dióxido de carbono atmosférico (pp. 1203-1205). La quema de madera y de combustibles fósiles y otras actividades humanas

- están produciendo un aumento constante de la concentración de ${\rm CO}_2$. Esto puede producir un calentamiento importante y otros cambios climáticos.
- Disminución del ozono atmosférico (pp. 1205-1206). La capa de ozono reduce la penetración de la radiación UV a través de la atmósfera. Las actividades humanas, como la liberación de sustancias cloradas, erosiona la capa de ozono, lo que puede tener peligrosas consecuencias.

EVALUACIÓN DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. ¿Cuál de los siguientes pares de organismos y niveles tróficos es incorrecto?
 - a. Cianobacterias productores primarios.
 - b. Saltamontes consumidor primario.
 - c. Zooplancton productor primario.
 - d. Águila consumidor terciario.
 - e. Hongos detritívoro.
- 2. Una pirámide de producción como la que se muestra en la figura 54-11 implica que:
 - a. Sólo la mitad de la energía de un nivel trófico se transfiere al nivel superior siguiente.
 - b. La mayor parte de la energía de un nivel trófico se incorpora al nivel superior siguiente.
 - c. Al transferirse de un nivel trófico a otro, se pierde cerca del 10% de la energía.
 - d. La transferencia de energía más eficiente es desde los productores a los consumidores primarios.
 - e. La alimentación a base de carne de animales herbívoros es una forma ineficiente de obtener la energía captada por la fotosíntesis
- 3. Las bacterias nitrificantes participan del ciclo del nitrógeno principalmente:
 - a. Convirtiendo nitrógeno gaseoso en amoníaco.
 - b. Liberando amoníaco de los compuestos orgánicos por lo cual retorna al suelo.
 - c. Convirtiendo amoníaco en nitrógeno gaseoso que retorna a la atmósfera.
 - d. Convirtiendo amoníaco en nitrato que es absorbido por las plantas.
 - e. Incorporando nitregeno en los aminoácidos y en los compuestos orgánicos.
- **4.** El experimento de deforestación de la cuenca de Hubbard Brook confirma las siguientes conclusiones *excepto* que:
 - a. La mayoría de los minerales se reciclan dentro del ecosistema del bosque.
 - b. El flujo de minerales hacia fuera de una cuenca natural se compensa con la entrada de minerales.
 - c. La deforestación aumenta el filtrado de agua.
 - d. La concentración de nitrato en el agua que drena la zona deforestada aumenta a niveles peligrosos.
 - e. Los niveles de calcio se mantienen elevados en el suelo de las zonas deforestadas.
- La principal causa del reciente aumento de la cantidad de CO₂ en la atmósfera terrestre es:
 - a. Un aumento de la producción primaria en todo el mundo.

- b. Un aumento de la biomasa de los cultivos.
- c. Un aumento de la radiación infrarroja absorbida por la atmósfera.
- d. La quema de mayor cantidad de madera y de combustibles fósiles.
- e. Respiración adicional debido al aumento de la población humana
- 6. ¿Cuál de los siguientes es consecuencia de la magnificación biológica?
 - a. Las sustancias tóxicas del medio ambiente conllevan un mayor riesgo para los depredadores del nivel superior que para los consumidores primarios.
 - b. Las poblaciones de depredadores del nivel superior, por lo general, son más pequeñas que las poblaciones de consumidores primarios.
 - c. La biomasa de productores en un ecosistema, por lo general, es mayor que la biomasa de consumidores primarios.
 - d. Sólo una pequeña porción de la energía captada por los productores se transfiere a los consumidores.
 - e. La cantidad de biomasa en el nivel productor de un ecosistema disminuye al aumentar el tiempo de recambio del productor.
- 7. ¿Cuál de los siguientes ecosistemas posee la *menor* producción neta primaria por metro cuadrado?
 - a. Una marisma salada.
 - b. Un océano abierto.
 - c. Un arrecife de coral.
 - d. Una pradera.
 - e. Una selva tropical.
- **8.** El suelo de la selva tropical contiene menores niveles de nutrientes minerales porque:
 - a. La biomasa de la cosecha en pie de la selva tropical es menor.
 - b. La descomposición de las sustancias orgánicas por los microorganismos del suelo en la selva tropical es menos eficaz que en las zonas templadas.
 - c. En los trópicos, las sustancias orgánicas se descomponen con mayor rapidez y las plantas absorben los nutrientes del suelo con mayor velocidad.
 - d. Los ciclos de los nutrientes son más lentos en los trópicos.
 - e. Las altas temperaturas destruyen muchos nutrientes en los trópicos.
- 9. Se obtienen muestras de agua de la costa contaminada por drenaje de zonas agrícolas y se encuentran niveles detectables de fosfatos pero no de nitrógeno. Se realiza un experimento de seguimiento en el que se agrega nitrógeno o fosfatos a algunas muestras. En las muestras enriquecidas con nitrógeno, el crecimiento de algas es mucho mayor que en las muestras de control. En cambio, en las muestras enriquecidas con fosfatos no aumenta el crecimiento de algas. En función de estos resultados, podemos concluir que:
 - a. Las poblaciones de algas en estas aguas se pueden reducir si disminuimos el filtrado de fosfato.

- b. La eutroficación de estas aguas se puede reducir agregando nitrógeno.
- c. Los altos niveles de fósforo mantienen baja la población de algas en esta aguas.
- d. El nitrógeno es el nutriente limitante en estas aguas.
- e. El fosfato es el nutriente limitante en estas aguas.
- 10. ¿Cuál de los siguientes parámetros tiene mayor efecto sobre la velocidad de los ciclos químicos en un ecosistema?
 - a. La tasa de producción primaria del ecosistema.
 - b. La eficiencia de producción de los consumidores del ecosistema.
 - c. La tasa de descomposición del ecosistema.
 - d. La eficiencia trófica del ecosistema.
 - e. La ubicación de los reservorios de nutrientes en el ecosistema.

Véanse las respuestas en el Apéndice A

Interrelación evolutiva

Algunos biólogos, asombrados por la compleja interdependencia entre los factores bióticos y abióticos de un ecosistema, han sugerido que los ecosistemas son sistemas "vivos" emergentes capaces de evolucionar. Un ejemplo es la hipótesis "Gaia" de James Lovelock, que ve a la tierra como una entidad viva homeostática, una especie de superorganismo. Aplicando los principios de evolución aprendidos en este libro, comente la idea de que los ecosistemas y la biosfera pueden evolucionar. Si los ecosistemas fueran capaces de evolucionar, ¿sería ésta una forma de evolución darwiniana? Justifique su respuesta.

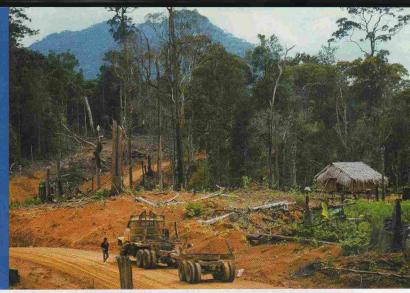
Problemas científicos

¿Cómo diseñaría un experimento controlado en dos estanques vecinos en un bosque para medir el efecto de las hojas caídas sobre la producción primaria neta de un estanque?

Ciencia, tecnología y sociedad

La cantidad de CO₂ de la atmósfera está aumentando, y la temperatura global ha aumentado en el último siglo. La mayoría de los científicos coinciden en que estos dos fenómenos están relacionados y afirman que se está produciendo un calentamiento por efecto invernadero. Según estos científicos, debemos tomar medidas ahora para evitar un cambio ambiental drástico. Sin embargo, otros científicos creen que es demasiado pronto para sacar conclusiones, y que deberíamos obtener más datos antes de actuar. ¿Cuáles serían las ventajas y las desventajas de tomar medidas para disminuir el calentamiento global? ¿Cuáles serían las ventajas y desventajas de esperar hasta obtener más datos?

Biología de la conservación y ecología de la restauración



▲ Figura 55-1. Deforestación tropical en Kalimantan Occidental, Borneo.

Conceptos clave

- **55-1** Las actividades humanas amenazan la biodiversidad de la Tierra
- 55-2 La conservación de la población se centra en el tamaño de ella, la diversidad genética y el hábitat crítico
- **55-3** La conservación regional y del paisaje pretende sostener biotas completas
- 55-4 La ecología de la restauración intenta reconvertir los ecosistemas degradados en un estado más natural
- **55-5** El desarrollo sostenible pretende mejorar la condición humana conservando la biodiversidad

Panorama general

La crisis de la biodiversidad

a biología es la ciencia de la vida. Por lo tanto, es adecuado que nuestro último capítulo se centre en dos disciplinas que aspiran a la preservación de la vida. La biología de la conservación integra la ecología (como la ecología conductista), la fisiología, la biología molecular y la biología evolutiva para la conservación de la diversidad biológica en todos los niveles. Los esfuerzos para mantener los procesos del ecosistema y frenar la pérdida de la biodiversidad también conectan las ciencias de la vida con las ciencias sociales, la economía y las humanidades. La ecología de la restauración aplica principios ecológicos intentando devolver a los ecosistemas condiciones lo más parecidas al estado natural previo a la degradación.

Hasta el momento, los científicos han descrito y nombrado de manera formal cerca de 1,8 millón de especies de organismos. Algunos biólogos consideran que, en la actualidad, existen unos 10 millones de especies nuevas; otros estiman que la cantidad puede ascender a los 200 millones. Éstas no están distribuidas uniformemente en el planeta. Algunas de las

mayores concentraciones de especies se encuentran en los trópicos. Desafortunadamente, en las áreas tropicales son comunes las escenas como la que muestra la **figura 55-1**. Las selvas tropicales se destruyen a una velocidad alarmante, con el fin de proporcionar espacio y sustento a la creciente población humana

En la biosfera, las actividades del ser humano están alterando las estructuras tróficas; el flujo de energía, los ciclos químicos y los desastres naturales -procesos del ecosistema de los que dependemos nosotros y otras especies- (véase cap. 54). La extensión de la superficie terrestre alterada por el ser humano se está aproximando al 50% y utilizamos más de la mitad de toda el agua dulce accesible. En los océanos se están agotando las reservas de numerosas especies debido a la pesca indiscriminada, y algunas de las áreas acuáticas más productivas y variadas, como los arrecifes de coral y los estuarios, se alteran intensamente. Según algunos cálculos, estamos en un proceso que puede ocasionar más daño a la biosfera y conducir a más especies a la extinción que el gran asteroide que pudo haber desencadenado el exterminio en masa al final del período Cretáceo, hace 65,5 millones de años (véase fig. 26-9). Globalmente, la velocidad de extinción de las especies podría ser 1 000 veces superior en comparación con cualquier otro momento de los últimos 100 000 años.

En este capítulo exploraremos con detalle la crisis de la biodiversidad y analizaremos algunas estrategias de conservación y restauración que utilizan los biólogos para disminuir la velocidad de extinción de las especies.

Concepto 55-1

Las actividades humanas amenazan la biodiversidad de la Tierra

La extinción es un fenómeno natural que se está produciendo casi desde que la vida comenzó a evolucionar; es la tasa de extin-

ción actual la que constituye la base de la crisis de la biodiversidad. Debido a que solo podemos calcular la cantidad de especies que existen en la actualidad, resulta imposible determinar la tasa real de extinción de las especies o la magnitud real de la crisis de la biodiversidad. Lo que sí sabemos con seguridad es que la velocidad de extinción de especies es elevada y que se debe principalmente a la velocidad ascendente en la degradación del ecosistema por una sola especie: Homo sapiens. En pocas palabras, los seres humanos amenazan a la biodiversidad del planeta.

Los tres niveles de biodiversidad

La biodiversidad –síntesis de diversidad biológica– tiene tres componentes o niveles principales: diversidad genética, diversidad de especies y diversidad del ecosistema (fig. 55-2). Los tres

Diversidad genética en una población de ratas de agua





▲ Figura 55-2. Los tres niveles de la biodiversidad. Los cromosomas sobredimensionados simbolizan la variación genética de la población.

disminuyen de manera paulatina como consecuencia de la actividad del ser humano.

Diversidad genética

La diversidad genética comprende no sólo la variación genética individual *en* una población, sino también la variación genética *entre* poblaciones, que, a menudo, está asociada con adaptaciones a condiciones locales (véase cap. 23). Si una población se extingue, una especie puede haber perdido parte de la diversidad genética que posibilita la microevolución. Esta merma de la diversidad genética es, por supuesto, perjudicial para las probabilidades de adaptación globales de las especies. Pero la pérdida de la diversidad genética de la biosfera también afecta al bienestar del ser humano. Por ejemplo, si perdemos poblaciones de plantas silvestres relacionadas directamente con especies agrícolas, perdemos recursos genéticos que podrían ser utilizados para mejorar ciertas cualidades de los cultivos, como la resistencia a enfermedades mediante el cruzamiento de plantas.

Diversidad de especies

Gran parte del debate público sobre la crisis de la biodiversidad está centrado en la diversidad de especies: la variedad de especies en un ecosistema o en toda la biosfera, o lo que denominamos riqueza de especies en el capítulo 53. La Ley Estadounidense de Especies en Peligro (ESA) define como especie en peligro a aquella que está "en peligro de extinción en la totalidad o en una porción significativa de su extensión". También definidas para su protección por la ESA, las especies amenazadas son aquellas que se consideran que estarán en peligro en un futuro predecible. A continuación presentamos algunos datos estadísticos que ilustran el problema de la extinción de especies:

- ▶ De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales (IUCN), el 12% de las casi 10 000 especies de aves conocidas y el 24% de las casi 5 000 especies de mamíferos conocidas en el mundo están amenazadas.
- ▶ Un estudio reciente realizado por el Centro para la Conservación de la Vegetación reveló que de las aproximadamente 20 000 especies de plantas conocidas en los Estados Unidos, 200 se extinguieron desde que comenzaron estos registros. Otras 730 especies de plantas en los Estados Unidos están en peligro o amenazadas.
- Cerca del 20% de los peces de agua dulce conocidos en el mundo se extinguieron durante momentos históricos o están gravemente amenazados. Uno de los eventos de extinción rápida y más importante que se ha registrado es la extinción de los peces de agua dulce del lago Victoria en África Oriental. Cerca de 200 de las más de 500 especies de cíclidos del lago desaparecieron, debido, sobre todo, a la introducción de una especie depredadora no nativa, la perca del Nilo, en la década de 1960.
- Desde 1900, en los Estados Unidos se extinguieron 123 especies de vertebrados e invertebrados de agua dulce, y cientos de especies están amenazadas. Las velocidades de extinción de la fauna de agua dulce estadounidense son casi cinco veces superiores a las de los animales terrestres.
- Según un informe del año 2004, publicado en la revista Science, sobre una evaluación global de anfibios llevada a cabo

por más de 500 científicos, el 32% de todas las especies de anfibios conocidas están muy cerca de la extinción o amenazadas.

Varios investigadores consideran que con las velocidades de extinción actuales, más de la mitad de las especies vegetales y animales existentes habrán desaparecido a finales del siglo XXI (fig. 55-3).

La extinción de las especies puede ser local; por ejemplo, una variedad puede extinguirse en un río y sobrevivir en el adyacente. La extinción global de una especie significa que desaparece de *todos* sus hábitats. Sin embargo, la extinción, a menudo, es un proceso inadvertido. Para saber con certeza si una determinada especie está extinguida, debemos conocer su distribución exacta. Sin un catálogo más completo de la diversidad de las especies y el conocimiento de la distribución geográfica y de los papeles ecológicos de las especies del planeta, nuestros esfuerzos para comprender la estructura y función de los eco-

(b) Delfín de río chino

▲ Figura 55-3. A unos cien latidos de la extinción. Éstos son sólo tres de los miembros de lo que el biólogo de Harvard E. O. Wilson seriamente denomina el Club de los Cien Latidos, especies con menos de 100 individuos en la Tierra.

sistemas de los que depende nuestra supervivencia continuarán siendo incompletos.

Diversidad del ecosistema

La variedad de los ecosistemas de la biosfera constituye el tercer nivel de diversidad biológica. Debido a la red de interacciones comunitarias entre las poblaciones de diferentes especies en un ecosistema, la extinción local de una especie—por ejemplo, un depredador esencial— puede producir un impacto negativo en la totalidad de la riqueza de especies de la comunidad (véase fig. 53-16). De manera más amplia, cada ecosistema presenta patrones característicos de flujo energético y de ciclos químicos que pueden afectar a toda la biosfera. Por ejemplo, los "pastos" productivos de fitoplancton en los océanos pueden ayudar a moderar el efecto invernadero mediante el consumo de grandes cantidades de CO₂ para la biosíntesis y para la elaboración de caparazones de bicarbonato.

Algunos ecosistemas ya experimentaron un impacto importante producido por el ser humano, y otros se destruyen a un ritmo vertiginoso. Por ejemplo, en Estados Unidos, los ecosistemas pantanosos y ribereños se alteraron de manera significativa en sólo unos pocos siglos. Desde la colonización europea, más del 50% de los pantanos se drenaron y se convirtieron en otros ecosistemas, en su gran mayoría agrícolas. Entretanto, en California, Arizona y Nuevo México, alrededor del 90% de las comunidades ribereñas nativas fueron destruidas debido al pastoreo excesivo, el control de inundaciones, los desvíos de agua, la disminución de los niveles superiores del subsuelo acuífero y la invasión de la vegetación (no autóctona).

Biodiversidad y bienestar humano

¿Por qué deberíamos preocuparnos por la desaparición de la biodiversidad? Quizás el motivo más puro corresponde a lo que E. O. Wilson denomina biofilia, que es nuestro sentido de conexión con la naturaleza y con otras formas de vida. La creencia de que otras especies tienen derecho a la vida es un tema profundo en muchas religiones y la base de un argumento moral de que debemos proteger la biodiversidad. También existe preocupación por el futuro de la humanidad ¿es justo despojarla de la riqueza de especies del planeta? Parafraseando un proverbio antiguo, G. H. Brundtland, quien fuera primer ministro de Noruega, señaló: "Debemos considerar a nuestro planeta como un préstamo de nuestros niños, y no un regalo de nuestros antepasados". Pero la diversidad de especies también nos aporta muchos beneficios prácticos.

Beneficios de la diversidad de especies y genética

Muchas especies amenazadas podrían proporcionar cultivos, fibras y fármacos para el empleo del ser humano, fenómeno que convierte a la biodiversidad en un recurso natural esencial. En Estados Unidos, el 25% de todos los fármacos recetados contiene sustancias originalmente derivadas de vegetales. Por ejemplo, en la década de 1970, los investigadores descubrieron que la pervinca rosada, que crece en Madagascar, una isla cerca de la costa de África, contiene alcaloides que inhiben el crecimiento de las células neoplásicas (fig. 55-4). El resultado de este descubrimiento para la mayoría de las personas con cualquiera de las dos formas de cáncer potencialmente mortales —enfermedad de



◀ Figura 55-4. La pervinca rosada (Catharanthus roseus), una planta que salva vidas.

Hodgkin y leucemia infantil—es la remisión. Madagascar también es el hogar de otras cinco especies de pervincas, una de las cuales se acerca a la extinción. La desaparición de estas especies significaría la pérdida de cualquier otro beneficio médico que pudieran ofrecer.

Asimismo, la extinción de especies significa la desaparición de genes. Cada especie cuenta con genes únicos, y la biodiversidad representa la suma del total de genomas de todos los organismos del planeta. Esta enorme diversidad genética ofrece posibilidades de gran beneficio para el ser humano. Considere el ejemplo histórico de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), la tecnología de clonación de genes basada en una enzima extraída de procariontes termofílicos de fuentes termales (véase fig. 20-7). En la actualidad, las corporaciones anticipan el empleo de DNA extraído de procariontes de las numerosas fuentes termales del Parque Nacional Yellowstone para la producción en masa de enzimas útiles. Muchos investigadores e industriales son entusiastas respecto a las posibilidades de que esta "bioprospección" influya en el desarrollo de nuevos fármacos, alimentos, sustitutos del petróleo, compuestos químicos industriales y otros productos. Sin embargo, debido a que muchos millones de especies podrían extinguirse aun antes de conocerlas, debemos soportar la pérdida irreparable del valioso potencial genético presente en sus bibliotecas únicas de genes.

Servicios del ecosistema

Los beneficios que cada especie proporciona a los seres humanos son a menudo importantes; sin embargo, la conservación de especies individuales es solo una parte del fundamento de la conservación de los ecosistemas. Los seres humanos evolucionamos en los ecosistemas del planeta, y estamos adaptados de manera estricta y precisa a estos sistemas y a las otras especies que los habitan.

En los medioambientes urbanos y suburbanos en los que vivimos la mayoría de nosotros, es fácil perder de vista las formas en las que nuestros ecosistemas nos permiten la existencia. Los servicios del ecosistema comprenden todos los procesos por los cuales los ecosistemas naturales y las especies que contienen ayudan a mantener la vida humana en la Tierra. Algunos de los servicios del ecosistema son los siguientes:

- Purificación del aire y del agua
- ▶ Reducción de la intensidad de las sequías y de las inundaciones
- ► Generación y conservación de suelos fértiles
- Desintoxicación y descomposición de los desechos

- Polinización de los cultivos y de la vegetación natural
- Dispersión de semillas
- ► Reciclaje de nutrientes
- Control de diversas pestes agrícolas por enemigos naturales
- Protección de las costas por la erosión
- Protección de los rayos ultravioleta
- Protección de climas extremos
- Provisión de paisajes bellos y posibilidades recreativas

Cada vez hay más evidencias que indican que el funcionamiento de los ecosistemas y, por tanto, su capacidad para ofrecer servicios, está vinculado con la biodiversidad. Puesto que las actividades humanas reducen la biodiversidad, podemos ser la causa de una posible disminución de la capacidad de los ecosistemas del planeta para llevar a cabo procesos que son fundamentales para nuestra propia supervivencia.

Por lo general, subvaloramos los servicios de los ecosistemas naturales, tal vez, porque no les damos un valor monetario. En un artículo de 1997, el ecologista Robert Costanza y sus colaboradores calcularon el valor en dólares de los servicios del ecosistema del planeta en 33 billones de dólares anuales, casi el doble del producto nacional bruto de todas las naciones (18 billones de dólares). Quizá sea más realista, y más significativo, realizar las cuentas a menor escala. ¿Cuál, por ejemplo, es el precio real de la construcción de un dique o del desmonte de una zona de bosque si incluimos la pérdida en dólares de los servicios del ecosistema en la columna de costes?

Las cuatro amenazas principales de la biodiversidad

Diversas actividades humanas amenazan la biodiversidad a escala local, regional y global. De esta extensa lista, gran parte de la extinción de especies puede vincularse con cuatro amenazas principales: destrucción del hábitat, introducción de especies, sobreexplotación y alteración de "redes de interacción", como las alimenticias.

Destrucción del hábitat

La alteración del hábitat inducida por el ser humano es la principal amenaza para la biodiversidad en toda la biosfera. La destrucción masiva de hábitats es consecuencia del avance de la agricultura, del desarrollo urbano, la silvicultura, la minería y la contaminación ambiental. Ante la falta de un hábitat alternativo disponible o cuando la especie es incapaz de desplazarse, la pérdida del hábitat puede significar su extinción. La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales indica que la destrucción del hábitat físico es responsable del 73% de las especies extinguidas, en peligro, vulnerables o raras durante la historia contemporánea.

La destrucción del hábitat puede producirse en vastas regiones. Por ejemplo, alrededor del 98% de las selvas tropicales secas de Centroamérica y de México ha sido eliminado (talado). Además, muchos paisajes naturales fueron divididos mediante la fragmentación del hábitat en pequeños parches (fig. 55-5). La fragmentación forestal se produce de manera rápida en los bosques tropicales. Por ejemplo, la tala de la selva tropical del estado de Veracruz, México, principalmente para la cría de ganado, produjo la desaparición del 91% de la selva original, y ha quedado un archipiélago fragmentado de pequeñas islas de selva.



Figura 55-5. Fragmentación del hábitat en el Bosque Nacional Mount Hood, en el oeste de Estados Unidos.

En casi todos los casos, la fragmentación del hábitat produce la extinción de especies, debido a que las poblaciones más reducidas en fragmentos de hábitat experimentan una mayor probabilidad de extinción local. Las praderas de América del Norte constituyen un ejemplo: la pradera cubría unas 800 000 hectáreas del sur de Wisconsin cuando llegaron los primeros europeos, pero, en la actualidad, ocupa menos del 0,1% de su área original. Entre 1948 y 1954 se efectuaron estudios sobre la diversidad vegetal de los restos de la pradera de Wisconsin, que se repitieron entre 1987 y 1988. Durante las décadas transcurridas entre ambos estudios, los diversos fragmentos de pradera perdieron entre el 8 y el 60% de sus especies vegetales.

Aunque la mayoría de los estudios se centró en los ecosistemas terrestres, la pérdida de hábitat también constituye una amenaza importante para la biodiversidad marina, especialmente, en las costas continentales y en los alrededores de los arrecifes de coral. Cerca del 93% de los arrecifes de coral, unas de las comunidades acuáticas más ricas en especies del planeta, ha sido deteriorado por las actividades humanas. Con la presente tasa de destrucción, entre el 40 y el 50% de los arrecifes, hogar de un tercio de las especies de peces marinos, podría extinguirse en los 30 a 40 próximos años. La destrucción del hábitat acuático y la extinción de especies también se debe a las presas, reservorios, modificación de canales y regulación del flujo que en la actualidad afecta a la mayoría de los ríos del mundo. Por ejemplo, han disminuido de manera notable los peces que emigran hacia el sistema del río Columbia -en el noroeste de Estados Unidos- en el que se han construido una cantidad importante de presas.

Especies introducidas

Las especies introducidas, también denominadas invasoras, no nativas o exóticas, son aquellas trasladadas por el ser humano, de manera intencional o accidental, desde su localización original a nuevas regiones geográficas. La facilidad actual para viajar por barco o avión ha acelerado el trasplante de especies. Sin los depredadores, parásitos y patógenos que limitan las poblaciones en sus ambientes originales, estas especies trasplantadas pueden diseminarse en una nueva región a velocidades exponenciales.

Por lo general, las especies introducidas que logran arraigarse alteran la comunidad adoptada, a menudo, por la depredación de los organismos nativos o por superarlos en la competencia por los recursos. Por ejemplo, la serpiente marrón de árbol fue introducida por accidente en la isla de Guam, como un "polizón" en un cargamento militar después de la Segunda Guerra Mundial (fig. 55-6a). Desde entonces, 12 especies de aves y 6 especies de lagartos depredados por las serpientes se extinguieron en Guam. Otra invasión accidental muy desoladora es la del mejillón cebra del tamaño de una uña (Dreissena polymorpha), introducido en los Grandes Lagos de Norteamérica en 1988, principalmente, en el agua del balasto de los barcos procedentes de Europa. Estos moluscos suspensívoros eficientes, que alcanzan densidades de población elevadas, alteraron considerablemente los ecosistemas de agua dulce, amenazando a las especies acuáticas nativas. Los mejillones cebra también obstruyeron las estructuras de ingreso de agua, alterando el suministro doméstico e industrial de agua con pérdidas de miles de millones de dólares en daños.

Los seres humanos introdujeron numerosas especies de manera deliberada y con buenas intenciones, pero con efectos desas-



(a) Serpiente marrón de árbol, introducida en Guam a través de un cargamento



(b) Kudzu introducido, creciendo en Carolina del Sur

▲ Figura 55-6. Dos especies introducidas.

trosos. Por ejemplo, una planta japonesa denominada kudzu, que el Departamento de Agricultura de Estados Unidos introdujo en el sur para el control de la erosión, cubre amplias extensiones del paisaje sureño (fig. 55-6b). El estornino europeo, traído de manera intencional al Parque Central de Nueva York en 1890 por un grupo de ciudadanos con la finalidad de introducir todas las plantas y los animales mencionados en las obras de Shakespeare, rápidamente se diseminó por América del Norte, donde aumentó hasta alcanzar una población de más de 100 millones, desplazando a muchas aves canoras nativas.

Las especies introducidas son un problema mundial, el cual ha provocado cerca del 40% de las extinciones registradas desde 1750 con un coste de miles de millones de dólares anuales en daños y considerables esfuerzos de control. Hay más de 50 000 especies introducidas sólo en Estados Unidos.

Sobreexplotación

La sobreexplotación hace referencia, de un modo general, a la recolección por parte del ser humano de plantas o animales silvestres a ritmos que exceden la capacidad de recuperación de estas especies. Es posible que la sobreexplotación ponga en peligro a ciertas especies vegetales, como árboles raros que producen maderas valiosas u otros productos comerciales. Sin embargo, el término se refiere, con mayor frecuencia, a la pesca, caza y recolección comercial y al comercio de animales.

Los organismos grandes con bajas tasas reproductivas intrínsecas, como los elefantes, las ballenas y los rinocerontes, son especialmente susceptibles a la sobreexplotación. La disminución de los animales terrestres más grandes del planeta, los elefantes africanos, constituye un ejemplo clásico del impacto de la caza exagerada. Debido, principalmente, al comercio del marfil, las poblaciones de elefantes han estado disminuyendo en gran parte de África durante los últimos 50 años. Por desgracia, una prohibición internacional sobre la comercialización de marfil nuevo condujo a la caza furtiva (caza ilegal), por lo que la prohibición tuvo escaso efecto en África Central y Oriental. Sólo en Sudáfrica, donde los rebaños alguna vez diezmados han sido bien protegidos durante un siglo, las poblaciones de elefantes se estabilizaron o crecieron (véase cap. 52).

Las especies con hábitats restringidos, como las islas de pequeño tamaño, también son muy vulnerables a la sobreexplotación. Por ejemplo, en la década de 1840, los seres humanos cazaron al gran alca hasta su extinción en las islas del Océano Atlántico. Este ave marina, no voladora de gran tamaño tuvo mucha demanda por sus plumas, huevos y carne. Y muchas poblaciones de peces marinos comercialmente importantes, considerados inagotables, disminuyeron de manera notoria debido a la pesca excesiva. La creciente demanda de proteínas por parte de la población humana, junto con las nuevas tecnologías de recolección, como el palangre y las traineras modernas, redujeron estas comunidades de peces a niveles que no pueden sostener su explotación. El destino del atún de aleta azul del Atlántico Norte es sólo un ejemplo. Hasta las últimas décadas, este atún de gran tamaño era considerado un pez para la pesca deportiva de escaso valor comercial: se vendían por unos pocos centavos por libra para comida para gatos. Luego, en la década de 1980, los mayoristas comenzaron a enviar por vía aérea al atún de aleta azul congelado y fresco a Japón para la preparación de sushi y sashimi. En ese mercado, el pez ahora cuesta 100 dólares la libra (fig. 55-7).



Figura 55-7. Sobreexplotación. Venta de atún de aleta azul del Atlántico Norte en un mercado de pescados de Japón.

Con este tipo de demanda, en solo diez años se redujo la población norteamericana de atún de aleta azul a menos del 20% de su tamaño en 1980. El colapso de la pesca del bacalao del norte -cerca de Newfoundland- en la década de 1990 constituye otro ejemplo reciente de cómo es posible extinguir lo que era una especie muy común.

Alteración de las redes de interacción

La dinámica del ecosistema depende de las redes de interacciones interespecíficas en las comunidades biológicas. Como una reacción en cadena, la extinción de una especie puede condenar a otras de un modo particular cuando la extinción afecta a una especie esencial, un ingeniero del ecosistema, o una especie con una relación muy especializada con otras (véase cap. 53). Aunque esta amenaza a la biodiversidad ha sido menos explorada en comparación con las otras tres, hay muchos ejemplos de cómo la alteración de las redes de interacción puede amenazar a otras especies.

La nutria marina es una especie clave, cuya depredación a lo largo de casi toda su historia produjo cambios importantes de la estructura de comunidades bénticas de aguas poco profundas de la costa oeste de Norteamérica (véase fig. 53-17). Y también el exterminio de los castores, unos de los ingenieros del ecosistema mejor conocidos, produjo a una gran reducción de los pantanos y estanques en gran parte de Estados Unidos. En otro ejemplo, la disminución global de polinizadores nativos, debido a la destrucción del hábitat y al empleo excesivo de pesticidas, tiene el potencial de alterar la reproducción de la vegetación silvestre y domesticada. Los murciélagos, denominados "zorros voladores", son polinizadores importantes de las islas del Pacífico, donde han experimentado una presión creciente por parte de cazadores que los comercializan como alimentos suntuarios (fig. 55-8). Debido a esta presión, los biólogos conservacionistas están preocupados por el destino de la vegetación nativa de las islas Samoa, donde más del 79% de los árboles depende de los zorros voladores para la polinización y dispersión de las semillas.



▲ Figura 55-8. Alteración de las redes de interacción. El murciélago "zorro volador" (*Pteropus mariannus*) de las islas Marianas, que está en peligro, es un importante polinizador.

Evaluación de conceptos

- 1. Explique por qué es demasiado limitado definir la crisis de biodiversidad únicamente como la desaparición de especies.
- 2. Describa las cuatro amenazas principales para la biodiversidad y de qué forma afecta cada una de ellas.
- 3. ¿De qué modo se beneficiarían los seres humanos con la conservación de la biodiversidad?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 55-2

La conservación de la población se centra en el tamaño de ella, la diversidad genética y el hábitat crítico

Los biólogos concentrados en la conservación de los niveles de población y especie siguen dos enfoques principales: el enfoque de población pequeña y el de población en declinación.

Enfoque de población pequeña

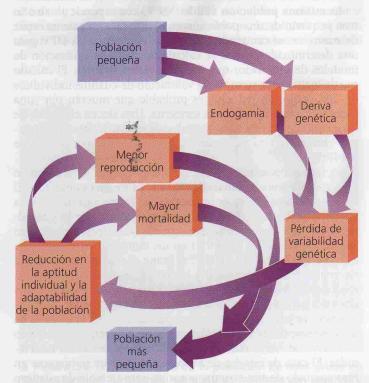
Una especie se considera en peligro cuando su población es muy reducida. Después del efecto negativo en el tamaño de la población debido a la pérdida del hábitat, la pequeñez de la población puede producir a su extinción. Los biólogos conservacionistas que adoptan esta estrategia estudian los procesos que pueden ocasionar que las poblaciones muy escasas finalmente se extingan.

El vórtice de extinción

Una población pequeña es propensa a círculos de retroalimentación positiva de endogamia y deriva genética que lleva

a la población hacia un vórtice de extinción por medio de la reducción gradual del tamaño poblacional hasta su extinción (fig. 55-9). El factor clave que conduce al vórtice de extinción es la desaparición de la variación genética necesaria para producir las respuestas evolutivas frente al cambio ambiental, como las nuevas cepas de patógenos. Tanto la endogamia como la deriva genética pueden dar lugar a la desaparición de la variación genética (véase cap. 23), y los efectos de ambos procesos se hacen más importantes con la reducción de la población.

No todas las poblaciones están condenadas por la baja diversidad genética. La escasa variabilidad genética no conduce necesariamente a la reducción permanente de las poblaciones. Por ejemplo, como tratamos en el capítulo 23, la caza excesiva de los elefantes marinos del norte en la década de 1890 redujo la especie a sólo 20 individuos: claramente un cuello de botella con reducción de la variación genética. Sin embargo, desde entonces las poblaciones de elefantes marinos del norte se recuperaron hasta alcanzar cerca de 150 000 individuos en la actualidad, aunque su variación genética continúa siendo relativamente baja. Asimismo, varias especies vegetales, como el gallarito Pedicularis y varias hierbas, parecen tener inherentemente una escasa variabilidad genética. Poblaciones de espartina (Spartina anglica), que crecen en saladares, son genéticamente uniformes en varios loci. S. anglica procede de unas cuantas plantas progenitoras mediante hibridización y alopoliploidia realizadas hace un siglo (véase fig. 24-9). Mediante dispersión por clonación, esta especie ahora domina áreas extensas de barrizales de la marea en Europa y Asia. Por lo tanto, en algunos casos, la escasa diversidad genética está asociada con la extensión de la población y no con su disminución, aunque estos casos pueden sobresalir, justamente, porque son excepcionales.



▲ Figura 55-9. Procesos que culminan en un vórtice de extinción.

¿Qué tamaño debe tener una población antes de que comience su vórtice de extinción? La respuesta depende del tipo de organismo y de otros factores, y debe determinarse para cada caso. Por ejemplo, los depredadores terciarios de la cadena alimentaria, por lo general, requieren intervalos individuales muy extensos, produciendo densidades poblacionales muy bajas. Por lo tanto, no todas las especies raras preocupan a los biólogos conservacionistas. Sin embargo, independientemente de la cantidad, se cree que la mayoría de las poblaciones requieren un tamaño mínimo para permanecer viables.

Caso de estudio: el urogallo grande y el vórtice de extinción

Cuando los europeos llegaron a Norteamérica, el urogallo grande (Tympanuchus cupido) era común desde Nueva Inglaterra a Virginia, y en todas las praderas occidentales de Estados Unidos y Canadá. Posteriormente, la agricultura fragmentó las poblaciones del urogallo grande en los estados centrales y occidentales. Por ejemplo, sólo en Illinois, el número de urogallos grandes estaban en el orden de los millones en el siglo XIX pero disminuyeron a 25 000 aves en 1933. En 1993, la población de este ave en Illinois se redujo a sólo 50, aunque en Kansas, Minnesota y Nebraska se mantuvieron poblaciones importantes. Los investigadores comprobaron que la reducción de la especie en Illinois se asoció con una disminución de la fecundidad. Como pruebas de la hipótesis del vórtice de extinción, los científicos importaron variación genética mediante el trasplante de más de 270 aves de poblaciones más grandes de Kansas, Minnesota y Nebraska (fig. 55-10). La población de Illinois se recuperó, fenómeno que confirmó que había comenzado el vórtice de extinción hasta que fue rescatada por una transfusión de variación genética.

Tamaño de la mínima población viable

La mínima población viable (MPV) corresponde al tamaño más pequeño de una población en el que una especie es capaz de mantener su cantidad y sobrevivir. A menudo, la MPV para una determinada especie se calcula mediante la utilización de modelos de ordenador que integran varios factores. El cálculo puede incluir, por ejemplo, la valoración de cuántos individuos de una población reducida es probable que mueran por una catástrofe natural, como una tormenta. Una vez en el vórtice de extinción, dos o tres años seguidos de clima desfavorable pueden eliminar a una población que se encuentra por debajo de la MPV

La mínima población viable de una población se factoriza en lo que se denomina análisis de viabilidad de una población. El objetivo del análisis es la predicción de forma razonable de la posibilidad de supervivencia de una población, por lo general, expresada con una probabilidad específica de supervivencia (esto es, una probabilidad del 99%) en un momento particular (por ejemplo, 100 años). Los modelos, como el análisis de viabilidad de una población, permiten a los biólogos conservacionistas la exploración de las posibles consecuencias de los planes de acción alternativos. Sin embargo, dado que el modelo depende de información confiable sobre las poblaciones de estudio, la biología de la conservación es más sólida con la combinación del modelo teórico y con los estudios de campo de las poblaciones intervenidas. El caso de estudio de los osos pardos, que se presenta en otro apartado de esta sección, constituye un ejemplo de este tipo de enfoque.

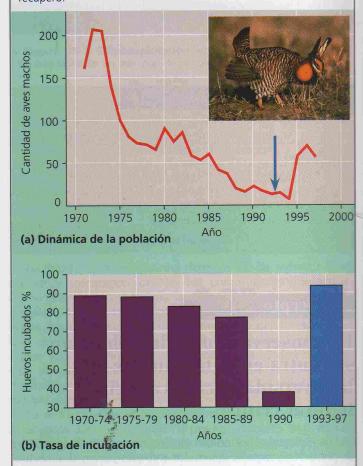
Figura 55-10

Investigación ¿Qué ocasionó el descenso drástico de la población del urogallo grande de Illinois?

EXPERIMENTO

Los investigadores observaron que el colapso de la población del urogallo grande se reflejó en una reducción de la fecundidad, de acuerdo con la tasa de incubación de huevos. La comparación de las muestras de DNA de la población del Distrito de Jasper, Illinois, con DNA de las plumas de muestras de museo reveló que la variación genética disminuyó en la población de estudio. En 1992, los investigadores comenzaron a hacer translocaciones experimentales de urogallos grandes de Minnesota, Kansas y Nebraska con el fin de incrementar la variación genética.

RESULTADOSDespués de la translocación (flecha azul), la viabilidad de los huevos mejoró con rapidez y la población se recuperó.



Los investigadores llegaron a la conclusión de que la falta de variación genética condujo a la población de urogallos grandes del Distrito de Jasper hacia el vórtice de extinción.

Tamaño efectivo de la población

La variación genética es el punto clave en el enfoque de población pequeña. El tamaño *total* de una población puede ser engañoso porque sólo algunos miembros de la población se reproducen satisfactoriamente y transmiten sus alelos a la descendencia. Por tanto, el cálculo significativo de la mínima población viable requiere que el investigador determine el **tamaño**

efectivo de la población, basado en el potencial de cruzamiento de ésta. La siguiente fórmula incorpora la relación entre los sexos de los animales que se reproducen en el cálculo del tamaño efectivo de la población, abreviado N_{ϵ} :

$$N_e = \frac{4N_f N_m}{N_f + N_m}$$

donde N_f y N_m corresponden, respectivamente, a la cantidad de hembras y de machos que se cruzan satisfactoriamente. Mediante la aplicación de esta fórmula en una población idealizada cuyo tamaño total es de 1 000 individuos, N_e también ascenderá a 1000 si cada individuo se reproduce y si la relación entre sexos es de 500 hembras y 500 machos. En este caso, N_e = (4 x 500 x 500)/(500 + 500) = 1 000. El desvío de estas condiciones (no todos los individuos se cruzan, y/o no hay una proporción de sexos igual a 1:1) reduce el N_e . Por ejemplo, si el tamaño total de la población asciende a 1 000, pero sólo 400 hembras y 400 machos se reproducen, entonces N_e = (4 × 400 × 400)/(400 + 400) = 800, o el 80% del tamaño total de la población.

Varios rasgos de la historia de vida pueden afectar el N_e , y las fórmulas alternativas para el cálculo de N_e tienen en cuenta el tamaño de la familia, la edad de maduración, la relación genética entre los miembros de la población, los efectos del flujo genético entre poblaciones separadas geográficamente y las fluctuaciones

poblacionales.

En poblaciones de estudio reales, N_e siempre es una fracción de la población total. Por lo tanto, el cálculo de solo la cantidad total de individuos en una población pequeña no proporciona una medida apropiada de si ésta es lo suficientemente grande como para evitar la extinción. Cuando es posible, los programas de conservación están articulados para el mantenimiento de tamaños totales de la población que incluyen al menos número mínimo viable de individuos *reproductivamente activos*. El objetivo conservacionista del mantenimiento del tamaño efectivo de la población (N_e) sobre la mínima población viable proviene de la inquietud de que las poblaciones contengan suficiente diversidad genética como para ser adaptables desde una perspectiva evolutiva.

Caso de estudio: análisis de poblaciones del oso gris

Uno de los primeros análisis de viabilidad de una población se llevó a cabo en 1978 por Mark Shaffer, de Duke University, como parte de un estudio prolongado de los osos grises del Parque Nacional Yellowstone y sus áreas vecinas (fig. 55-11). El oso gris o grizzly (*Ursus arctos horribilis*), una especie amenazada en Estados Unidos; en la actualidad reside sólo en 4 de los 48 estados. Las poblaciones en esos estados disminuyeron y se fragmentaron drásticamente: en 1800, alrededor de 100 000 osos circulaban en alrededor de 500 millones de hectáreas de hábitat más o menos continuo, mientras que, en la actualidad, existen seis poblaciones relativamente aisladas que totalizan unos 1 000 individuos con un campo de actividad total de menos de 5 millones de hectáreas.

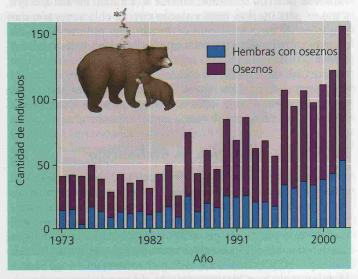
Shaffer intentó determinar los tamaños viables para la población de osos grises en Estados Unidos. Mediante el empleo de los datos de la historia de vida obtenidos de osos residentes en Yellowstone durante un período de 12 años, simuló los efectos de los factores ambientales en la supervivencia y la reproducción. Sus modelos predijeron que, con un hábitat apropiado, una población de osos pardos de 70 a 90 indivi-



▲ Figura 55-11. Control a largo plazo de una población de osos grises. Los estudios de John y Frank Craighead, quienes colocan un collar con radio en un oso gris sedado, proporcionaron estimaciones de la población que fueron esenciales para los análisis de viabilidad de la población de Mark Shaffer

duos experimentaría más o menos una probabilidad de supervivencia del 95% en 100 años, mientras que la población de 100 osos tendría una posibilidad de supervivencia del 95% en 200 años.

¿De qué forma el tamaño real de la población de osos grises de Yellowstone es comparable con los cálculos de Shaffer de un tamaño de mínima población viable? Varias fuentes de información indican que la población de osos de Yellowstone está creciendo. Uno de los mejores indicadores de este crecimiento es la cantidad de hembras observadas con oseznos cada año. El aumento de esta cantidad entre 1973 y 2002 permite extraer la conclusión de que la población de osos grises de Yellowstone creció de un modo notable (fig. 55-12). Asimismo, dado que no se detectan todas las hembras con cachorros, las cantidades de la figura 55-12 corresponden a estimaciones mínimas. Y debido a



▲ Figura 55-12. Crecimiento de la población de osos grises de Yellowstone, en función de cantidad de hembras con oseznos y de cachorros.

que las hembras se reproducen aproximadamente una vez cada tres años, la cantidad de osos con cachorros por año asciende a sólo alrededor de un tercio de la cantidad total de hembras maduras en la población. La suma de machos y hembras inmaduros y de machos maduros al número estimado de hembras maduras y oseznos, una población total de osos grises en el ecosistema del Gran Yellowstone que excede los 400 individuos.

La relación entre este cálculo de la población total de osos grises y el tamaño efectivo de la población, N_e , depende de varios factores. Por lo general, sólo algunos machos dominantes se cruzan, y puede resultarles difícil localizar a las hembras, ya que los animales residen en áreas muy extensas. Además, las hembras se reproducen sólo cuando el alimento es abundante. En consecuencia, N_e alcanza sólo cerca del 25% del tamaño de la población total, que, para la población de Yellowstone de alrededor de 400, ascendería sólo a cerca de 100 osos.

Debido a que las poblaciones pequeñas tienden a perder la variación genética con el tiempo, varios grupos de investigación analizaron las proteínas, el DNA mitocondrial y el DNA microsatélite para evaluar la variabilidad genética de la población de osos grises de Yellowstone. Todos los resultados hasta la fecha indican que esta población tiene menos variabilidad genética respecto a otras poblaciones de osos grises de Norteamérica. Sin embargo, el aislamiento y la disminución de la variabilidad genética en la población de osos grises de Yellowstone fueron graduales durante el siglo xx y no tan intensos como se temía. Las muestras de museo recolectadas a principios del siglo xx demostraron que la variabilidad genética de los osos grises de Yellowstone siempre ha sido escasa. Estos estudios también indican que el tamaño efectivo de la población de estos osos es más grande de lo que se creía en el pasado: alrededor de 80 individuos durante gran parte del siglo XX y que en la actualidad superan algo los 100 ani-

¿Cómo pueden los biólogos conservacionistas incrementar el tamaño efectivo y la variación genética de la población de osos grises de Yellowstone? La migración entre poblaciones aisladas de estos animales podría incrementar los tamaños efectivo y total de la población. Los modelos de ordenador predicen que la introducción de sólo dos osos no relacionados entre sí cada década en una población de 100 individuos podría reducir la pérdida de variación genética aproximadamente a la mitad. Para el oso gris, y quizás para muchas otras especies cuyas poblaciones son muy pequeñas, el descubrimiento de formas que promuevan la dispersión entre poblaciones sería una de las necesidades conservacionistas más urgente.

Este caso de estudio, así como el del urogallo grande, conecta la teoría de la población pequeña con aplicaciones prácticas en la conservación. A continuación, analizamos un enfoque alternativo para comprender la biología de la extinción.

Enfoque de población en declinación

El enfoque de población en declinación se centra en las poblaciones amenazadas o en peligro que muestran una tendencia descendente, incluso cuando la población supera notablemente el mínimo tamaño viable. La diferencia entre una población en declinación (que puede ser pequeña) y la población pequeña (que puede estar en declinación) es menos importante que las diferentes prioridades de los dos enfoques conservacionistas básicos. El enfoque de la población pequeña subraya la pequeñez como la causa fundamental de la extinción, en especial, por la pérdida de la diversidad genética. En contraste, el enfoque de población

en declinación destaca los factores ambientales que ocasionaron la reducción de la población en primer lugar. Si, por ejemplo, un área es deforestada, entonces, las especies que dependen de los árboles disminuirán y se extinguirán localmente, independientemente de que se conserve la variación genética o de que esto no suceda.

Pasos para el análisis y la intervención

El enfoque de población en declinación requiere que el fenómeno sea evaluado en cada caso, y los investigadores deben separar cuidadosamente las causas de la declinación antes de recomendar o intentar medidas correctivas. Si, por ejemplo, la amplificación biológica de un contaminante tóxico particular produce la disminución de algún consumidor de nivel superior como un ave depredadora (véase cap. 54), entonces sólo la reducción o eliminación del tóxico en el ambiente puede salvar a esa especie. Rara vez el problema es tan sencillo. Sin embargo, los siguientes pasos para el análisis de las poblaciones en declinación y la elección de las intervenciones son útiles incluso en casos complejos.

- 1. Evaluar las tendencias y la distribución de la población para confirmar que la especie está en declinación o que antes presentaba una distribución más amplia o era más abundante.
- 2. Estudiar la historia natural de esta especie y de otras relacionadas, incluyendo la revisión de la literatura de las investigaciones, para determinar los requerimientos ambientales de la especie.
- 3. Desarrollar una hipótesis sobre todas las causas posibles de la declinación, como las actividades humanas y los sucesos naturales, y enumerar las predicciones de cada hipótesis.
- 4. Debido que muchos factores pueden estar relacionados con la declinación, probar, en primer lugar, la hipótesis más factible. Por ejemplo, eliminar el presunto agente de la declinación para comprobar si la población experimental se recupera en relación con la población de control.
- Aplicar los resultados del diagnóstico a las estrategias de manejo de la especie amenazada y controlar la recuperación.

El siguiente caso de estudio constituye un ejemplo de cómo el enfoque de población en declinación se aplicó a una especie en peligro.

Caso de estudio. declinación del carpintero de cresta roja

El carpintero de cresta roja (*Picoides borealis*) es una especie en peligro, endémica (no se encuentra en otra parte) del sudeste de los Estados Unidos que alguna vez vivió en toda la región. Esta especie requiere un hábitat de bosques de pinos maduros, especialmente de pinos de hojas largas. La mayoría de los pájaros carpinteros anidan en árboles muertos, pero el de cresta roja perfora los agujeros para sus nidos en pinos vivos y maduros (**fig. 55-13a**). Los carpinteros de cresta roja también perforan orificios pequeños alrededor de la cavidad de su nido, lo que produce el derrame de resina por el tronco. La resina parece repeler a ciertos depredadores, como las serpientes del maíz, que comen los huevos y los pajarillos en el nido.

Otro factor crítico del hábitat para esta especie de pájaro carpintero es que el sotobosque de vegetación alrededor de los tron-

(b) El bosque que puede sustentar a los carpinteros de cresta roja tiene maleza de escasa altura.

(a) Un carpintero de cresta roja posado en la entrada de su nido en un pino de hoja larga.





(c) El bosque que no puede sustentar a los carpinteros de cresta roja tiene maleza densa y alta, lo que afecta el acceso de las aves a los lugares donde se encuentra su alimento.

▲ Figura 55-13. Requerimientos del hábitat del carpintero de cresta roja.

cos de los pinos debe ser bajo (fig. 55-13b). Las aves que se reproducen tienden a abandonar los nidos cuando la vegetación entre los pinos es espesa y supera los 4,5 metros (fig. 55-13c). Parece ser que las aves requieren una vía de vuelo despejada entre sus hogares y los sitios de alimentación vecinos. Históricamente, los incendios periódicos arrasaron los bosques de pinos de hojas largas, manteniendo baja la maleza.

La destrucción o fragmentación de los hábitats apropiados como consecuencia de la extracción de madera de los bosques y la agricultura es un factor que disminuye la población del carpintero de cresta roja. El reconocimiento de los factores clave del hábitat, la protección de algunos bosques de pinos de hoja larga y el empleo de incendios controlados para reducir la maleza facilitaron la restauración del hábitat que puede sustentar poblaciones viables. Sin embargo, el diseño de un programa de recuperación se complicó por la organización social de las aves. Los carpinteros de cresta roja viven en grupos que incluyen un par reproductor y hasta cuatro "ayudantes", principalmente, machos. Los ayudantes son descendientes que no se dispersan ni se reproducen, sino que quedan atrás y asisten en la incubación de los huevos y la alimentación de los polluelos. Con el tiempo pueden alcanzar la condición de reproductor en la bandada cuando mueren las aves más viejas, aunque la espera puede durar años, e incluso, entonces, los ayudantes deben competir para reproducirse. Las aves jóvenes que se dispersan como miembros de grupos nuevos también experimentan un recorrido difícil para lograr reproducirse. Los grupos nuevos casi siempre ocupan territorios abandonados o comienzan en un sitio nuevo y horadan huecos para anidar, en lo que pueden tardar muchos años. Los ayudantes, al quedarse atrás, por lo general, tienen más probabilidades de reproducirse que al dispersarse y excavar hogares en nuevos territorios.

Para probar la hipótesis de que esta conducta social contribuye a la disminución del carpintero de cresta roja, Carole Copeyon, Jeffrey Walters y Jay Carter, de North Caroline State University, excavaron cavidades en pinos en 20 lugares. Los resultados fueron notables: las cavidades de 18 de los 20 lugares fueron colonizadas por carpinteros de cresta roja, y los grupos reproductivos nuevos se formaron sólo en estos lugares. El experimento respaldó la hipótesis de que esta especie de carpintero había dejado abandonado parte del hábitat debido a la ausencia de cavidades para la reproducción. Basándose en este experimento, la combinación de mantenimiento del hábitat y la excavación de nuevas cavidades para la reproducción permitió la recuperación de una especie que estaba en peligro de extinción.

Ponderación de demandas conflictivas

Determinar el número y las necesidades de hábitat de la población sólo es una parte del esfuerzo para salvar a la especie. También es necesario la ponderación de las necesidades biológicas y ecológicas de la especie en relación con otras demandas conflictivas. La biología de la conservación, a menudo, destaca la relación entre ciencia, tecnología y sociedad: uno de los temas de este libro. Por ejemplo, un debate actual, a menudo álgido en el noroeste de Estados Unidos, se enfrenta a la preservación del hábitat de poblaciones de búho manchado del norte, lobo de la madera, oso pardo y trucha toro con las oportunidades de trabajo en la actividad maderera, la minería y otras industrias de extracción de recursos. Algunos partidarios de las actividades recreativas preocupados por la seguridad del ser humano y muchos ganaderos intranquilos por la potencial pérdida de ganado se oponen a los programas de reabastecimiento de lobos en el Parque Yellowstone.

Los vertebrados grandes siempre son el punto central en estos conflictos, aunque el empleo del hábitat casi siempre es un tema de debate. ¿Debe continuarse el trabajo en un nuevo puente de la autopista si se destruye el único hábitat restante de una especie de mejillón de agua dulce? Si usted fuera el propietario de una plantación de café con cultivos de variedades que crecen con la luz solar, ¿estaría dispuesto a cambiar por las variedades de café con tolerancia a la sombra que son menos productivas y menos rentables pero que sustentan a grandes cantidades de aves canoras?

Otra consideración importante comprende los papeles ecológicos de las especies. Debido a que no seremos capaces de salvar a todas las especies en peligro, debemos determinar cuáles son las más importantes para la conservación de la biodiversidad. Las especies no ejercen la misma influencia en los procesos de la comunidad y del ecosistema. La identificación de las especies clave y el hallazgo de formas de mantenimiento de sus poblaciones puede ser fundamental para la supervivencia de comunidades enteras.

Las intervenciones dirigidas a la conservación de una especie conllevan la posibilidad de afectar de manera negativa a las poblaciones de otras especies. Por ejemplo, las acciones en los bosques de pinos dirigidas a la protección del carpintero de cresta roja pueden afectar a las aves migratorias asociadas con los bosques templados de hojas anchas. Para probar estos impactos, los ecologistas compararon a las comunidades de aves cerca de cavidades de nidos en bosques de pinos sometidos a intervenciones con las comunidades en bosques no modificados para los pájaros carpinteros. Contrario a lo que se esperaba, los sitios intervenidos sustentaron mayor cantidad y diversidad de otras aves en comparación con los bosques de control. En este caso, las acciones dirigidas a una especie animal mejoraron la diversidad de toda una comunidad de aves. En muchas situaciones, la conservación debe ver más allá de una especie y considerar a toda la comunidad y al ecosistema como una unidad importante de biodiversidad.

Evaluación de conceptos

- 1. ¿Por qué la menor diversidad genética de las poblaciones pequeñas aumenta su vulnerabilidad a la extinción?
- 2. Compare los enfoques de población pequeña y de población en declinación en cuanto a las soluciones que se recomiendan para evitar la extinción de una especie.
- 3. ¿Por qué el tamaño efectivo de una población (N_e) casi siempre es menor que su tamaño total (N)?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 55-3

La conservación regional y del paisaje pretende sostener biotas completas

Históricamente, la mayoría de los esfuerzos de preservación se centraron en la conservación de las especies en peligro, pero con mayor frecuencia, la biología de la conservación apunta al mantenimiento de la biodiversidad en comunidades, ecosistemas y paisajes enteros. Esta amplia perspectiva requiere la comprensión y aplicación de principios de comunidad, ecosistema y ecología del paisaje, así como de la dinámica y economía del ser humano. Un objetivo de la **ecología del paisaje** (véase cap. 50), de la que forma parte el manejo del ecosistema, consiste en la comprensión de los patrones pasados, presentes y futuros del empleo del paisaje y que la conservación de la biodiversidad sea parte de la planificación del empleo de la tierra.

Estructura y biodiversidad del paisaje

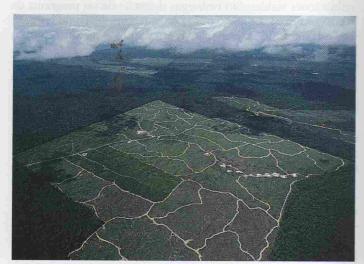
La biodiversidad de un determinado paisaje es, en gran medida, una función de la estructura del paisaje. La comprensión de la dinámica del paisaje es sumamente importante en la conservación porque muchas especies utilizan más de un tipo de ecosistema, y muchas otras residen en los límites entre ecosistemas.

Fragmentación y límites

Las fronteras, o *límites*, entre ecosistemas (entre un lago y el bosque circundante, por ejemplo, o entre una plantación y áreas de viviendas suburbanas) y en ecosistemas (afloramientos en los bordes del camino y la roca, por ejemplo) son características que definen a los paisajes **(fig. 55-14)**. El límite tiene su propio conjunto



(a) Límites naturales. Los prados dan paso a los ecosistemas forestales en el Parque Nacional Yellowstone.



(b) Límites creados por la actividad del ser humano. Límites pronunciados (caminos) rodean áreas definidas en esta fotografía de una selva tropical de Malasia sometida a tala intensa.

▲ Figura 55-14. Límites entre ecosistemas.

de condiciones físicas, que se diferencian de las que se encuentran a ambos lados del mismo. Por ejemplo, la superficie del suelo del límite entre un bosque y un área quemada recibe más luz solar y, por lo general, es más cálida y seca que el interior del bosque, pero es más fría y húmeda que la superficie del suelo en el área quemada.

Algunos organismos prosperan en las comunidades limítrofes porque tienen acceso a los recursos de ambas áreas adyacentes. Por ejemplo, el grévol engolado (*Bonasa umbellatus*) es un ave que necesita el bosque para anidar, obtener su alimento en invierno y como albergue, pero también necesita espacios con arbustos y con hierbas densas para la obtención de alimento en verano. El venado de cola blanca también crece en hábitats limítrofes, donde puede alimentarse de arbustos leñosos; las poblaciones de venados, a menudo, se expanden con la tala de los bosques que expone más límites.

La proliferación de especies en los límites puede producir efectos positivos o negativos en la biodiversidad de una comunidad. Por ejemplo, un estudio de 1997 llevado a cabo en Camerún que comparó poblaciones limítrofes e interiores del bulbul pequeño (Andropadus virens un ave de la selva tropical) sugirió que los límites de la selva pueden ser lugares importantes de especiación. Por otra parte, las comunidades en las que los límites son el resultado de las alteraciones producidas por el ser humano, a menudo, tienen una menor biodiversidad porque el porcentaje relativamente grande de hábitat limítrofe conduce al predominio de las especies adaptadas al límite. Por ejemplo, el tordo de cabeza marrón (Molothrus ater) es una especie adaptada al límite que pone sus huevos en los nidos de otras aves, en particular, aves canoras migratorias. Los tordos necesitan bosques, donde pueden parasitar los nidos de otras aves, y también campos abiertos, donde se alimentan de insectos. Por lo tanto, sus poblaciones están creciendo con rapidez donde los bosques son talados y fragmentados de manera intensa creando más hábitat en el límite y en la tierra abierta. El aumento del parasitismo del tordo y la pérdida del hábitat están correlacionados con la disminución de las poblaciones de varias especies huéspedes del ave.

La influencia de la fragmentación en la estructura de las comunidades ha sido explorada durante dos décadas en el Proyecto sobre la Dinámica Biológica de los Fragmentos de Selva. Ubicada

en la cuenca del río Amazonas, a unos 80 km al norte de la ciudad de Manaus, el área de estudio comprende una serie de fragmentos de selva (fig. 55-15). Los fragmentos son zonas aisladas de selva separadas de la selva húmeda tropical continua vecina por distancias de 80 a 1000 m. Diversos investigadores de todo el mundo documentaron con claridad los efectos físicos y biológicos de la fragmentación en taxones que comprenden desde briofitas y escarabajos a aves. Entre los hallazgos se encuentra el descubrimiento repetido de dos grupos de especies, las que viven en los límites de la selva y las que habitan en el interior de la selva. Las últimas exhiben las mayores reducciones en los fragmentos más pequeños, fenómeno que sugiere que los paisajes dominados por fragmentos pequeños mantendrán menos especies, en especial, debido a la desaparición de especies adaptadas al interior.

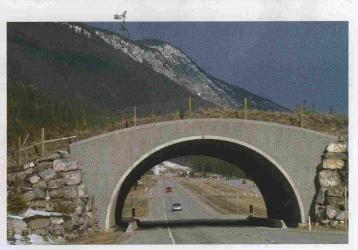
Corredores que conectan fragmentos de hábitats

En los hábitats muy fragmentados, la presencia de un corredor de movimiento, una banda estrecha o series de pequeños focos de hábitat de calidad, que conectan zonas que de otra forma estarían aisladas, puede ser un factor decisivo para la conservación de la biodiversidad. Los hábitats de las orillas de los ríos a menudo sirven como corredores y, en algunos países, las políticas estatales prohíben la destrucción de estas áreas ribereñas. En las zonas con fuerte presencia del ser humano, algunas veces se construyen corredores artificiales. Por ejemplo, los puentes o los túneles pueden reducir la cantidad de animales que mueren al intentar cruzar carreteras (fig. 55-16).

Los corredores de movimiento también pueden promover la dispersión y reducir la endogamia en poblaciones en declinación. Los corredores aumentan el intercambio de individuos entre subpoblaciones de una metapoblación de organismos como mariposas, ratas de agua y diversas plantas acuáticas. Los corredores son de gran importancia para las especies que emigran estacionalmente entre diferentes hábitats. Sin embargo, el corredor también puede ser nocivo; como, por ejemplo, para la propagación de enfermedades, sobre todo, entre poblaciones pequeñas en zonas de hábitat muy cercanas. En un estudio de 2003, Agustín Estrada-Pena, de la Universidad de Zaragoza, España, reveló que los corredores de los hábitats facilitan el movimiento de garrapatas portadoras de enfermedad en las zonas de bosques del norte



▲ Figura 55-15. Fragmentos de la selva tropical del Amazonas, secciones aisladas de selva con áreas que varían entre 1 y 100 ha.



▲ Figura 55-16. Un corredor artificial. Este puente en el Parque Nacional Banff, Canadá, ayuda a los animales a cruzar una barrera creada por el ser humano.

de España. Todavía no se conocen por completo los efectos que producen los corredores, y su impacto es un área de la investigación activa en el campo de la biología de la conservación y de la ecología de la restauración.

Establecimiento de áreas protegidas

Los biólogos conservacionistas están aplicando sus conocimientos sobre la dinámica de la comunidad, el ecosistema y el paisaje para establecer áreas protegidas con el objetivo de retrasar la desaparición de la biodiversidad. En la actualidad, los gobiernos han separado cerca del 7% de la tierra del mundo en reservas. La elección de los lugares para su protección y el diseño de reservas naturales conllevan muchos desafíos. Cuando una comunidad está sujeta a incendios, pastoreo y depredación, por ejemplo, ¿debe ser intervenida la reserva para minimizar los riesgos de estos procesos en las especies en peligro o amenazadas? ¿O debe mantenerse lo más natural posible, permitiendo la extinción de los incendios ocasionados por relámpagos sin la intervención del ser humano? Ésta es sólo una de las polémicas que surge entre las personas que comparten su interés por la salud de los parques nacionales y de otras áreas protegidas. Parte de la atención se centra en las áreas principales de biodiversidad biológica.

Hallazgo de áreas críticas de biodiversidad

Un área crítica de biodiversidad (biodiversity hot spot) es un área relativamente pequeña con una concentración excepcional de especies endémicas y una gran cantidad de especies en peligro y amenazadas (fig. 55-17). Por ejemplo, casi el 30% de las especies de aves está confinado a sólo un 2% de la superficie del planeta. Y cerca de 50 000 especies de plantas, cerca del 17% de todas las especies vegetales conocidas, habitan en solo 18 áreas críticas que comprenden apenas el 0,5% de la superficie de la tierra. En conjunto, las áreas críticas de biodiversidad "más candentes" totalizan menos del 1,5% de la superficie del planeta, pero albergan un tercio de todas las especies vegetales y de vertebrados. Las áreas críticas también comprenden ecosistemas acuáticos, como los arrecifes de coral y ciertos sistemas de ríos.

Es evidente que las áreas críticas de biodiversidad son elecciones apropiadas para reservas naturales, aunque su identificación no siempre es clara. Incluso aunque todas las áreas críticas pudieran ser protegidas, el esfuerzo sería tristemente insuficiente para la conservación de la biodiversidad del planeta. Un problema radica en que el área crítica para un grupo taxonómico, como las mariposas, puede no serlo para otro grupo taxonómico, como las aves. La designación de una zona como área crítica de biodiversidad a menudo está sesgada hacia la preservación de vertebrados y plantas, dedicando menor atención a invertebrados y microorganismos. A algunos biólogos también les preocupa que la estrategia de las áreas críticas concentre demasiado esfuerzo conservacionista en una fracción tan reducida.

Filosofía de las reservas naturales

Las reservas naturales son islas de biodiversidad en un hábitat degradado como consecuencia de la actividad humana. Sin embargo, es importante comprender que las "islas" protegidas no están aisladas de su entorno y que el modelo sin equilibrio que describimos el capítulo 53 se aplica a las reservas naturales, así como a los paisajes más grandes de los que forman parte.

Una política antigua -que las áreas protegidas deben reservarse para que permanezcan sin cambios por siempre- estaba basada en el concepto de que los ecosistemas son unidades autorreguladoras y equilibradas. Sin embargo, como señalamos en el capítulo 53, el desequilibrio es un componente funcional de todos los ecosistemas, y las políticas de intervención que ignoran los desastres naturales o que intentan evitarlos, por lo general, fracasan. Por ejemplo, la reserva de un área que depende del fuego, como una porción de pradera de hierbas altas, chaparral o bosque seco de pinos, con la intención de preservarla, no es realista cuando se excluye la quema periódica. Sin la alteración dominante, las especies adaptadas al fuego casi siempre pierden ante la competencia con otras especies, lo que reduce la biodiversidad.

Debido a que la alteración y fragmentación producida por el ser humano constituyen las características cada vez más comunes del paisaje, la dinámica de la alteración y de la población, los límites y los corredores son importantes en el diseño y manejo de las áreas protegidas. La conveniencia de la creación de una reserva grande o de un grupo de reservas pequeñas es un interrogante conservacionista importante. Un argumento a favor de las reservas extensas es que los animales grandes que recorren vastas extensiones con poblaciones de baja densidad, como el oso gris, requieren hábitats amplios. Además, las áreas más extensas tienen menores perímetros, en proporción, que las áreas de menor tamaño y, por lo tanto, se ven menos afectadas por los límites. Con el mayor conocimien-

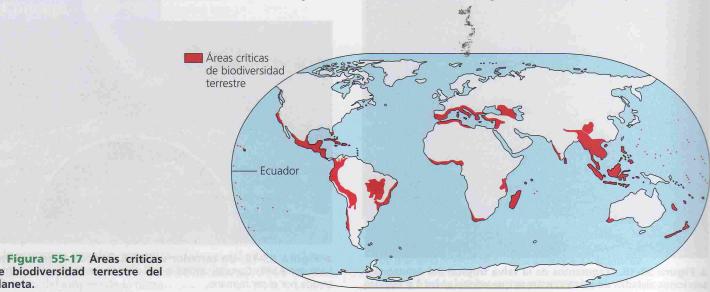
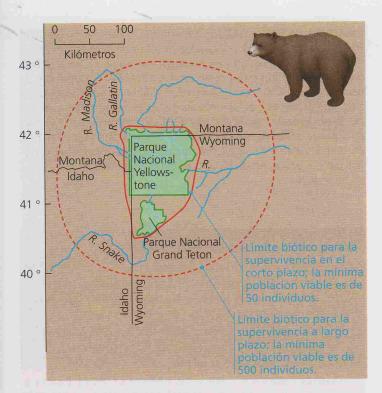


Figura 55-17 Áreas críticas de biodiversidad terrestre del planeta.



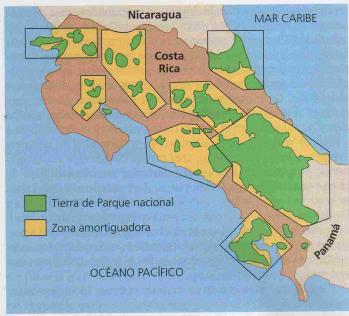
▲ Figura 55-18. Los límites legal (margen verde) y biótico (márgenes rojos) de los osos grises en los Parques Yellowstone y Grand Teton. Los límites bióticos están definidos por todas las líneas divisorias de las aguas y el área necesaria para sostener a una mínima población viable de osos grises.

to de los biólogos conservacionistas sobre los requerimientos para alcanzar tamaños de mínima población viable para las poblaciones en peligro, cada vez está más claro que la mayoría de los parques nacionales y otras reservas naturales son demasiado reducidos. Por ejemplo, la **figura 55-18** compara los límites de los parques nacionales Yellowstone y Grand Teton con el área real necesaria para evitar la extinción de los osos grises. El *límite biótico*, el área necesaria para mantener al oso gris, es más de diez veces mayor que el *límite legal*, el área real de los parques. Debido a las realidades políticas y económicas, es improbable la ampliación de muchos parques, y la mayoría de las reservas nuevas también serán muy reducidas. Las áreas privadas y públicas que rodean a las reservas tendrán que contribuir a la conservación de la biodiversidad. Por otra parte, las reservas no conectadas, de menor tamaño, pueden retrasar la propagación de enfermedades en una población.

En términos prácticos, el empleo de la tierra por los seres humanos puede incidir más que las otras consideraciones y, en conclusión, determinar el tamaño y la forma de las áreas protegidas. Parte de la tierra reservada para los esfuerzos conservacionistas es inútil para la explotación agrícola y la silvicultura. Pero, en algunos casos, como cuando la reserva está rodeada por bienes raíces comercialmente viables, el empleo de la tierra para la agricultura o la silvicultura debe ser integrado en las estrategias conservacionistas.

Reservas biológicas

Varios países han adoptado el enfoque de reserva biológica para el manejo del paisaje. La **reserva biológica** es una región



(a) Los límites de las reservas biológicas están indicados por las líneas negras.



(b) Escolares locales maravillados por la diversidad de vida en una de las reservas de Costa Rica.

▲ Figura 55-19. Reservas biológicas en Costa Rica.

extensa de tierra que incluye una o más áreas no alteradas por el ser humano rodeadas por suelos que han sido modificados por la actividad humana y que se utilizan para la explotación económica. El desafío clave de esta estrategia comprende el desarrollo de un clima social y económico en las tierras vecinas compatibles con la viabilidad en el largo plazo del área central protegida. Estas áreas vecinas se continúan utilizando para el sostén de la población humana, pero con regulaciones que impiden alteraciones extensas que pudieran afectar al área protegida. En consecuencia, los tractos de tierra vecinos sirven como zonas amortiguadoras (beffer) frente a la mayor invasión del área no alterada.

La pequeña nación centroamericana de Costa Rica se ha convertido en líder mundial del establecimiento de reservas biológicas (fig. 55-19). En un acuerdo internacional que redujo su deuda financiera con otros países, el gobierno de Costa Rica

estableció ocho reservas biológicas, denominadas "área de conservación", que contienen tierras designadas como parque nacional. Costa Rica está progresando en la gestión de sus reservas biológicas, y las zonas amortiguadoras proporcionan un suministro duradero y estable de productos de la selva, agua y energía hidroeléctrica y también apoya a la agricultura sostenible y al turismo. La provisión de una base económica estable para quienes residen allí constituye un objetivo importante. Como dijo el ecologista Daniel Janzen de la University of Pennsylvania y líder en la conservación tropical, "la probabilidad de la supervivencia a largo plazo de un área salvaje conservada es directamente proporcional a la salud económica y a la estabilidad de la sociedad de la que forma parte". Las prácticas destructivas que no son compatibles con la conservación del ecosistema a largo plazo y que ofrecen escaso beneficio económico local, como la tala masiva, el monocultivo a gran escala y la explotación minera excesiva, están idealmente confinadas a los márgenes más externos de las zonas buffer y se desaconsejan cada

Costa Rica busca que su sistema de reservas biológicas mantenga al menos el 80% de sus especies nativas, pero el sistema no carece de aspectos negativos. Un análisis de 2003 de la cobertura de la tierra entre 1960 y 1997 reveló deforestación poco significativa en los parques nacionales de Costa Rica y un aumento en la cobertura selvática en el kilómetro de zona amortiguadora alrededor de los parques. Sin embargo, se descubrieron pérdidas importantes de la selva en los 10 km de zonas amortiguadoras alrededor de todos los parques nacionales, que amenaza en convertir a los parques en islas de hábitats aislados.

La tasa elevada continua de explotación humana de los ecosistemas induce a los analistas a pronosticar que mucho menos del 10% de la biosfera será protegida como reserva natural. El sostén de la biodiversidad, a menudo, comprende el trabajo en paisajes que están casi dominados totalmente por el ser humano. Incluso los grandes ecosistemas marinos se han afectado de un modo considerable por la explotación humana. Por ejemplo, poblaciones de peces con valor económico importante en todo el mundo colapsaron frente a la presión pesquera creciente asociada al equipamiento cada vez más avanzado que hace alcanzables casi todas las potenciales áreas de pesca. En res-



▲ Figura 55-20. Un equipo de control se prepara para contar y medir las almejas que se encuentran dentro de una reserva marina intermareal en Fiji.

puesta, Fiona Gell y Callum Roberts de la University of York, Inglaterra, propusieron el establecimiento de reservas marinas en todo el mundo que estén fuera de los límites de pesca (fig. 55-20). Gell y Roberts presentaron evidencias importantes de que un mosaico de reservas marinas puede servir como medio para aumentar las poblaciones de peces en las reservas y mejorar la pesca en las áreas vecinas. Este sistema propuesto es una aplicación moderna de una práctica centenaria de las islas Fiji, en la que algunas áreas han permanecido históricamente vedadas para la pesca, un ejemplo tradicional del concepto de reserva biológica.

Evaluación de conceptos



- 1. ¿Qué es un área crítica de biodiversidad?
- **2.** ¿Cómo proporcionan las reservas biológicas incentivos económicos para la protección a largo plazo de las zonas protegidas?
- 3. ¿De qué forma los corredores que conectan fragmentos de hábitats ayudan a proteger a las poblaciones en peligro? ¿Cómo pueden perjudicar estos corredores a las poblaciones?

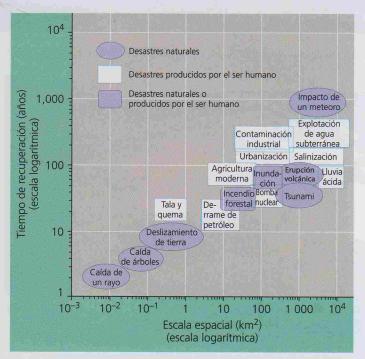
Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Concepto 55-4

La ecología de la restauración intenta reconvertir los ecosistemas degradados a un estado más natural

Con el tiempo, algunas áreas alteradas por la actividad humana son abandonadas. Por ejemplo, los suelos de muchas áreas tropicales dejan de ser productivos y se abandonan menos de cinco años después de despejarlos para el cultivo. Las actividades asociadas con la minería pueden durar varias décadas, pero luego las tierras se abandonan en un estado degradado. Muchos ecosistemas también son dañados de forma inadvertida por el vaciamiento de compuestos químicos tóxicos o por accidentes, como derrames de petróleo. Estos hábitats y ecosistemas degradados están extendiéndose porque la velocidad natural de recuperación mediante procesos sucesivos es más lenta que la velocidad de degradación ocasionada por las actividades humanas.

Con el tiempo suficiente, las comunidades biológicas pueden recuperarse de un modo natural de muchos tipos de alteraciones mediante las diversas etapas de sucesión ecológica que tratamos en el capítulo 53. La cantidad de tiempo necesaria para la recuperación natural está más estrechamente relacionada con la escala espacial de la alteración que con el tipo de trastorno: a mayor área alterada, mayor será el tiempo necesario para la recuperación. El hecho de que la alteración sea natural o producida por el ser humano no supondría una gran diferencia en esta relación entre tiempo y tamaño (fig. 55-21).



▲ Figura 55-21. La relación entre tamaño y tiempo para la recuperación de la comunidad después de desastres naturales y producidos por el ser humano. Observe que las escalas son logarítmicas.

Una de las suposiciones básicas de la ecología de restauración es que gran parte del daño ambiental es reversible, aunque este optimismo desmesurado debe equilibrarse con una segunda suposición: que las comunidades no son infinitamente resistentes. Los ecologistas de restauración trabajan para identificar y manipular los procesos que limitan, en mayor medida, la velocidad de recuperación, con el objetivo de reducir el tiempo que tarda una comunidad en reponerse del impacto de las alteraciones. Sin embargo, cabe recordar que los desastres naturales, como incendios periódicos o inundaciones, forman parte de la dinámica de muchos ecosistemas y deben ser consideradas en las estrategias de restauración.

La biorremediación y el incremento del ecosistema son dos estrategias clave en la ecología de restauración.

Biorremediación

La biorremediación es el empleo de organismos vivos, generalmente procariontes, hongos o plantas para desintoxicar sistemas contaminados (véase cap. 27). Por ejemplo, algunas plantas adaptadas a suelos que contienen metales pesados son capaces de acumular concentraciones elevadas de metales potencialmente tóxicos, como cinc, níquel, plomo y cadmio. Los ecologistas de restauración pueden utilizar estas plantas para repoblar sitios contaminados por la minería y otras actividades humanas y después recolectar las plantas para eliminar los metales del ecosistema. Varios investigadores también se están concentrando en la capacidad de absorción de metales que tienen ciertos procariontes y líquenes. Investigadores del Reino Unido descubrieron una especie de liquen que crece en el suelo contaminado con restos de polvo de uranio producidos por la actividad minera. El liquen concentra el uranio en un pigmento oscuro, fenómeno que la hace útil como control biológico y potencialmente como depurador. La ecología de restauración también logró cierto éxito con el empleo de la bacteria *Pseudomonas* en la limpieza de los derrames de petróleo en las playas. Aun más común es el empleo de ciertos procariontes para la metabolización de tóxicos en basurales. En el futuro, la ingeniería genética podría adquirir mayor importancia como herramienta para el mejoramiento de la función de ciertas especies como biorremediadores.

Incremento biológico

En contraste con la biorremediación, que es una estrategia para la eliminación de sustancias nocivas, el incremento biológico utiliza el organismo para agregar materiales esenciales a un ecosistema degradado. Los procesos de incremento del ecosistema requieren la detección de factores, como nutrientes químicos, que fueron eliminados de un área y, por lo tanto, limitan su velocidad de recuperación. El fomento del cultivo de plantas que crecen en suelos con escasos nutrientes acelera la velocidad de cambios sucesivos que pueden conducir a la recuperación de los lugares deteriorados. Un ejemplo comprende el establecimiento rápido de comunidades de plantas indígenas al borde del camino en Puerto Rico, supervisado por Ariel Lugo, director del Instituto Estadounidense de Servicios Forestales de Silvicultura Tropical en Puerto Rico. Lugo utilizó Albizzia procera, una planta no nativa que crece en suelos con escaso nitrógeno, para colonizar los bordes del camino después de la eliminación de la selva original y de que se agotaran los nutrientes del suelo. Por lo visto, el rápido aumento de material orgánico por parte del soporte denso de Albizzia permitió que las plantas indígenas recolonizaran el área y superaran en cantidad a la planta introducida en un tiempo relativamente breve.

Exploración de la restauración

Debido a lo reciente de la ecología de la restauración como disciplina, la complejidad de los ecosistemas y las características únicas de cada situación, los ecologistas de restauración van aprendiendo sobre la marcha. Muchos de estos ecologistas defienden la intervención adaptable: experimentación con varios tipos prometedores de gestión para determinar cuál funciona mejor. La clave de la gestión adaptable y de la ecología de restauración radica en la concepción de formas alternativas para el logro de las metas y en el aprendizaje de los errores así como de los éxitos. El objetivo a largo plazo de la restauración es acelerar el restablecimiento de un ecosistema lo más similar posible al ecosistema previo a la alteración. La figura 55-22 identifica varios proyectos de restauración internacionales ambiciosos y eficaces. La gran cantidad de este tipo de proyectos, la dedicación de la gente que participa en ellos y los éxitos alcanzados sugieren que éste es solo el comienzo.

Evaluación de conceptos

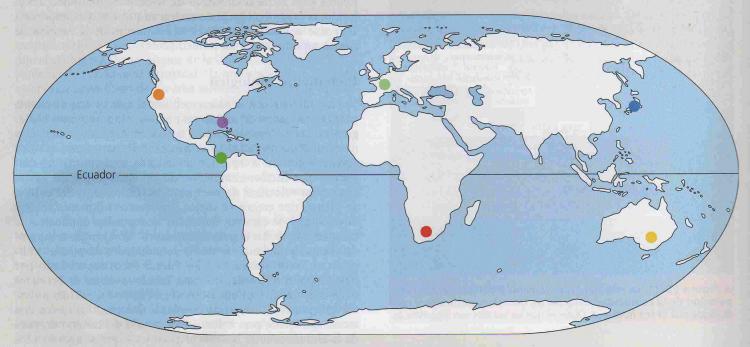


- 1. ¿Cuáles son los objetivos de la ecología de la restauración?
- 2. ¿En qué se diferencian la biorremediación y el incremento biológico?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Exploración de la ecología de restauración mundial

Los ejemplos destacados en estas páginas son sólo algunos de los muchos proyectos de la ecología de restauración que se están desarrollando en todo el mundo. Los puntos de color en el mapa indican la ubicación de estos proyectos.



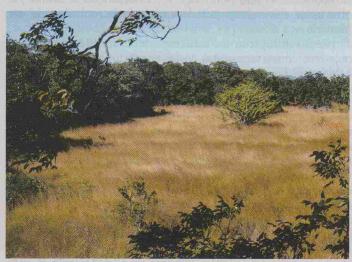


Río Truckee, Nevada. La construcción de presas y los desvíos del agua durante el siglo xx redujeron el flujo del río Truckee, Nevada, lo que produjo la disminución de los bosques ribereños. Los ecólogos de restauración trabajaron junto con los responsables del agua para asegurar que hubiera suficiente agua disponible durante el breve período de desprendimiento de semillas de los álamos americanos y de los sauces nativos para posibilitar el establecimiento de árboles pequeños. Nueve años de flujo controlado consiguieron un resultado: la recuperación notable del bosque ribereño de álamos y de sauces.

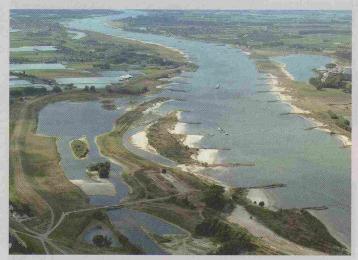
Australia. Uno de los aspectos más dificiles de la ecología de la restauración es la determinación del modo en que la actividad del ser humano alteró los ecosistemas y de los objetivos de la restauración. En Australia, las descripciones ambientales de quienes vivieron en el terreno constituyen una fuente inestimable de la escasa información básica para ayudar a crear objetivos de restauración.



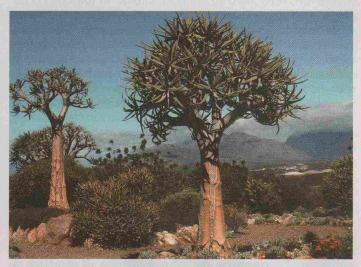
Río Kissimmee, Florida. El río Kissimmee en el área sur central de Florida, antes un río serpenteante, fue convertido en un canal de 90 km, con efectos negativos importantes para las poblaciones de peces y aves de pantano. La restauración del río Kissimmee implicó el llenado de 12 km de canal de drenaje y el restablecimiento de 24 km de los 167 km originales del canal del río original. La fotografía comprende una sección del canal Kissimmee que fue conectado (franja clara y ancha en el extremo derecho de la fotografía), que desvía el flujo hacia los canales de río restantes en el centro de la imagen. El proyecto también restaurará el régimen de flujo normal, que albergará poblaciones de aves y peces de pantano que se automantienen.



Selva tropical seca, Costa Rica. La deforestación para la agricultura, principalmente para el pastoreo de ganado, eliminó alrededor del 98% de la selva tropical seca en Centroamérica y México. En una inversión de papeles, la restauración de esta selva en Costa Rica utilizó ganado doméstico para dispersar las semillas de árboles nativos en prados abiertos. La fotografía muestra uno de los primeros árboles (centro derecha), dispersado como semilla por el ganado, para colonizar la antigua tierra de pastoreo. Este proyecto es un modelo que vincula la ecología de restauración con las instituciones económicas y educativas locales.



Río Rin, Europa. Siglos de dragado y canalización para la navegación (observe las barcazas en el amplio canal principal, a la derecha de la fotografía) enderezaron al río Rin que alguna vez fue serpenteante y lo desconectaron de su llanura aluvial y pantanos asociados. Los países que se encuentran a lo largo del Rin, particularmente, Francia, Alemania, Luxemburgo, los Países Bajos y Suiza, están cooperando para reconectar el río a los canales laterales, como el que se muestra en el lado izquierdo de la fotografía. Estos canales laterales aumentan la diversidad de los hábitats disponibles para la biota acuática, mejoran la calidad del agua y proporcionan protección frente a las inundaciones.



► Karoo suculento, Sudáfrica. En esta región del desierto del sur de África, como en muchas regiones áridas, el pastoreo excesivo por el ganado dañó áreas extensas. Para invertir esta tendencia, los propietarios y las agencias gubernamentales de Sudáfrica están restaurando grandes áreas de esta región única. La fotografía muestra un pequeño ejemplo de la diversidad vegetal excepcional del karoo suculento; sus 5 000 especies de plantas comprenden la mayor diversidad mundial de plantas suculentas.



Costa japonesa. Las algas marinas y los lechos de hierbas marinas son criaderos importantes de una gran variedad de peces y mariscos. Aunque antes eran inmensos, ahora están reducidos por el desarrollo y estos lechos se están restaurando en las áreas costeras de Japón. Las técnicas comprenden la construcción de un hábitat de suelo marino apropiado, trasplante de lechos naturales utilizando sustratos artificiales, y dispersión manual de semillas (como se muestra en la fotografía).

Concepto 55-5

El desarrollo sostenible pretende mejorar la condición humana conservando la biodiversidad

Frente a la desaparición y fragmentación progresiva de hábitats, ¿cuál es la mejor forma de administrar los recursos del planeta? Si vamos a conservar la mayoría de las especies de un país, ¿cuáles son los hábitats más críticos? Ante la necesidad de escoger, qué áreas sería más práctico proteger e intervenir si pretendemos salvar especies en peligro o la mayor cantidad de especies?

Iniciativa por una biosfera sostenible

Debemos comprender las interacciones complejas que existen en la biosfera para tomar decisiones razonables sobre cómo conservar estas redes. Con este fin, muchas naciones, sociedades científicas y fundaciones privadas adoptaron el concepto de desarrollo sostenible (o sustentable), la prosperidad a largo plazo de las sociedades humanas y de los ecosistemas que las sostienen. La visionaria Sociedad Ecológica de América, la organización más importante de ecólogos profesionales, avala un programa de investigaciones denominado Iniciativa por una Biosfera Sostenible. El objetivo de esta iniciativa comprende la definición y adquisición de información ecológica básica necesaria para el desarrollo, administración y conservación inteligente y responsable de los recursos del planeta. El programa de investigaciones se compone de estudios sobre cambio global, como las interacciones entre procesos climáticos y ecológicos; diversidad biológica y su papel en el mantenimiento de los procesos ecológicos, y las posibles formas de sostenimiento de la productividad de los ecosistemas naturales y artificiales. Esta iniciativa requiere un compromiso firme de los recursos humanos y económicos.

El desarrollo sostenible no trata sólo sobre la ciencia. Para sostener los procesos del ecosistema y detener la pérdida de biodiversidad, debemos conectar las ciencias biológicas con las ciencias sociales, la economía y las humanidades, y lo que también es importante, debemos volver a analizar nuestros valores. Los que vivimos en naciones desarrolladas somos responsables de la mayor parte de la degradación ambiental. La realidad requiere que aprendamos a honrar los procesos naturales que nos sostienen, y reducir nuestra orientación hacia el beneficio personal en el corto plazo. El siguiente caso de estudio ilustra cómo la combinación de esfuerzos científicos y personales pueden producir una diferencia importante en la creación de un mundo realmente sostenible.

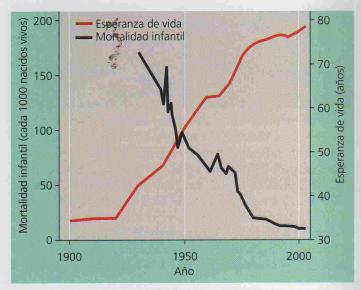
Caso de estudio: desarrollo sostenible en Costa Rica

El éxito de la conservación en Costa Rica que comentamos en el concepto 55-3 se debió a la dirección del gobierno nacional así como a la asociación esencial entre el gobierno nacional, las organizaciones no gubernamentales (ONG) y los ciudadanos. Por ejemplo, muchas reservas naturales establecidas por individuos fueron reconocidas por el estado como reservas de fauna nacional con significativas ventajas

impositivas. Sin embargo, la conservación y restauración de la biodiversidad sólo es un aspecto del desarrollo sostenible; la otra faceta clave comprende la mejora de la condición del ser humano.

¿Cómo influyeron los esfuerzos de Costa Rica dirigidos a objetivos conservacionistas en las condiciones de vida de sus habitantes? Los datos estadísticos de la población dan información sobre estas condiciones. Como comentamos en el capítulo 52, dos de los indicadores más importantes de las condiciones de vida son la tasa de mortalidad infantil y la esperanza de vida. La figura 55-23 muestra que la tasa de mortalidad infantil en Costa Rica disminuyó de un modo notorio durante el siglo xx, con un crecimiento de la esperanza de vida y de los nacimientos. En 1930 murieron más de 170 lactantes de cada 1000 nacidos vivos. En 2003, la mortalidad infantil descendió a 10 de cada 1 000 nacidos vivos. Entre tanto, la esperanza de vida ascendió de un poco más de 35 años en 1900 a más de 78 años en 2003, que es casi un año más que el valor de los Estados Unidos, donde la esperanza de vida en 2003 ascendió a un poco más de 77 años. La tasa de alfabetización es otro indicador de las condiciones de vida. La tasa de alfabetización de Costa Rica en 2003 ascendió al 96% en comparación con la del 97% en los Estados Unidos.

Estos datos estadísticos revelan que las condiciones de vida en Costa Rica mejoraron de forma notable en un período en el que el país se dedicó a la conservación y restauración. Si bien la correlación no confirma una asociación entre causa y efecto, podemos deducir con certeza que las iniciativas conservacionistas de Costa Rica no comprometieron el bienestar del ser humano. Y podemos afirmar que el desarrollo en Costa Rica veló por la naturaleza y la gente. No obstante, todavía existen algunos problemas. El mantenimiento de su compromiso con la conservación ante el crecimiento de la población es uno de los desafíos a los que el país deberá enfrentarse. Costa Rica se encuentra en el centro de una rápida transición demográfica (véase cap. 52), e incluso aunque las tasas de natalidad están descendiendo de manera rápida, su población continúa creciendo alrededor del 1,5% anual (comparado con el crecimiento del



▲ Figura 55-23. Mortalidad infantil y esperanza de vida al nacer en Costa Rica.

0,9% en los Estados Unidos). La población de Costa Rica, que en la actualidad asciende a 4 millones, continuará creciendo hasta mediados de este siglo, donde se nivelará alrededor de los 6 millones. Dada su historia reciente, es probable que el pueblo costarricense se enfrente a los desafíos restantes del desarrollo sostenible con la misma energía y optimismo que demostró en el pasado.

Biofilia y el futuro de la biosfera

A pesar de la incertidumbre sobre el futuro de la biosfera, ahora no es el momento de ser pesimista, sino de volver a reconectarse con el resto de la naturaleza. Actualmente, no mucha gente vive en ambientes realmente salvajes o incluso no visitan estos lugares a menudo. Nuestras vidas modernas son muy diferentes de las de los primeros seres humanos, que cazaron y recolectaron y pintaron murales de la fauna en las paredes de las cuevas (fig. 55-24a). Pero nuestra conducta refleja los restos de nuestro vínculo ancestral con la naturaleza y la diversidad de la vida: el concepto de biofilia que introdujimos antes en este capítulo. Evolucionamos en ambientes



(a) Detalles de animales en un mural paleolítico, Lascaux, Francia



(b) El biólogo Carlos Rivera Gonzáles examina a una diminuta rana de árbol en Perú

▲ Figura 55-24. Biofilia, pasado y presente.

naturales ricos en biodiversidad, y todavía tenemos afinidad por estos entornos **(fig. 55-24b)**. E. O. Wilson destaca que nuestra biofilia es innata, un producto evolutivo de la selección natural que actúa en especies inteligentes cuya supervivencia depende de la conexión estrecha con el ambiente y de la apreciación práctica de las plantas y los animales.

No sorprende que la mayoría de los biólogos haya adoptado el concepto de biofilia. Después de todo, ellos convirtieron su pasión por la naturaleza en carreras. Pero la biofilia toca una cuerda armónica con los biólogos por otro motivo. Si evolutivamente la biofilia está de incluida en nuestro genoma, hay esperanza de que podamos convertirnos en mejores custodios de la biosfera. Si todos prestamos más atención a nuestra biofilia, podría establecerse una nueva ética ambiental entre los individuos y las sociedades. Esta ética es una resolución para no permitir nunca la extinción de una especie ni la destrucción de ningún ecosistema debido a las actividades humanas mientras existan formas razonables de evitar esta violencia ecológica. Es una ética ambiental que equilibra otro rasgo humano, nuestra tendencia a "dominar" la Tierra. En efecto, deberíamos estar motivados a conservar la biodiversidad porque dependemos de ella para contar con alimentos, fármacos, materiales de construcción, suelo fértil, control de inundaciones, clima habitable, agua potable y aire respirable. Pero, tal vez, también podemos trabajar con mayor ahínco para evitar la extinción de otras formas de vida solo porque es ético que lo hagamos como la especie más pensante de la biosfera. Nuevamente, Wilson nos hace notar "en este momento estamos empujando a las especies del mundo a pasar a través de un cuello de botella. Debemos convertirlo en un principio moral importante para poder ayudar a la mayor cantidad posible de ellas. Es un desafío ahora y en el próximo siglo. Y hay algo bueno respecto a nuestra especie: ¡nos gustan los desafíos!".

Consideramos apropiado finalizar este libro con un análisis sobre la biofilia, ya que la biología es una expresión científica de nuestro deseo de conocer la naturaleza. Tendemos a proteger lo que apreciamos, y tendemos a apreciar lo que comprendemos. Con el aprendizaje sobre los procesos y la diversidad de la vida, también somos más conscientes de nosotros y de nuestro lugar en la biosfera. Esperamos que este libro le sirva para realizar esta aventura a lo largo de toda la vida.



Evaluación de conceptos

- 1. ¿Qué significa el término desarrollo sostenible?
- 2. ¿De qué forma la biofilia puede afectar a la ética ambiental?

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

X Y

Revisión del capítulo 55

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE



Las actividades humanas amenazan la biodiversidad de la Tierra

- ▶ Los tres niveles de biodiversidad (pp. 1210-1211). La biodiversidad consta de una variedad de ecosistemas en la biosfera, la riqueza de especies en estos ecosistemas y la variación genética dentro y entre las poblaciones de cada especie.
- ▶ **Biodiversidad y bienestar humano (pp. 1211-1212).** Nuestra biofilia nos permite reconocer el valor de la biodiversidad por sí sola. Otras especies también le proporcionan a los seres humanos alimento, fibra, fármacos y servicios del ecosistema.
- Las cuatro amenazas principales de la biodiversidad (pp. 1212-1214). Las cuatro amenazas principales de la biodiversidad comprenden la destrucción del hábitat, las especies introducidas, la sobreexplotación y la alteración de las redes de interacción.



La conservación de la población se centra en el tamaño de ella, la diversidad genética y el hábitat crítico

- ➤ Enfoque de población pequeña (pp. 1215-1218). Cuando una población disminuye por debajo de un tamaño de mínima población viable, su pérdida de variación genética debido al apareamiento no aleatorizado y la deriva genética pueden atraparla en un vórtice de extinción
- ▶ Enfoque de población en declinación (pp. 1218-1219). El enfoque de población en declinación se concentra en los factores ambientales que producen la declinación, independientemente del tamaño absoluto de la población. Sigue una estrategia de conservación proactiva gradual.
- Ponderación de demandas conflictivas (pp. 1219-1220). La conservación de especies a menudo requiere la resolución de conflictos entre las necesidades de hábitat de las especies en peligro y la demanda humana.



La conservación regional y del paisaje pretende sostener biotas completas

- ▶ Estructura y biodiversidad del paisaje (pp. 1220-1222). La estructura de un paisaje puede afectar de manera notable a la biodiversidad. Con el aumento de la fragmentación y la extensión de los límites, la biodiversidad tiende a disminuir. Los corredores de movimiento pueden promover la dispersión y facilitar el sostenimiento de poblaciones.
- ▶ Establecimiento de áreas protegidas (pp. 1222-1224). Las áreas críticas de biodiversidad también lo son de extinción y, por lo tanto, candidatos principales para su protección. El sostenimiento de la biodiversidad en parques y reservas requiere que la gestión asegure que las actividades humanas en el paisaje vecino no dañen los hábitats protegidos. El modelo de reserva biológica reconoce que los esfuerzos conservacionistas a menudo involucran el trabajo en paisajes que están dominados por el ser humano de manera notable.

Concepto 55-4

La ecología de la restauración intenta reconvertir los ecosistemas degradados a un estado más natural

- **Biorremediación** (p. 1225). Los ecólogos de restauración emplean organismos vivos para desintoxicar ecosistemas contaminados.
- ▶ **Incremento biológico** (p. 1225). Los ecólogos también utilizan organismos para agregar materiales esenciales a los ecosistemas.
- Exploración de la restauración (pp. 1225-1227). La novedad y complejidad de la ecología de restauración requiere que los científicos consideren soluciones alternativas y que adapten los enfoques en base a la experiencia.



El desarrollo sostenible pretende mejorar la condición humana conservando la biodiversidad

- ▶ Iniciativa por una biosfera sostenible (p. 1228). El objetivo de la Iniciativa por una Biosfera Sostenible comprende la adquisición de la información ecológica necesaria para el desarrollo, administración y conservación de los recursos de la Tierra.
- ➤ Caso de estudio: desarrollo sostenible en Costa Rica (pp. 1228-1229). El éxito de Costa Rica en la conservación de la biodiversidad tropical implicó asociaciones entre el gobierno, otras organizaciones y ciudadanos. Las condiciones de vida del ser humano en Costa Rica mejoraron junto con la conservación.
- Biofilia y el futuro de la biosfera (p. 1229). Nuestro sentido innato de conexión con la naturaleza puede finalmente motivar la realineación de nuestras prioridades ambientales.

EVALUACION DE CONOCIMIENTOS

Autoevaluación

- 1. Los ecólogos llegaron a la conclusión de que existe una crisis de la diversidad porque:
 - a. La biofilia hace que los seres humanos se sientan éticamente responsables de la protección de otras especies.
 - b. Los científicos descubrieron y contaron finalmente la mayoría de las especies de la Tierra y ahora pueden calcular con precisión la tasa de extinción actual.
 - c. La tasa de extinción actual es mucho más elevada que la tasa en cualquier momento de los últimos 100 000 años.
 - d. Con la extinción de especies están desapareciendo muchos fármacos que podrían salvar vidas.
 - e. Hay muy pocas áreas críticas de biodiversidad.
- 2. ¿Cuál de los siguientes temas trata directamente la preocupación creciente respecto a la desaparición de la diversidad del ecosistema?
 - a. El enfoque de población pequeña.
 - b. La ecología de restauración.
 - c. El enfoque de población en declinación.
 - d. El aumento de los tamaños efectivos de la población de las especies en peligro.
 - e. Las intervenciones en poblaciones para incrementar la diversidad genética.

- 3. ¿Cuál es el tamaño efectivo de la población (*N*_e) de una población de 50 cisnes estrictamente monógamos (40 machos y 10 hembras)? a. 50 b. 40 c. 3 d. 32 e. 10
- 4. Una característica que distingue a una población sumida en un vórtice de extinción de otras poblaciones es que:
 - a. Su hábitat está fragmentado.
 - b. Es un depredador superior, raro.
 - c. Su tamaño efectivo de la población es mucho menor que el tamaño total de la población.
 - d. Su diversidad genética es muy baja.
 - e. No está bien adaptada a las condiciones de los límites.
- **5.** La disciplina que aplica principios ecológicos para devolver los ecosistemas degradados a estados más naturales se conoce como:
 - a. Análisis de viabilidad de la población. d. Ecología de la restauración.
 - b. Ecología del paisaje.
- e. Conservación de recursos.
- c. Ecología de la conservación.
- 6. ¿Cuál es la principal amenaza para la biodiversidad?
 - a. Sobreexplotación de las especies comercialmente importantes.
 - b. Especies introducidas que son competidoras o depredadoras de las especies nativas.
 - c. Contaminación del aire, el agua y el suelo de la Tierra.
 - d. Alteración de las relaciones tróficas con la extinción creciente de especies depredadoras.
 - e. Alteración, fragmentación y destrucción del hábitat.
- 7. ¿Cuál de los siguientes *no* es un paso en el enfoque de población en declinación de la biología conservacionista?
 - a. Recolección de información para determinar si la población está en declinación.
 - b. Desarrollo de un plan de conservación al inicio de un estudio, ya que es demasiado arriesgado esperar hasta la recolección y análisis de la información.
 - c. Desarrollo de varias hipótesis alternativas respecto a la causa de la declinación de la población.
 - d. Inclusión de actividades humanas y eventos naturales como posibles causas de población en declinación.
 - e. Prueba de las hipótesis sobre las causas de la declinación, comenzando con la hipótesis que tiene mayor probabilidad de ser la correcta.
- 8. ¿Cuál de las siguientes estrategias incrementaría con mayor rapidez la diversidad genética de una población en un vórtice de extinción?
 - a. Captura de los individuos restantes en la población para su procreación en cautiverio seguido por su introducción en su hábitat.
 - b. Establecimiento de una reserva que proteja el hábitat de la población.
 - c. Introducción de nuevos individuos transportados de otras poblaciones de la misma especie.
 - d. Esterilización de los individuos menos aptos de la población.
 - e. Control de las poblaciones de depredadores y competidores de las poblaciones en peligro.
- **9.** ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre las áreas protegidas que se establecieron para preservar la biodiversidad *no* es correcta?
 - a. Cerca del 25% de la superficie de la Tierra está protegida en la actualidad.
 - b. Los parques nacionales son uno de los diversos tipos de áreas protegidas.

- c. La mayoría de las áreas protegidas son demasiado pequeñas como para la protección de especies.
- d. El manejo de un área protegida debe estar coordinado con el de las tierras circundantes.
- e. Es especialmente importante la protección de las áreas críticas de biodiversidad.
- 10. ¿Qué es la Iniciativa por una biosfera sostenible?
 - a. Un plan para la conversión de todos los ecosistemas naturales de la biosfera en ecosistemas cuidadosamente diseñados.
 - b. Un programa de investigaciones para el estudio de la biodiversidad y el apoyo del desarrollo sostenible.
 - c. Una práctica conservacionista que establece reservas biológicas rodeadas por zonas buffer.
 - d. El enfoque conservacionista de la población en declinación que busca la identificación y solución de las causas de la reducción de especies.
 - e. Un programa que utiliza gestión adaptativa para la experimentación y el aprendizaje mientras se trabaja con ecosistemas alterados.

Véanse las respuestas en el Apéndice A.

Interrelación evolutiva

Un factor que favorece el rápido crecimiento poblacional por una especie introducida es la ausencia de depredadores, parásitos y patógenos que controlaron su población en la región donde evolucionaron. A largo plazo, ¿de qué forma la evolución por selección natural afecta a la tasa a la que los depredadores, los parásitos y los patógenos nativos en una región de introducción atacan a la especie introducida?

Problemas científicos

Suponga que está a cargo de la planificación de una reserva forestal y que una de sus principales metas es facilitar el sostenimiento de poblaciones locales de aves que sufren el parasitismo del tordo de cabeza marrón. Leyendo los informes de las investigaciones, observa que los tordos de sexo femenino generalmente son renuentes a penetrar más de 100 m en el bosque y que el parasitismo de los nidos disminuye cuando algunas aves locales anidan sólo en regiones del bosque más centrales y densas. El área arbolada con la que cuenta para trabajar es de, aproximadamente, 1 000 m por 6 000 m. Una operación reciente de tala eliminó casi la mitad de los árboles en uno de los lados de 6 000 m, los otros tres jados son adyacentes a pastos deforestados. Su plan debe incluir espació para un pequeño edificio de mantenimiento, que se estima que ocupará 100 m². También será necesaria la construcción de un camino de 10 m por 1 000 m que atraviese la reserva. ¿Dónde construiría el camino y el edificio, y por qué?

Ciencia, tecnología y sociedad

Algunas organizaciones, como la Sociedad Ecológica Estadounidense, están comenzando a prever una sociedad sostenible, en la cual cada generación herede suficientes recursos naturales y económicos y un ambiente relativamente estable. El Instituto Worldwatch estima que para lograr el sostenimiento en el año 2030, debemos comenzar a moldear una sociedad sostenible durante los diez años siguientes. ¿De qué forma el sistema actual no es sostenible? ¿Qué debemos hacer para trabajar a favor del sostenimiento, y cuáles son los principales obstáculos que hay que superar para lograrlo? ¿De qué forma la vida sería diferente en una sociedad sostenible?

APÉNDICE ARESPUESTAS

CAPÍTULO 1

Evaluación de conceptos 1-1

- 1. Ejemplos: una molécula se compone de átomos unidos entre sí por enlaces. Cada orgánulo tiene una distribución ordenada de moléculas. Las células vegetales fotosintéticas contienen orgánulos denominados cloroplastos. Un tejido animal consiste en un grupo de células similares. Los órganos como el corazón están formados por varios tejidos. Un organismo complejo, como una planta, tiene varios tipos de órganos, incluidas las hojas y las raíces. Una comunidad consiste en poblaciones de las varias especies que habitan en un área específica. Un ecosistema consiste en una comunidad biológica junto con factores no vivientes importantes para la vida, como el aire, el suelo y el agua. La biosfera está constituida por todos los ecosistemas de la Tierra.
- El DNA es la sustancia química de los genes. Los genes son las unidades hereditarias distribuidas a lo largo de las moléculas de DNA. Las moléculas de DNA están incorporadas en estructuras celulares denominadas cromosomas.
- Tanto las plantas como los animales están formados por células eucariontes, mientras que las células de las bacterias son procariontes.

Evaluación de conceptos 1-2

- El significado de una frase es una propiedad que emerge de la secuencia específica de las letras y los espacios.
- La recogida de datos de alto flujo da origen a enormes bases de datos, continuamente en expansión, de la información biológica que hace que la bioinformática sea un campo necesario y productivo.
- 3. Retroalimentación negativa.

Evaluación de conceptos 1-3

- 1. Una dirección de correo señala un lugar acercándose desde las categorías más amplias hasta las más estrechas: un estado, una ciudad, un código postal, una calle y el número de una casa o apartamento. Esto es análogo a la estructura de grupos subordinados a otros grupos de la taxonomía biológica.
- Los organismos del dominio Eukarya están formados por células eucariontes, en oposición a las células procariontes de los dominios Bacteria y Archaea.

Evaluación de conceptos 1-4

 La selección natural no "crea" la variación que hace posible la adaptación, sino que la "imprime" seleccionándola a favor de ciertos rasgos heredables en una población que varía naturalmente. Plantas Hongos Animales



Evaluación de conceptos 1-5

- El razonamiento inductivo deriva generalizaciones a partir de casos específicos; el razonamiento deductivo predice resultados específicos a partir de premisas generales.
- Generalmente es imposible excluir todas las variables no deseadas; en cambio, un experimento controlado suprime todas estas variables al comparar un grupo experimental con un grupo control que se diferencia del anterior solo en la variable de interés.
- 3. Para poner a prueba la predicción de la hipótesis del mimetismo de que las serpientes reales solo se beneficiarán de su color similar al de las serpientes de coral en ambientes donde también viven las serpientes de coral.
- En comparación con una hipótesis, una teoría científica suele ser más general y mejor fundamentada por una mayor acumulación de evidencias.

Evaluación de conceptos 1-6

 Ejemplo: la investigación científica y la tecnología que la informa tienen un enorme impacto en la sociedad.

Autoevaluación

1. b	2. d	3. a	4. c	5. c
6. c	7. c	8. d	9. b	10. c

CAPÍTULO 2

Evaluación de conceptos 2-1

- 1. La sal de mesa consiste en dos elementos, mientras que el oxígeno se compone solo de uno.
- El carbono, el oxígeno, el hidrógeno y el nitrógeno.

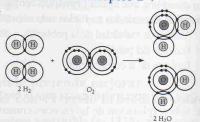
Evaluación de conceptos 2-2

- 1. Siete
- 2. Número atómico = 7; número de masa = 15; 15, N.
- 3. Número atómico = 12; 12 protones, 12 electrones; tres órbitas de electrones; dos electrones en la órbita de valencia.
- Los electrones de la órbita más alejada del núcleo tienen el mayor potencial de energía y los electrones de la órbita más cercana al núcleo tienen el menor.
- 5. Nueve electrones; dos órbitas de electrones; 1s, 2s, 2p (tres de ellas); un electrón desapareado.

Control conceptual 2-3

- Cada átomo de carbono tiene solo tres enlaces covalentes en lugar de los cuatro necesarios.
- Las atracciones entre iones de carga opuesta forman enlaces iónicos.

Evaluación de conceptos 2-4



2. En el equilibrio, las reacciones directa e inversa ocurren a la misma velocidad.

Autoevaluación

1. b	2. a	3. b	4. b	5. c
5. b	7. b	8 a	9 b	10 h

CAPÍTULO 3

Evaluación de conceptos 3-1

- 1. La electronegatividad es la atracción de un átomo por los electrones de un enlace covalente. Puesto que el oxígeno es más electronegativo que el hidrógeno, el átomo de oxígeno del H2O atrae a los electrones, y da como resultado una carga parcial negativa sobre el átomo de oxígeno y una carga parcial positiva sobre los átomos de hidrógeno. Los extremos de las moléculas de agua con carga opuesta se ven atraídos entre sí para formar un enlace de hidrógeno.
- Los átomos de hidrógeno de una molécula con sus cargas parciales positivas repelerían a los átomos de hidrógeno de la molécula adyacente.

Evaluación de conceptos 3-2

- 1. Los enlaces de hidrógeno mantienen juntas a las moléculas de agua vecinas; esta cohesión ayuda a las moléculas a resistir la atracción gravitatoria hacia abajo. La adhesión entre las moléculas de agua y las paredes de las células conductoras de agua también contrarrestan la atracción gravitatoria hacia abajo. A medida que el agua se evapora de las hojas, la cadena de moléculas de agua en las células conductoras de agua se mueve hacia arriba
- 2. La elevada humedad obstaculiza el enfriamiento al suprimir la evaporación de la transpiración.
- 3. El agua se expande a medida que se congela debido a que las moléculas de agua se alejan al formar cristales de hielo. Cuando hay agua en una hendidura de un canto rodado, la expansión del agua debido al congelamiento puede partir la roca.
- 4. La masa molecular del NaCl es de 58,5 daltons. Un mol tendría una masa de 58,5 g, por lo que mediría 0,5 mol, o 29,3 g de NaCl y gradual-

mente agregaría agua, agitando hasta que se disuelva. Agregaría agua para llevar el volumen final a 1 l.

Evaluación de conceptos 3-3

1. 105, o 100 000

2. $[H^+] = 0.01 \text{ M} = 10-2 \text{ M}$, por tanto pH = 2

Autoevaluación

1.d	2.d	3.b	4.c	5.b
6.c	7.c	8.d	9.c	10.c

CAPÍTULO 4

Evaluación de conceptos 4-1

1. La urea es una molécula sintetizada por organismos vivos, y que se encuentra en la orina. Su síntesis a partir de gases de la atmósfera primitiva de la Tierra demostró que las moléculas de la vida podrían haberse sintetizado al principio a partir de moléculas inertes.

Evaluación de conceptos 4-2

1.

$$H \subset H$$

- 2. Los butanos en (b) son isómeros estructurales, como lo son los butenos en (c).
- 3. Ambos consisten en su mayor parte en cadenas hidrocarbonadas.

Evaluación de conceptos 4-3

- Tiene tanto un grupo amino (—NH₂) como un grupo carboxilo (—COOH), lo que lo convierte en un ácido carboxílico.
- 2. La molécula de ATP pierde un fosfato y se convierte en ADP.

Autoevaluación

- 1. b 2. c 3. d 4. d 5. a 6. b 7. b 8. a 9. d
- 10. b, porque no solo están los dos oxígenos electronegativos del grupo carboxilo, sino también un oxígeno en el siguiente carbono (carbonilo). Todos estos oxígenos ayudan a hacer más polar el enlace entre el O y el H del grupo —OH, lo que hace así más probable la disociación del H⁺.

CAPÍTULO 5

Evaluación de conceptos 5-1

- Proteínas, hidratos de carbono, lípidos y ácidos nucleicos.
- Nueve, siendo necesaria una molécula de agua para hidrolizar cada par de monómeros conectados.
- Los aminoácidos en la proteína de la manzana se liberan en reacciones de hidrólisis y se incorporan a sus proteínas en reacciones de deshidratación.

Evaluación de conceptos 5-2

1. C₃H₆O₃ o C₃(H₂O)₃

2. C,H,O,

3. Ambas moléculas son polímeros de glucosa sintetizados por plantas, pero los monómeros de glucosa se disponen de forma diferente. El almidón cumple principalmente la función de almacenamiento del azúcar. La celulosa es un polisacárido estructural y es el principal material de la pared celular vegetal.

Evaluación de conceptos 5-3

- Ambos tienen una molécula de glicerol unida a ácidos grasos. El glicerol de una grasa tiene tres ácidos grasos unidos, mientras que el glicerol de un fosfolípido está unido a dos ácidos grasos y un grupo fosfato.
- 2. Los ácidos grasos de una grasa saturada no tienen dobles enlaces en sus cadenas hidrocarbonadas, mientras que al menos un ácido graso de una grasa insaturada tiene un doble enlace. Las grasas saturadas tienden a ser sólidas a temperatura ambiente, pero las grasas insaturadas son líquidas.
- 3. Las hormonas sexuales humanas son esteroides, un tipo de compuesto hidrófobo.

Evaluación de conceptos 5-4

- La función de cada proteína es una consecuencia de su forma específica, que se pierde cuando la proteína se desnaturaliza.
- 2. La estructura secundaria se compone de enlaces de hidrógeno entre átomos de la columna vertebral polipeptídica. La estructura terciaria se compone de enlaces entre átomos de los grupos R de las subunidades de aminoácidos.
- 3. La estructura primaria, la secuencia de aminoácidos, afecta a la estructura secundaria, que afecta a la estructura terciaria, que por su parte afecta a la estructura cuaternaria (si la hay). En pocas palabras, la secuencia de aminoácidos afecta a la forma de la proteína, y la función de una proteína depende de su forma.

Evaluación de conceptos 5-5

* Extremo 5'
5'C4' 5'
3' 1'
*
4' 0
3' 1'
*
4' 0
3' 1'
2'

Autoevalución

1. d	2. c	3.c, d y e	4. a	5. b
6. d	7. d	8. b	9. b	10. b

CAPÍTULO 6

Evaluación de conceptos 6-1

 (a) Microscopio óptico, (b) microscopio electrónico de barrido, (c) microscopio electrónico de transmisión.

Evaluación de conceptos 6-2

1. Véase figura 6-9

Evaluación de conceptos 6-3

1. Los ribososomas del citoplasma traducen el men-

saje genético, transportado por el mRNA desde el DNA del núcleo, en una cadena polipeptídica.

2. La cromatina está compuesta de DNA y proteínas asociadas; contiene la información genética de la célula. Los nucléolos están constituidos por RNA y proteínas y se asocian con regiones particulares del DNA. En los nucléolos se sintetiza el rRNA y se ensamblan las subunidades de los ribosomas.

Evaluación de conceptos 6-4

- 1. La principal diferencia entre el RE rugoso y el RE liso es la presencia de ribosomas unidos al RE rugoso. Aunque ambos tipos de RE sintetizan fosfolípidos, todas las proteínas de membrana se producen sobre los ribosomas del RE rugoso. El RE liso también participa en la desintoxicación, en el metabolismo de los hidratos de carbono y en el almacenamiento de iones calcio.
- 2. El mRNA se sintetiza en el núcleo, luego sale a través de un poro nuclear para ser traducido en un ribosoma que está adherido al RE rugoso. A medida que la proteína se sintetiza, ingresa a la luz del RE y quizá se modifica allí. Una vesícula de transporte lleva la proteína hasta el aparato de Golgi. Después de nuevas modificaciones en el aparato de Golgi, otra vesícula de transporte la lleva de regreso al RE, donde realizará su función celular.
- Las vesículas de transporte desplazan las membranas y las sustancias que encierran en su interior hacia otros componentes del sistema de endomembranas.

Evaluación de conceptos 6-5

- Los dos orgánulos participan en la transformación de energía, las mitocondrias en la respiración celular y los cloroplastos en la fotosíntesis. Ambos están compuestos por dos o más membranas separadas.
- Las mitocondrias y los cloroplastos contienen DNA, que codifica algunas de sus proteínas. No están conectados físicamente o mediante vesículas de transporte a otros orgánulos del sistema de endomembranas.

Evaluación de conceptos 6-6

- 1. Los microtúbulos son tubos huecos que resisten la curvatura; los microfilamentos se parecen más a cables fuertes que resisten al estiramiento. Estas propiedades opuestas trabajan en conjunto para definir y mantener la forma de la célula. Los filamentos intermedios también resisten al estiramiento y son elementos más permanentes que soportan tensiones y refuerzan la forma de la célula.
- 2. Los brazos de dineína, impulsados por el ATP, mueven los dobletes vecinos de microtúbulos uno con respecto al otro. Debido a que están anclados en el orgánulo y unidos entre sí, los dobletes se curvan en lugar de deslizarse uno por encima del otro.

Evaluación de conceptos 6-7

- La diferencia más obvia es la presencia de conexiones citoplasmáticas directas entre las células de plantas multicelulares (plasmodesmas) y animales (uniones en hendidura). Estas conexiones generan una continuidad del citoplasma entre las células adyacentes.
- 2. La pared celular o la MEC debe ser permeable a los materiales que entran y salen de la célula, y a las

moléculas que proporcionan la información acerca del medio que rodea a la célula.

Autoevaluación

1. c	2. c	3. b	4. d	5. d
6. b	7. c	8. b	9. e	(10. a

CAPÍTULO 7

Evaluación de conceptos 7-1

- 1. Es de esperar que las plantas adaptadas a ambientes fríos tengan más ácidos grasos insaturados en sus membranas, ya que éstos permanecen en estado líquido a temperaturas más bajas. Las plantas adaptadas a ambientes cálidos deberían tener más ácidos grasos saturados, lo que permitiría a los ácidos grasos "apilarse" de forma más compacta y volviendo menos fluida a la membrana, contribuyendo, de esa manera, a que permanezca intacta a temperaturas elevadas.
- 2. Están en la cara interna de la membrana de las vesículas de transporte.

Evaluación de conceptos 7-2

- 1. Tanto el O2 como el CO2 son moléculas pequeñas, no cargadas, que pueden pasar con facilidad a través del núcleo hidrófobo de una membrana.
- 2. El agua es una molécula muy polar, de manera que no puede pasar muy rápidamente a través de la región hidrófoba en la región media de una bicapa fosfolipídica.

Evaluación de conceptos 7-3

1. La actividad de la vacuola contráctil de Paramecium disminuirá. La vacuola bombea hacia fuera de la célula el exceso de agua que fluye hacia dentro de ella; este flujo se produce solamente en un medio hipotónico.

- **Evaluación de conceptos 7-4**1. La bomba utilizaría ATP. Para establecer un voltaje, los iones deberían ser bombeados en contra de su gradiente, lo que requiere energía.
- 2. Cada ion se transporta en contra de su gradiente electroquímico. Si cualquier ion fluyera a favor de su gradiente electroquímico, entonces se consideraría cotransporte.

Evaluación de conceptos 7-5

- 1. Exocitosis. Cuando una vesícula de transporte se fusiona con la membrana plasmática, la membrana de la vesícula pasa a formar parte de dicha
- 2. Endocitosis mediada por receptores, porque, en este caso, una molécula específica requiere ser captada en un momento determinado; la pinocitosis incorpora sustancias de una manera inespecífica.

Autoevaluación

- 3. a 4. d 5. b 1. b 2. c
- 6. Fructosa
- 7. Glucosa
- 8. El contenido celular
- 9. Hacia dentro de la célula
- 10. b, c y e. Con respecto a la opción e: aún cuando la sacarosa no puede alcanzar la misma concentración en cada cara, el flujo de agua (ósmosis) producirá condiciones isotónicas.

CAPÍTULO 8

Evaluación de conceptos 8-1

- 1. La segunda ley es la tendencia hacia el azar. Concentraciones iguales de una sustancia a ambos lados de una membrana es una distribución más aleatoria que concentraciones desiguales. La difusión de una sustancia a una región donde inicialmente está menos concentrada incrementa la entropía, tal como establece la
- 2. La energía es la capacidad de provocar cambio, y algunas formas de energía pueden realizar tra-
- 3. La manzana tiene energía potencial al colgar del árbol, y los azúcares y otros nutrientes que contiene tienen energía química. La manzana tiene energía cinética cuando cae del árbol al suelo. Finalmente, la energía térmica se pierde cuando la manzana es digerida y sus moléculas se degra-

Evaluación de conceptos 8-2

- 1. La respiración celular es un proceso espontáneo y exergónico. La energía liberada de la glucosa se emplea para efectuar trabajo dentro de la célula, o se pierde en forma de calor.
- 2. Los iones H+ pueden realizar trabajo solamente si su concentración a cada lado de la membrana es distinta. Cuando las concentraciones de H+ son las iguales, el sistema está en equilibrio y no puede

Evaluación de conceptos 8-3

- 1. Mediante la fosforilación, la adición de grupos fosfato: el ATP transfiere energía a los procesos endergónicos al fosforilar otras moléculas. Los procesos exergónicos fosforilan ADP para regenerar ATP.
- 2. Un conjunto de reacciones acopladas puede transformar el primer grupo en el segundo grupo. Ya que, sobre todo, este es un proceso exergónico, la ΔG es negativa y el primer grupo debe tener más energía libre.

Evaluación de conceptos 8-4

- 1. Una reacción espontánea es una reacción exergónica. Sin embargo, si tiene una alta energía de activación que es difícil alcanzar, la velocidad de reacción puede ser baja.
- 2. Únicamente los sustratos específicos encajarán en el sitio activo de una enzima, la parte de la 3. El AMP se acumulará y estimulará la fosfofructoenzima que lleva a cabo la catálisis.
- 3. Como un inhibidor competitivo, el malonato se une al sitio activo de la succinato deshidrogenasa y, de esta manera evita que el sustrato normal, succinato, se una.

Evaluación de conceptos 8-5

1. El activador se une de modo que estabiliza la estructura activa de la enzima, mientras que el inhibidor estabiliza la estructura inactiva.

Autoevaluación

TILLE	Craina	CIOII		
1. b	2. c	3. b	4. b	5. e
6 2	7 e	8 c	0 2	10 c

CAPÍTULO 9

Evaluación de conceptos 9-1

1. La C₄H₆O₅ se oxida y el NAD+ se reduce.

Evaluación de conceptos 9-2

1. El NAD+ actúa como agente oxidante en el paso 6 aceptando electrones del gliceraldehído-3-fosfato que, de este modo, actúa como agente reductor.

Evaluación de conceptos 9-3

- 1. En el NADH y el FADH, éstos donarán electrones a la cadena de transporte de electrones.
- 2. El CO, se libera del piruvato producido en la glucólisis, y también se produce CO, en el ciclo del ácido cítrico.

Evaluación de conceptos 9-4

- 1. La fosforilación oxidativa se detendría por completo, causando la ausencia de producción de ATP. Sin oxígeno para "arrastrar" los electrones a lo largo de la cadena de transporte de electrones, el H+ no sería bombeado al espacio intermembrana, de la mitocondria y no se produciría la
- 2. Dado que la adición del H+ (disminución del pH) establecería un gradiente protónico incluso en ausencia de la función de la cadena de transporte de electrones, esperaríamos que la ATP sintasa funcione y sintetice ATP. (De hecho, fueron experimentos como éste los que aportaron soporte a la existencia de la quimiósmosis como mecanismo de acoplamiento energético).

Evaluación de conceptos 9-5

- 1. Un derivado del piruvato -sea acetaldehído durante la fermentación alcohólica o el propio piruvato durante la fermentación ácida láctica-;
- 2. La célula debería consumir glucosa a una tasa aproximadamente 19 veces superior al consumo en el ambiente aeróbico (se generan 2 ATP en la fermentación frente a hasta 38 ATP en la respiración celular).

Evaluación de conceptos 9-6

- 1. La grasa está mucho más reducida; tiene muchas unidades -CH2. Los electrones presentes en la molécula de hidrato de carbono se encuentran de alguna manera oxidados, dado que parte de ellos están unidos al oxígeno.
- 2. Cuando consumimos más alimento que el necesario para los procesos metabólicos, nuestro cuerpo sintetiza grasa para almacenar la energía para el futuro.
- cinasa que incrementa la tasa de glucólisis. Dado que el oxígeno está ausente, la célula convertirá piruvato en lactato en la fermentación ácida láctica y suministrará ATP.

Autoevaluación

1. b	2. d	3. c	4. c	5. a
6. a	7. b	8. d	9. b	10. b

CAPÍTULO 10

Evaluación de conceptos 10-1

- 1. El CO2 entra a las hojas a través de los estomas, y el agua ingresa a través de la raíces es llevado hasta las hojas por medio de los haces vascula-
- 2. Utilizando un isótopo pesado del oxígeno como un marcador, 18O, van Neil fue capaz de demos-

trar que el oxígeno producido durante la fotosíntesis se origina en el agua, no en el dióxido de carbono.

3. El ciclo de Calvin depende del NADPH y del ATP que generan las reacciones de la fase luminosa, y las reacciones de la fase luminosa dependen del NADP+ y del ADP y el P_i que el ciclo de Calvin genera.

Evaluación de conceptos 10-2

 Verde, debido a que la luz verde es en su mayor parte es transmitida y reflejada –no absorbida– por los pigmentos fotosintéticos.

2. En los cloroplastos, los electrones excitados por la luz se captan por un aceptor primario de electrones, el cual evita que regresen al estado fundamental. En la clorofila aislada no hay aceptor de electrones, por lo que los electrones fotoexcitados regresan de inmediato al estado fundamental, con emisión de luz y calor.

 El agua (H₂O) es el donante de electrones, el NADP* acepta electrones al final de la cadena de transporte de electrones y se reduce a NADPH.

Evaluación de conceptos 10-3

1. 6, 18, 12

- 2. Mientras más sea la energía potencial almacenada en una molécula, se requiere más energía y poder reductor para la formación de la molécula. La glucosa es una fuente importante de energía debido a que está muy reducida y almacena gran cantidad de energía potencial en sus electrones. Para reducir el ${\rm CO_2}$ a glucosa se requiere mucha energía y poder reductor en forma de un alto número de moléculas de ATP y NADPH, respectivamente.
- 3. Las reacciones de la fase luminosa requieren ADP y NADP+, que no se podrían formar a partir de ATP y NADPH si se detuviese el ciclo de Calvin.

Evaluación de conceptos 10-4

- 1. La fotorrespiración disminuye el rendimiento fotosintético al adicionar oxígeno, en lugar de dióxido de carbono, al ciclo de Calvin. Como resultado no se genera azúcar (no se fija carbono) y el O, se utiliza en lugar de generarse.
- 2. Las especies C₄ y CAM podrían reemplazar a muchas especies de C₃.

Autoevaluación

1. d	2. b	3. d	4. b	5. b
6. c	7. d	8. e	9. d	10. c

CAPÍTULO 11

Evaluación de conceptos 11-1

- 1. La secreción de moléculas transmisoras en una sinapsis es un ejemplo de señalización local. La señal eléctrica que viaja a lo largo de una célula nerviosa muy larga y es transmitida a la siguiente célula puede considerarse un ejemplo de señalización de larga distancia (nótese que, sin embargo, se requiere la señalización local en la sinapsis entre dos células para que la señal pase de una célula a la siguiente).
- 2. No se genera glucosa-1-fosfato debido a que la activación de la enzima requiere una membrana celular intacta con un receptor intacto en la membrana. La enzima no puede activarse directamente mediante interacción con la molécula señal en el tubo de ensayo.

Evaluación de conceptos 11-2

 El receptor NGF se encuentra en la membrana plasmática. La molécula de NGF soluble en agua no puede pasar a través de la membrana lipídica para los receptores intracelulares, como pueden hacerlo las hormonas esteroideas.

Evaluación de conceptos 11-3

- 1. Una proteincinasa es una enzima que transfiere un grupo fosfato desde el ATP hasta una proteína, generalmente activando esa proteína (a menudo, un segundo tipo de proteincinasa). Muchas vías de transducción de señales incluyen una serie de estas interacciones, en la cual cada proteincinasa fosforilada a su vez fosforila la siguiente proteincinasa en la serie. Esa casacada de fosforilación lleva una señal desde el exterior de la célula hasta la(s) proteína(s) que llevan a cabo la respuesta.
- 2. Las proteinfosfatasas revierten los efectos de las cinasas.
- El canal regulado por IP₃ se abre, lo que permite a los iones calcio salir del RE, elevando la concentración citosólica de Ca²⁺.

Evaluación de conceptos 11-4

- Mediante una cascada de activación secuencial de pasos, una molécula puede activar a numerosas moléculas que funcionan en el siguiente paso.
- 2. Las proteínas de andamiaje contienen a los componentes moleculares de vías de señalización en un complejo. Diferentes proteínas de andamiaje podrían ensamblar diferentes conjuntos de proteínas y producir diferentes respuestas celulares en las dos células.

Autoevaluación

1. c	2. d	3.a	4. c	5.c
6. c	7. a	8. b	9. c	10. a

CAPÍTULO 12

Evaluación de conceptos 12-1

1. 32 células

2.2

3. 39; 39; 78; 39

Evaluación de conceptos 12-2

- 1. Desde el final de la fase S de la interfase hasta el final de la metafase de la mitosis.
- 2 4.8
- 3. La citocinesis da como resultado dos células hijas genéticamente idénticas tanto en las células vegetales como animales, pero el mecanismo de división del citoplasma es diferente entre animales y plantas. En una célula animal, la citocinesis se produce por segmentación, la cual divide la célula progenitora en dos con un anillo contráctil de filamentos de actina. En una célula vegetal se forma una placa celular en el centro de la célula y crece hasta que su membrana se fusiona con la membrana plasmática de la célula progenitora. También se produce una pared celular nueva a partir de la placa celular, lo que da como resultado dos células hijas.
- 4. Alargan la célula durante la anafase.
- 5. Respuesta de ejemplo cada tipo de cromosomas se compone de una sola molécula de DNA con proteínas unidas. Si se estirasen, las moléculas de DNA serían muchas veces más largas que las células en las cuales residen. Durante la división celular, las dos copias de cada tipo de cromoso-

mas se separan activamente, y una copia termina en cada una de las dos células hijas.

Evaluación de conceptos 12-3

1. G.

- El núcleo de la derecha originalmente estaba en fase G₁; por tanto, todavía no había duplicado su cromosoma. El núcleo de la izquierda estaba en fase M, por lo que ya había duplicado su cromosoma.
- Debe constituirse una cantidad suficiente de MPF para que la célula pase a través del punto de control G₂.
- 4. Las células podrían dividirse incluso en ausencia de PDGF, caso en el cual no se detendrían cuando la superficie se encuentra cubierta; continuarían dividiéndose, superponiéndose una encima de la otra.
- La mayoría de los cuerpos celulares no se encuentran en el ciclo celular, sino que se encuentran en un estado de no división denominado G.
- 6. Ambos tipos de tumores se componen de células anormales. Un tumor benigno permanece en su sitio original y, generalmente, puede extirparse quirúrgicamente. Las células cancerosas de un tumor maligno se diseminan desde el sitio original (metástasis) y pueden deteriorar las funciones de uno o más órganos.

Autoevaluación

1. b	2. b	3. a	4. a	5. c
6. c	7. c	8. e	9. a	10. b
11 Vé:	se la figura	12-6		

CAPÍTULO 13

Evaluación de conceptos 13-1

- Los padres transmiten genes a su descendencia que programan a las células para elaborar enzimas específicas y otras proteínas cuya acción acumulada produce los rasgos heredados de un individuo.
- Estos organismos se reproducen por mitosis, que genera una descendencia cuyos genomas son virtualmente copias exactas del genoma de los padres.
- Los hijos se parecen a sus padres, pero no son genéticamente idénticos a ellos ni a sus hermanos porque la reproducción sexual genera combinaciones diferentes de información genética.

Evaluación de conceptos 13-2

- 1. Una mujer tiene dos cromosomas X; un hombre tiene un cromosoma X y un cromosoma Y.
- En la meiosis, el recuento de cromosomas se reduce de diploide a haploide; la unión de dos gametos haploides en la fecundación restablece el recuento diploide de cromosomas.
- 3. El número haploide (*n*) es 39; el número diploide (2*n*) es 78.
- La meiosis está implicada en la producción de gametos en los animales. En las plantas y en la mayoría de los hongos, la mitosis está implicada en la producción de gametos (fig. 13-6).

Evaluación de conceptos 13-3

En la mitosis, una sola replicación de los cromosomas es seguida por una división de la célula, de modo que el número de conjuntos de cromosomas en las células hijas es el mismo que en la célula progenitora. En la meiosis, una sola replicación

de los cromosomas va seguida de dos divisiones celulares que reducen el número de conjuntos de cromosomas de dos (diploide) a uno (haploide).

2. Los cromosomas son similares porque cada uno está compuesto por dos cromátides hermanas y los cromosomas individuales se posicionan en la placa metafásica. Los cromosomas difieren en que, en una célula que se divide por mitosis, las cromátides hermanas de cada cromosoma son genéticamente idénticas pero, en una célula que se divide por meiosis, las cromátides hermanas son distintas desde el punto de vista genético a causa del entrecruzamiento en la meiosis I. Además, los cromosomas en la metafase de la mitosis pueden formar parte de un conjunto diploide o haploide, pero los cromosomas en la metafase de la meiosis II siempre forman parte de un conjunto haploide.

Evaluación de conceptos 13-4

- 1. Aun en ausencia de entrecruzamiento, la distribución independiente de los cromosomas durante la meiosis I puede generar, teóricamente, 2ⁿ gametos haploides posibles y la fecundación al azar puede producir $2^n \times 2^n$ cigotos diploides posibles. Puesto que el número haploide (n) de las abejas de la miel es 16 y el de las moscas de la fruta es 4, sería de esperar que dos abejas produzcan una variedad mayor de cigotos que dos moscas de la fruta.
- 2. Si los segmentos de las cromátides paterna y materna que sufren entrecruzamientos son idénticos desde el punto de vista genético, los cromosomas recombinantes serán genéticamente equivalentes a los cromosomas progenitores. El entrecruzamiento contribuye a la variación genética solo si implica reorganizaciones de versiones diferentes de los genes.

Autoevaluación

1. d	2. b	3. d	4. d	5. c
6. d	7. a	8. c	9. c	10. d

CAPÍTULO 14

Evaluación de conceptos 14-1

- 1. Primero, todas las plantas F, tenían flores del mismo color (púrpura) que las flores de una de las variedades parentales, en vez de un color intermedio como predice la hipótesis de "mezcla". Segundo, la reaparición de las flores blancas en la generación F2 indica que el alelo que controla el rasgo color blanco no se perdió en la generación F1; en cambio, este efecto fenotípico quedó enmascarado por el efecto del alelo dominante de las flores púrpuras.
- 2. La ley de la distribución independiente predice que 25 plantas (1/16 de la descendencia) serán aatt, o recesivas para ambos caracteres. Es probable que el resultado real difiera ligeramente de este valor.

Evaluación de conceptos 14-2

- 1. 1/2 homocigota dominante (CC), 0 homocigota recesiva (cc) y 1/2 heterocigota (Cc).
- 2. 1/4 BBDD; 1/4 BbDD; 1/4 BBDd; 1/4 BbDd
- 3. 0; puesto que solo uno de los padres tiene un alelo recesivo para cada carácter no existe posibilidad de producir descendencia homocigota recesiva que pudiera mostrar el rasgo recesivo.

Evaluación de conceptos 14-3

1. Los alelos negro y blanco son dominantes incompletos, es decir, que los heterocigotos son grises. Un cruzamiento entre un gallo gris y una gallina negra debe producir números aproximadamente iguales de descendencia gris y blanca.

La altura se hereda, al menos, parcialmente, y parece exhibir una herencia poligénica con una norma de reacción amplia, que indica que los factores ambientales tienen una fuerte influencia sobre el fenotipo.

Evaluación de conceptos 14-4

- 1. 1/9. (Puesto que la fibrosis quística es causada por un alelo recesivo, los hermanos de Isabel y Tomás que tienen FQ deben ser homocigotos recesivos. Por tanto, cada padre debe ser portador del alelo recesivo. Ya que ni Isabel ni Tomás tienen FQ, esto significa que cada uno tiene una probabilidad de 2/3 de ser portador. Si ambos son portadores, existe una probabilidad de 1/4 de que tengan un hijo con FQ: 2/3 x $^{2}/_{3} \times ^{1}/_{4} = ^{1}/_{9}$). O (Tanto Isabel como Tomás deberían ser portadores para tener un hijo con la enfermedad.)
- 2. El genotipo de Juana es Dd. Debido a que el alelo para la polidactilia (D) es dominante en el alelo de cinco dedos por extremidad (d), el rasgo se expresa en personas con genotipo DD o Dd. Si la madre de Juana era homocigota dominante (DD), entonces todos sus hijos hubieran tenido polidactilia. Pero, puesto que los hermanos de Juana no presentan este rasgo, su madre debe ser heterocigota (Dd). Todos los hijos nacidos de madre (Dd) y padre (dd) tienen el genotipo dd (fenotipo normal) o Dd (fenotipo con polidactilia).

Problemas de genética

- 1. El cruzamiento parental es AARR × aarr. El genotipo de F1 es AaRr, el fenotipo de todos es axialrosa. Los genotipos de F2 son 4 AaRr: 2 AaRR: 2 AARr : 2 aaRr: 2 Aarr : 1 AARR : 1 aaRR : 1 AArr: 1 aarr. Los fenotipos de F2 son 6 axialrosa: 3 axial-rojo: 3 axial-blanca: 2 terminalrosa: 1 terminal-blanca: 1 terminal-rojo.
- 2. a. ¹/₆₄ b. ¹/₆₄ c. ¹/₈ d. ¹/₃₂
- 3. El albinismo (b) es un rasgo recesivo; el pelaje negro (B) es dominante. Primer cruzamiento: padres BB × bb; gametos B y b; descendencia todos Bb (pelaje negro). Segundo cruzamiento: padres $Bb \times bb$; gametos $\frac{1}{2}B$ y $\frac{1}{2}b$ (padre heterocigoto) y b; descendencia 1/2 Bb y 1/2 bb.
- 4. a. PPLl × PPLl, PPLl × PpLl, o PPLl × ppLl. b. ppLl × ppLl. c. PPLL × cualquiera de los 9 genotipos posibles o PPll \times ppLL. d. PpLl \times Ppll. e. PpLl \times
- 5. Hombre IAi; mujer IBi; hijo ii. Otros genotipos de los hijos son 1/4 IAIB, 1/4 IAi, 1/4 IBi.
- 6. a. $\frac{3}{4} \times \frac{3}{4} \times \frac{3}{4} = \frac{27}{64}$
- b. $1 \frac{27}{64} = \frac{37}{64}$ c. $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{64}$
- d. $1 \frac{1}{64} = \frac{63}{64}$ 7. a. $\frac{1}{256}$ b. $\frac{1}{16}$ c. 1/256 d. 1/64 8. a. 1 b. 1/₃₂ c. 1/8
- 10. Los aparemientos del gato mutante original con gatos de líneas genéticamente puras de ovejas rectas producirán descendencia F1 de ovejas curvadas y de ovejas rectas si el alelo de ovejas curvadas es dominante, pero solo descendencia de ovejas rectas si el alelo es recesivo. Usted obtendría alguna descendencia de línea genéticamente pura homocigota para el alelo de ovejas curvadas a partir de cruzamientos entre gatos F, resultantes de los cruza-

mientos originales de ovejas curvadas (ovejas rectas si el rasgo es dominante o recesivo. Usted sabe que los gatos son de línea pura cuando los aparemientos de ovejas curvadas x oveja curvada producen solo descendencia de ovejas curvadas. Como consecuencia, el alelo que causa las orejas curvadas es dominante.

- 11. 1/16 12. El 25% será estrábico; toda la descendencia estrábica será también blanca.
- 13. El alelo dominante I es epistásico del locus P/p y por lo tanto, la proporción genotípica para la generación F_1 será 9 I_P (sin color) : 3 I_pp (sin color): 3 iiP_ (púrpura): 1 iipp (rojo). En total, la proporción fenotípica es 12 sin color : 3 púrpura: 1 rojo.
- 14. Recesivo. Todos los individuos afectados (Arlene, Tomás, Vilma y Carla) son homocigotos recesivos aa. Jorge es Aa, ya que algunos de sus hijos con Arlene están afectados. Samuel, Ana, Daniel y Alan son Aa, puesto que todos son hijos sanos con un padre afectado. Miguel también es Aa, ya que tiene una hija afectada (Carla) con su esposa heterocigota Ana. Sandra, Tina y Cristóbal pueden tener genotipo AA o Aa.
- 15. 1/2.
- 16. 1/6.
- 17. 9 B_A_ (agutí): 3 B_aa (negro): 3 bbA_ (blanco): 1 bbaa (blanco). En total 9 agutí: 3 negros

CAPÍTULO 15

Evaluación de conceptos 15-1

- 1. La ley de segregación se relaciona con la herencia de alelos de un carácter único; la base física es la separación de los homólogos en la anafase I. La ley de la distribución independiente de los alelos se relaciona con la herencia de alelos de dos caracteres; la base física es la disposición alternativa de los pares de cromosomas homólogos en la metafase I.
- 2. Alrededor de 3/4 partes de la descendencia F, tendría ojos rojos y alrededor de 1/4 ojos blancos. Aproximadamente, la mitad de las moscas de ojos blancos serían hembras y la mitad, machos; cerca de la mitad de las moscas de ojos rojos serían hembras y la mitad machos.

Evaluación de conceptos 15-2

- 1. El entrecruzamiento durante la meiosis I en el padre heterocigoto produce algunos gametos con genotipos recombinantes para los dos genes. La descendencia con un fenotipo recombinante se origina de la fertilización de gametos recombinantes por gametos homocigotos recesivos de un padre mutante doble.
- 2. En cada caso, los alelos contribuidos por el progenitor hembra determinan el fenotipo de la descendencia porque en este cruzamiento el macho solo contribuye con alelos recesivos.
- 3. No, el orden podría ser A-C-B o C-A-B. Para determinar qué posibilidad es correcta se debe conocer la frecuencia de recombinación entre B y C.

Evaluación de conceptos 15-3

- 1. Como el gen para este carácter del color de ojos está localizado en el cromosoma X, toda la descendencia femenina será de ojos rojos y heterocigota (Xw+ Xw); toda la descendencia masculina será de ojos blancos (XwY).
- 2. 1/4; 1/2 de probabilidad de que el niño herede un cromosoma Y del padre y sea varón × 1/2 de pro-

babilidad de que herede el X que lleva el alelo de la enfermedad de su madre.

Evaluación de conceptos 15-4

 En algún punto durante el desarrollo, una de las células del embrión puede no haber llevado a cabo la mitosis después de duplicar sus cromosomas. Los ciclos celulares normales posteriores producirían copias genéticas de esta célula tetraploide.

2. En la meiosis, un cromosoma combinado 14-21 se comportará como un solo cromosoma. Si un gameto recibe el cromosoma combinado 14-21 y una copia normal del cromosoma 21, cuando se combine con uno normal durante la fertilización se producirá la trisomía 21.

 Un gato macho aneuploide con más de un cromosoma X podría tener un fenotipo carey si sus cromosomas X tienen alelos diferentes del gen

para el color del pelaje.

Evaluación de concepto 15-5

1. La inactivación de un cromosoma X en las hembras y la impronta genética. A causa de la inactivación del X, la dosis efectiva de genes sobre el cromosoma X es la misma en machos y hembras. Como resultado de la impronta genómica, solo se expresa fenotípicamente un alelo de ciertos genes.

2. Los genes para la coloración de las hojas están localizados en los plástidos dentro del citoplasma. Normalmente, solo el progenitor femenino transmite los genes de los plástidos a la descendencia. Debido a que la descendencia jaspeada se produce solo cuando el progenitor hembra es de la variedad B podemos concluir que la variedad B contiene tanto el alelo de tipo salvaje como el mutante de los genes de los pigmentos, o que da origen a hojas jaspeadas.

 Cada célula contiene numerosas mitocondrias y, en los individuos afectados, la mayoría contiene una mezcla variable de mitocondrias normales y

anormales.

Problemas genéticos

1. 0; 1/2, 1/16

- 2. Recesivo; si el trastorno fuera dominante, afectaría, al menos, a un padre de un niño nacido con este trastorno. La herencia de la enfermedad está ligada al sexo porque se observa solo en los varones. Para que una niña padezca el problema debería heredar alelos recesivos de ambos padres. Esto sería muy raro puesto que los varones que tienen el alelo recesivo en su cromosoma X mueren a comienzos de la segunda década de vida.
- 3. ¼ para cada hija (probabilidad de ¼ de que sea niña × probabilidad de ¼ de un genotipo recesivo homocigoto), ¼ para el primer hijo.

4.17%

- 6%. Tipo salvaje (heterocigoto para alas normales y ojos rojos) × homocigoto recesivo con alas vestigiales y ojos púrpura.
- 6. El trastorno se heredaría siempre de la madre.
- 7. La inactivación de los dos cromosomas X en las mujeres XXX las dejaría con un X genéticamente activo, como en las mujeres con un número normal de cromosomas. La microscopia debería revelar dos corpúsculos de Barr en las mujeres XXX.
- 8. D-A-B-C.
- 9. El 50% de la descendencia mostraría los fenoti-

pos originados por los entrecruzamientos. Estos resultados serían los mismos que los de un cruzamiento donde *A y B* no están ligados. Los cruzamientos posteriores que comprometan otros genes sobre del mismo cromosoma revelarían el ligamiento y las distancias en el mapa.

10. Entre T y A, 12%; entre A y S, 5%.

- 11. Entre *T* y *S*, 18%; la secuencia de genes es *T-A-S*.
- 12. No. El niño puede ser IAIAi o IAii. Un óvulo con el genotipo ii podría originarse a partir de una no disyunción en la madre, mientras que un espermatozoide de genotipo IAIA podría ser el resultado de no disyunción en el padre.

13. 450 de las azules-ovales y de las blancas-redondas (parentales) y 50 de las azules-redondas y de las blancas-ovales (recombinantes).

 Alrededor de un tercio de la distancia desde el locus de alas vestigiales hasta el locus de ojos marrones.

CAPÍTULO 16

Evaluación de conceptos 16-1

1. El DNA de las células S patógenas muertas se incorporó de algún modo por las células R no patógenas vivas. El DNA de las células S permitió que las células R elaboraran una cápsula, que las protegió de las defensas del ratón. En este sentido, las células R se transformaron en células S patógenas.

 Se habría encontrado la radiactividad en el precipitado de células bacterianas cuando se marcaron las proteínas con radioactividad (serie 1).

- 3. Las reglas de Chargaff afirman que los porcentajes de A y T y de G y C en el DNA son, en esencia, los mismos y los datos de las moscas son compatibles con estas reglas (las variaciones leves se deben probablemente a limitaciones de las técnicas analíticas).
- Cada A forma un enlace de hidrógeno con una T, de modo que en una doble hélice de DNA sus números son iguales; lo mismo sucede para G y C.

Evaluación de conceptos 16-2

- 1. El apareamiento de bases complementarias garantiza que las dos moléculas hijas sean copias exactas de las moléculas parentales. Cuando las dos cadenas de la molécula parental se separan, cada una sirve como un molde sobre el que se disponen los nucleótidos, por medio de las reglas de apareamiento de bases, en nuevas cadenas complementarias.
- La DNA pol III agrega nucleótidos de forma covalente a las cadenas de DNA nuevas y su actividad "correctora" coteja cada nucleótido adicionado para que haya un apareamiento correcto de las bases.
- 3. La cadena adelantada comienza con un cebador de RNA, que se debe eliminar y reemplazar con DNA, una tarea llevada a cabo por la DNA pol I. En la figura 16-6, la DNA pol I reemplaza el cebador de la hebra adelantada con nucleótidos de DNA, justo a la izquierda del origen de replicación.
- 4. Los extremos de los cromosomas en los eucariontes se vuelven más cortos con cada ciclo de replicación del DNA y los telómeros en los extremos de las moléculas de DNA garantizan que no se pierdan los genes después de numerosos ciclos de replicación.

Autoevaluación

		**		
1. c	2. d	3. b	4. c	5. b
6. a	7. c	8. d	9. a	10. b

CAPÍTULO 17

Evaluación de conceptos 17-1

- La cadena complementaria se leería 5'-TGGTTTGGCTCA-3'. La dirección 5'→ 3' es la misma que para el mRNA; la secuencia de bases es la misma excepto que en el mRNA hay U donde hay una T en la cadena complementaria del DNA.
- 2. Un polipéptido compuesto por 10 aminoácidos glicina (Gli).

Evaluación de conceptos 17-2

 Ambas ensamblan cadenas de ácidos nucleicos a partir de monómeros de nucleótidos empleando el apareamiento complementario de las bases con una cadena molde. Ambas sintetizan en la dirección 5'→ 3', antiparalela a la cadena molde. La DNA polimerasa requiere un cebador, pero la RNA polimerasa puede comenzar una cadena de nucleótidos desde cero. La DNA polimerasa utiliza nucleótidos con el azúcar desoxirribosa y la base T, mientras que la RNA polimerasa emplea nucleótidos con el azúcar ribosa y la base U.

2. En el extremo en dirección 5'.

- 3. En un procarionte, la RNA polimerasa reconoce el promotor del gen y se une a él. En un eucarionte, los factores de transcripción median la unión de la RNA polimerasa con el promotor.
- Un transcrito primario procarionte se utiliza de inmediato como mRNA, pero un eucarionte debe ser modificado antes de ser utilizado como mRNA.

Evaluación de conceptos 17-3

 El casquete 5' y la cola de poli-A facilitan la exportación del mRNA del núcleo, evitan que sea degradado por las enzimas hidrolíticas y facilitan su fijación al ribosoma.

Las snRNP se unen con otras proteínas y forman los espliceosomas que cortan los intrones de una molécula de pre-mRNA y empalman los exones.

3. El corte y empalme alternativo del RNA produce moléculas diferentes a partir de una molécula de pre-mRNA, dependiendo de qué exones están incluidos en el mRNA y cuáles no. Al dar origen a más de una versión del mRNA, un solo gen puede codificar más de un polipéptido.

Evaluación de conceptos 17-4

- Primero, cada aminoacil-tRNA sintetasa reconoce específicamente a un solo aminoácido y se unirá solo al tRNA apropiado. Segundo, un tRNA cargado con su aminoácido específico tiene un anticodón que se unirá solo a un codón del mRNA de ese aminoácido.
- Los polirribosomas permiten que la célula produzca copias múltiples de un polipéptido en un tiempo breve.
- 3. Un péptido señal en el extremo guía del polipéptido que se está sintetizando es reconocido por una partícula de reconocimiento de la señal que lleva el ribosoma hacia la membrana del RE. Allí, el ribosoma se adhiere y continúa la síntesis del polipéptido, depositándolo en el lumen del RE.

Evaluación de conceptos 17-5

 El RNA puede formar enlaces de hidrógeno con el DNA o con el RNA, adoptar una forma tridimensional específica y catalizar reacciones químicas. Estas capacidades le permiten interactuar funcionalmente con todos los tipos principales de moléculas de una célula.

Evaluación de conceptos 17-6

- 1. La RNA polimerasa más lejana hacia la derecha es la primera, ya que es la que se trasladó más a lo largo del DNA (y su mRNA es el más largo). El primer ribosoma está en la parte superior de cada mRNA, porque es el que se traslada más lejos en el mRNA comenzando desde el extremo 5'; el segundo está inmediatamente por debajo y así sucesivamente.
- No, los procesos de transcripción y traducción están separados en tiempo y espacio en una célula eucarionte, como consecuencia de la organización compartimental de las células eucariontes

Evaluación de conceptos 17-7

- En el mRNA, el marco de lectura en dirección 3' de la deleción está desplazado, dando lugar a una cadena larga de aminoácidos incorrectos en el polipéptido y, en la mayoría de los casos, a una terminación prematura. Probablemente, el polipéptido no será funcional.
- 2. La secuencia de aminoácidos de la proteína de tipo salvaje es Met-Asn-Arg-Leu. La secuencia de aminoácidos de la proteína mutante sería la misma, porque los codones del mRNA 5'-CUA-3' y 5'-UUA-3' codifican Leu en ambos casos.

Autoevaluación

1. c	2. b	3. d	4. d	5. a
6. a	7. c	8. d	9. e	10. b

CAPÍTULO 18

Evaluación de conceptos 18-1

- 1. Los fagos líticos solo pueden realizar la lisis de la célula huésped, mientras que los fagos lisogénicos pueden o bien lisar a la célula huésped o integrarse en el cromosoma del huésped. En el último caso, el DNA viral (profago) se replica simplemente junto con el cromosoma del huésped. En determinadas circunstancias, un profago puede salir del cromosoma huésped e iniciar un ciclo lítico.
- 2. El material genético de estos virus es RNA, que se replica dentro de la célula infectada por medio de enzimas especiales codificadas por el virus. El genoma viral (o una copia complementaria de éste) sirve como mRNA para la síntesis de las proteínas virales.
- Porque sintetiza DNA a partir de su genoma de RNA. Esto es el flujo inverso ("retro") de información habitual de DNA → RNA.

Evaluación de conceptos 18-2

- 1. Las mutaciones pueden producir nuevas cepas de un virus que ya no puede ser reconocido por el sistema inmunitario, aunque el animal estuviera expuesto a la cepa original; un virus puede saltar de una especie a un huésped nuevo, y un virus raro puede diseminarse si una población está menos aislada.
- 2. En la transmisión horizontal, una planta se infec-

- ta a partir de una fuente externa del virus, que puede ingresar a través de una ruptura en la epidermis de la planta debido al daño ocasionado por insectos u otros animales. En la transmisión vertical, la planta hereda el virus de sus progenitores sea por las semillas infectadas (reproducción sexual) o por un vástago infectado (reproducción asexual).
- 3. Una fuente de infección, como el ganado infectado por priones, puede no presentar síntomas durante muchos años. Lá carne derivada de animales que no presentan síntomas no será reconocida como peligrosa y podrá transmitir la infección a las personas que la ingieran.

Evaluación de conceptos 18-3

- 1. En la transformación, una célula bacteriana capta un DNA desnudo y extraño del ambiente. En la transducción, los fagos llevan genes bacterianos de una célula a otra. En la conjugación, una célula bacteriana transfiere el DNA plasmídico o cromosómico directamente a otra célula a través de un puente de apareamiento que conecta a las dos células de forma temporal.
- 2. Ambos son episomas, esto es, pueden existir como parte del cromosoma bacteriano o de forma independiente. Sin embargo, el DNA del fago puede abandonar la célula en una cubierta proteica (como un fago completo), no así un plásmido. Además, por lo general los plásmidos son beneficiosos para la célula, mientras que el DNA del fago puede dirigir la producción de fagos completos que podrían dañar o matar a la célula.
- 3. En un apareamiento F+ × F-, solo se transfieren los genes de los plásmidos, pero en un apareamiento Hfr × F-, se pueden transferir los genes bacterianos porque el factor F está integrado en el cromosoma de la célula donante. En el último caso, los genes transferidos se pueden recombinar con el cromosoma de la célula receptora F-.

Evaluación de conceptos 18-4

- La célula produciría continuamente β-galactosidasa y las otras dos enzimas para la utilización de la lactosa, desperdiciando de esta manera los recursos de la célula.
- 2. La unión a el correpresor *trp* (triptófano) activa al represor *trp* y detiene la transcripción del operón *trp*; la unión del inductor *lac* (alolactosa) inactiva al represor *lac* y activa la transcripción del operón *lac*.

Autoevaluación

- DESPESSOR	- Transference			
1. d	2. b	3. b	4. e	5. d
6. a	7. d	8. e	9. c	10. d

CAPÍTULO 19

Evaluación de conceptos 19-1

- Un nucleosoma está compuesto de ocho proteínas histonas, dos de cada uno de los cuatro tipos diferentes, alrededor de las cuales está enrollado el DNA. El DNA de unión va de un nucleosoma al siguiente.
- Las histonas contienen muchos aminoácidos básicos (con carga positiva), como la lisina y la arginina, que pueden formar uniones débiles con los grupos fosfato cargados negativamente sobre el esqueleto de azúcar-fosfato de la molécula de DNA.
- 3. La RNA polimerasa y las otras proteínas necesa-

rias para la transcripción no tienen acceso al DNA en las regiones de un cromosoma que están empaquetadas de forma compacta.

Evaluación de conceptos 19-2

- La acetilación de las histonas se asocia, por lo general, con la expresión génica, en tanto que la metilación del DNA suele asociarse con la falta de expresión.
- 2. Los factores de transcripción generales actúan en el ensamblaje del complejo de iniciación en los promotores de todos los genes. Los factores de transcripción específicos se unen a los elementos de control asociados con un gen en particular y al hacerlo aumentan (activadores) o disminuyen (represores) la transcripción de ese gen.
- 3. Los tres genes deberían tener algunas secuencias similares o idénticas en los elementos de control de sus amplificadores. Debido a esta similitud los mismos factores de transcripción específicos podrían unirse a los amplificadores de los tres genes y estimular su expresión de forma coordinada.
- La degradación del mRNA, la regulación de la traducción, la activación de la proteína (por modificación química, p. ej.) y la degradación proteica.

Evaluación de conceptos 19-3

- El producto proteico de un protooncogén, por lo general participa en una vía que estimula la división celular. El producto proteico de un gen supresor de tumores participa en una vía que inhibe la división celular.
- Una mutación causante de cáncer en un protoncogén generalmente hace hiperactivo a su producto proteico, mientras que una mutación que causa cáncer en un gen supresor de tumores habitualmente lo convierte en no funcional.
- 3. Cuando un individuo hereda un oncogén o un alelo mutante de un gen supresor de tumores.

Evaluación de conceptos 19-4

- El número de genes es de 5 a 15 veces mayor en los mamíferos y la cantidad de DNA no codificante es 10 000 veces mayor. La presencia de intrones en los genes de los mamíferos hace que sean casi 27 veces más largos, en promedio, que los genes de los procariontes.
- Los intrones están intercalados dentro de las secuencias codificantes de los genes. A lo largo del genoma se encuentran dispersas muchas copias de cada elemento transponible. El DNA de secuencia simple se concentra en los centrómeros y en los telómeros.
- 3. En la familia de genes rRNA hay unidades de transcripción idénticas que codifican tres productos diferentes de RNA dispuestas en series largas, una tras otra. Un gran número de copias de genes del rRNA permite a los organismos producir suficiente rRNA para que los ribosomas realicen una síntesis proteica activa. Cada familia de genes de las globinas se compone de un número relativamente pequeño de genes no idénticos agrupados en las proximidades. Las diferencias en las proteínas globinas codificadas por estos genes producen moléculas de hemoglobina adaptadas a etapas determinadas del desarrollo del organismo.

Evaluación de conceptos 19-5

1. Si la citocinesis es defectuosa, las dos copias del

genoma entero pueden terminar en una única célula. Los errores en el entrecruzamiento durante la meiosis pueden llevar a que un segmento se duplique mientras otro sufre una deleción. Durante la replicación del DNA, el deslizamiento hacia atrás a lo largo de la cadena molde puede producir una duplicación.

2. La duplicación génica y la divergencia por mutación. También ocurrieron movimientos de los

genes hacia cromosomas diferentes.

3. En cada gen podría haberse producido un error en el entrecruzamiento durante la meiosis entre las dos copias del mismo, de modo que uno termine con un exón duplicado. Esto podría haber sucedido varias veces, produciendo múltiples copias de un exón determinado en cada gen.

4. Los elementos transponibles homólogos diseminados por todo el genoma crean sitios donde se puede producir la recombinación entre cromosomas diferentes. El movimiento de estos elementos hacia secuencias codificadoras o reguladoras puede modificar la expresión génica. Los elementos transponibles también pueden transportar genes con ellos y conducir a su dispersión y, en algunos casos, a patrones diferentes de expresión. O el transporte de un exón durante la transposición hacia un gen puede agregar un nuevo dominio funcional al codificado en la proteína original, una forma de combinación de exones.

Autoevaluación

1. c	2. a	3. a	4. a	5. e
6. a	7. c	8. c	9. b	10. b

CAPÍTULO 20

Evaluación de conceptos 20-1

1. Blanco (no tienen un gen lacZ funcional).

 Una genoteca de cDNA a partir del mRNA procedente de glóbulos rojos en desarrollo, en los que se espera encontrar muchas copias de mRNA de la β-globina.

3. Algunos genes humanos son demasiado grandes para incorporarlos, en plásmidos bacterianos. Las células bacterianas carecen de medios para procesar los transcritos de RNA e incluso, aunque se evite la necesidad de procesar el RNA mediante el empleo de cDNA, las bacterias carecen de enzimas para catalizar el procesamiento postraduccional al que se someten muchas proteínas humanas.

Evaluación de conceptos 20-2

 Cualquier enzima de restricción corta el DNA genómico en muchos sitios y produce una cantidad de fragmentos tan grande que se genera una mancha indefinida en lugar de las bandas específicas que aparecen cuando se tiñe el gel después de la electroforesis.

 Los RFLP se heredan de acuerdo con las leyes de Mendel y las variaciones en los RFLP en los distintos individuos se pueden detectar por medio

de Southern blot.

Evaluación de conceptos 20-3

- En un mapa genético de ligamiento, los genes y otros marcadores están ordenados entre sí, pero solo se conocen las distancias relativas entre ellos. En un mapa físico se conocen las distancias reales entre los marcadores expresadas en pares de bases.
- 2. La estrategia de abordaje en tres fases empleada por el Proyecto Genoma Humano abarca el

mapa genético, el mapa físico y luego la secuenciación de fragmentos cortos superpuestos que se habían ordenado con anterioridad (fig. 20-11). El enfoque shotgun elimina las fases de mapa genético y mapa físico; se compone de la secuenciación de fragmentos cortos producidos por muchas enzimas de restricción que luego se ordenan con programas computarizados que identifican las regiones superpuestas (fig. 20-13).

Evaluación de conceptos 20-4

 El corte y empalme alternativo de los transcritos de RNA producidos a partir de un gen y el procesamiento postraduccional de los polipéptidos.

- 2. Permitir la expresión de miles de genes examinados de forma simultánea, lo que proporciona una visión amplia del genoma con genes que se expresan en diferentes tejidos, en condiciones particulares o en diversos estadios del desarrollo
- Como las especies humanas surgieron hace mucho menos tiempo que muchas otras especies, se han acumulado menos variaciones genéticas en el DNA codificante y en el no codificante

Evaluación de conceptos 20-5

- Las células madre se reproducen de forma continua durante toda su vida.
- Resistencia contra los herbicidas, resistencia contra las plagas, resistencia contra enfermedades, retraso de la maduración y mejora del valor nutritivo

Autoevaluación

1. b	2. b	3. c	4. b	5. a
60	7 e	8. c	9. d	10. c

CAPÍTULO 21

Evaluación de conceptos 21-1

- Las células experimentan un proceso de diferenciación durante el desarrollo embrionario y se diferencian unas de otras; en el organismo adulto hay muchos tipos celulares sumamente especializados.
- 2. Durante el desarrollo de los animales, el movimiento de las células y los tejidos es un mecanismo importante; este movimiento no se produce en las plantas. En las plantas, el crecimiento y la morfogénesis continúan durante toda la vida, fenómeno que solo se observa en unos pocos tipos de células animales.

Evaluación de conceptos 21-2

- La información depositada por la madre en el óvulo (determinantes citoplasmáticos) es necesaria para el desarrollo embrionario.
- 2. No, sobre todo debido a diferencias sutiles (y tal vez no tan sutiles) en sus ambientes.
- Por medio de la unión con un receptor en la superficie de la célula receptora y del inicio de una vía de transducción de la señal que afecta a la expresión de los genes.

Evaluación de conceptos 21-3

- 1. Porque sus productos, sintetizados por la madre, determinan los extremos de la cabeza y la cola, así como la parte dorsal y ventral del huevo (y, en definitiva, de la mosca adulta).
- Las células que formarán la vulva requieren una señal inductora de la célula de anclaje antes de poder diferenciarse en células vulvares.

3. Un brote es una estructura diferenciada, sin embargo algunas de las células que lo constituyen tienen la capacidad de desdiferenciarse y de volver a diferenciarse, para formar todos los órganos de una planta nueva completa.

Evaluación de conceptos 21-4

1. Los genes homeóticos difieren en sus secuencias que *no* son cajas homeóticas, lo que determina sus interacciones con otros factores de transcripción y, por tanto, qué genes son regulados por los genes homeóticos. Éstos difieren en los dos organismos, como también lo hacen los patrones de expresión de los genes homeóticos.

Autoevaluación

1. c	2. e	3. b	4. a	5. a
6. d	7. c	8. a	9. c	10. e

CAPÍTULO 22

Evaluación de conceptos 22-1

1. Aristóteles, Linneo y Cuvier consideraban que las especies eran fijas (aunque Cuvier observó que las especies presentes en una localización concreta podían cambiar con el tiempo). Lamarck, Erasmus Darwin y Charles Darwin pensaban que las especies podían cambiar.

2. Lamarck observó evidencias de cambios en las especies con el paso del tiempo y notó que la evolución podía producir adaptaciones de los organismos a sus ambientes, pero su teoría se basaba en un mecanismo incorrecto para la evolución: que las modificaciones que un organismo adquiría durante su vida podían transmitirse

a su descendencia.

Evaluación de conceptos 22-2

- 1. Las especies tienen la posibilidad de producir más descendencia que sobrevivir (sobrerreproducción), y conducir a una lucha por los recursos, que son limitados. Las poblaciones presentan diversas variaciones heredables, algunas de las cuales confieren ventajas a quienes las poseen, que hacen que sea más probable que tengan más descendencia que los individuos que no las poseen. Con el paso del tiempo, esta selección natural puede provocar una mayor proporción de rasgos favorables en una población (adaptación evolutiva).
- 2. A pesar de que un individuo pueda cambiar durante su vida mediante interacciones con su ambiente, estos cambios no representan la evolución. Ésta solamente puede medirse como un cambio en las proporciones de variaciones heredables de generación a generación.

Evaluación de conceptos 22-3

 Un factor ambiental como un medicamento, no crea rasgos nuevos, como resistencia al medicamento, sino que selecciona entre los rasgos que

ya están presentes en la población.

2. A pesar de sus diferentes funciones, las extremidades anteriores de diversos mamíferos son estructuralmente similares porque todas representan modificaciones de una estructura que se encuentra en un ancestro común. Las semejanzas entre el falangero ardilla y la ardilla voladora indican que ambientes similares seleccionan adaptaciones semejantes, a pesar de tener ancestros diferentes.

3. Si la biología molecular o la biogeografía indican un patrón particular de ramificación de la descendencia a partir de un solo grupo de organismos ancestrales, los representantes del grupo ancestral deberían aparecer antes en el registro fósil que los representantes de los organismos más tardíos. De la misma manera, las numerosas formas transicionales que vinculan a los organismos antiguos con las especies actuales son una evidencia de la descendencia con modificación.

Autoevaluación

1. c	2. b	3. c	4. d	5. c
6. b	7. d	8. c	9. c	10. d

CAPÍTULO 23

Evaluación de conceptos 23-1

- Mendel demostró que la herencia es particulada o en partículas, y con posterioridad, se demostró que este tipo de herencia puede preservar la variación sobre la cual actúa la selección natural.
- 2. 750. La mitad de los loci son fijos (250), lo que significa que existe un único alelo para cada locus: 250 ×?1 = 250. Para cada uno de los otros loci hay dos alelos: 250 × 2 = 500. 250 + 500 = 750.
- 2 pq + q²; 2 pq representa los heterocigotos con un alelo de la fenilcetonuria y q² representa los homocigotos con dos alelos para la fenilcetonuria

Evaluación de conceptos 23-2

- 1. La mayoría de las mutaciones se producen en las células somáticas que no producen gametos y por ello se pierden cuando el organismo muere. De las mutaciones que sí se producen en las líneas celulares que producen gametos, muchas no tienen un efecto fenotípico sobre el cual la selección natural pueda actuar. Otras tienen un efecto perjudicial y, por esa razón, es improbable que se diseminen en una población de generación a generación porque éstas disminuyen el éxito reproductivo de sus portadores.
- 2. Una población contiene un gran número de posibles combinaciones de apareamiento y la fertilización reúne a los gametos de individuos que tienen diferentes antecedentes genéticos. La reproducción sexual reordena los alelos en nuevas combinaciones en cada generación.

Evaluación de conceptos 23-3

- La selección natural es más "predecible" porque tiende a aumentar o disminuir la frecuencia de los alelos que corresponden a variaciones que aumentan o disminuyen la aptitud de un organismo en su medio. Todos los alelos sujetos a la deriva genética tienen la misma probabilidad de aumentar o disminuir.
- 2. La deriva genética resulta de las fluctuaciones aleatorias de las frecuencias de alelos de generación en generación; tiende a disminuir las variaciones con el curso del tiempo. El flujo génico es el intercambio de alelos entre poblaciones; tiende a aumentar las variaciones dentro de una población, pero disminuye las diferencias en la frecuencia de alelos entre las poblaciones.

Evaluación de conceptos 23-4

1. No; muchos nucleótidos están en la región no codificante del DNA o en seudogenes que han

- sido inactivados por las mutaciones. Una modificación en un nucleótido puede incluso no cambiar el aminoácido codificado debido a la redundancia del código genético.
- Cero, porque la aptitud implica la contribución reproductiva a la próxima generación, y una mula estéril no puede producir descendencia.
- En la selección sexual, los organismos pueden competir por sus parejas por medio de conductas u ostentación de características sexuales secundarias; solo el sexo que compite es seleccionado para estas características.
- 4. Solo la mitad de los miembros de una población sexual (las hembras) realmente producen descendencia, mientras que todos los miembros de una población asexual pueden producir descendencia.

Autoevaluación

1. c	2. d	3. c	4. a	5. c
6. b	7. c	8. b	9. b	10. b

CAPÍTULO 24

Evaluación de conceptos 24-1

- Como se sabe que los pájaros se cruzan satisfactoriamente en cautiverio, la barrera reproductiva en la naturaleza debe ser precigótica. Dadas las diferencias de las especies en sus preferencias de hábitat, la barrera reproductiva más probable es el aislamiento del hábitat.
- 2. a. Todos los conceptos para definir especie, con excepción del concepto biológico, pueden aplicarse tanto a las especies sexuales como a las asexuales, porque definen las especies en función de características distintas a la capacidad de reproducirse. b. El concepto biológico de especie puede aplicarse solamente a las especies sexuales existentes. c. El concepto de especie más fácil de aplicar en un viaje al campo es el concepto morfológico de especie, porque está basado solamente en la morfología del organismo. No es necesaria ninguna información adicional sobre sus hábitos ecológicos, historia evolutiva y reproducción.

Evaluación de conceptos 24-2

- Un flujo génico continuo entre las poblaciones del continente y las de una isla cercana reduce la probabilidad de que tenga lugar una divergencia genética suficiente como para que se produzca la especiación alopátrica.
- Las sandías diploides y tetraploides son especies distintas. Sus híbridos son triploides y, como resultado, son estériles debido a problemas para llevar a cabo la meiosis.
- 3. De acuerdo con el modelo del equilibrio puntual, en la mayoría de los casos, el tiempo durante el cual la especiación (es decir, los cambios evolutivos distintivos) ocurre es relativamente corto en comparación con la duración total de la existencia de la especie. Por tanto, en la extensa escala geológica de tiempo del registro fósil, la transición de una especie a otra parece abrupta y las instancias de cambio gradual en el registro fósil son raras. Además, algunos de los cambios que las especies transicionales experimentan pueden no ser aparentes en los fósiles.

Evaluación de conceptos 24-3

 Estas estructuras complejas no evolucionan de una sola vez, sino a través de incrementos, con la selección natural seleccionando las variantes

- adaptativas de las versiones más precoces.
- Aunque una exaptación se elige para realizar funciones nuevas o adicionales en un ambiente nuevo, las estructuras existen en primer lugar porque actuaron como adaptación al ambiente original.
- 3. El tiempo de diferentes vías de desarrollo en los organismos puede modificarse de diversas maneras (heterocronía). Esto puede dar lugar a diferentes patrones de crecimiento, como los que producen diferentes patrones de uniones interdigitales en los pies de las salamandras.

Autoevaluación

	- I SEL SIGNAL C			
1. b	2. b	3. a	4. c	5. e
6. d	7. b	8. a	9. c	10. c

CAPÍTULO 25

Evaluación de conceptos 25-1

- 1. (a) Analogía, puesto que los puercoespines y los cactus no están estrechamente emparentados y también la mayoría de los otros animales y plantas no tienen estructuras similares; (b) homología, puesto que los gatos y los seres humanos son ambos mamíferos y tienen extremidades delanteras homólogas, de las cuales las manos y las garras son la parte más baja; (c) analogía; puesto que los búhos y los avispones no están estrechamente emparentados y también la estructura de sus alas es muy diferente.
- 2. El último es más probable, puesto que pequeños cambios genéticos pueden producir apariencias físicas divergentes, pero si los genes han divergido enormemente, esto implica que los linajes se han separado durante algún tiempo.

Evaluación de conceptos 25-2

- Compartimos la misma clasificación hasta el nivel de Clase; tanto el leopardo como el ser humano son mamíferos. Los leopardos pertenecen al orden Carnivora, mientras que los seres humanos no.
- El patrón de ramificación del árbol indica que la mofeta y el lobo comparten un ancestro común que es más reciente que el ancestro que estos dos animales comparten con el leopardo.

Evaluación de conceptos 25-3

- 1. No; el pelo es un carácter primitivo compartido común a todos los mamíferos y, por tanto, no puede ser útil para distinguir diferentes subgrupos de mamíferos.
- 22. El principio de la máxima parsimonia enuncia que la teoría acerca de la naturaleza que investigamos primero debió ser la explicación más simple que es conforme con los hechos. Pero la naturaleza no siempre toma el camino más simple: por tanto, el árbol más parsimonioso (que refleja los menores cambios evolutivos) puede no reflejar la realidad.

Evaluación de conceptos 25-4

- Las proteínas son productos génicos. Sus secuencias de aminoácidos son determinadas por las secuencias nucleotídicas del DNA que las codifica. Por tanto, las diferencias entre proteínas similares de dos especies reflejan las diferencias genéticas subyacentes.
- Los genes ortólogos son genes homólogos que han terminado en diferentes reservas génicas, mientras que los genes parólogos se encuentran en copias múltiples en un genoma único debido

a que son el resultado de la duplicación de genes.

Evaluación de conceptos 25-5

- 1. El reloj molecular es un método de estimación del tiempo actual de sucesos evolutivos basados en la cantidad de cambios de bases en los genes ortólogos. Esto se basa en el supuesto de que las regiones de genomas que se están comparando evolucionaron a velocidades constantes.
- 2. Existen muchas porciones del genoma que no codifican genes, en las cuales, muchos cambios de bases podrían acumularse a través de deriva sin afectar la salud de un organismo. Incluso en regiones codificantes del genoma, algunas mutaciones pueden no tener un efecto crítico sobre los genes o las proteínas.

Autoevaluación

1. b	2. c	3. a	4. d	5. e
6 c	7. d	8. d	9. a	10. b

CAPÍTULO 26

Evaluación de conceptos 26-1

- 1. La hipótesis de que las condiciones en la Tierra primitiva posibilitaron la síntesis de moléculas orgánicas a partir de elementos inorgánicos.
- 2. En contraste con la mezcla aleatoria de moléculas en una solución abierta, la segregación de sistemas moleculares mediante membranas podía concentrar las moléculas orgánicas, y los gradientes de carga eléctrica a través de la membrana podían asistir a las reacciones bioquímicas.
- Una molécula de RNA que funciona como catalizador

Evaluación de conceptos 26-2

- 1. 22 920 años (cuatro reducciones de vida media)
- 2. Alrededor de 2 000 millones de años.

Evaluación de conceptos 26-3

- 1. Los procariontes deben haber existido hace al menos 3 500 millones de años, cuando se formaron los estromatolitos fosilizados más anti-
- 2. El oxígeno libre ataca los enlaces químicos y puede inhibir a las enzimas y dañar las células. Sin embargo, algunos organismos fueron capaces de adaptarse.

Evaluación de conceptos 26-4

- 1. Todos los eucariontes tienen mitocondrias y residuos genéticos de estos orgánulos, pero no todos los eucariontes tienen plástidos.
- 2. La quimera de la mitología griega contenía partes de diferentes animales. De forma similar, una célula eucarionte contiene partes de diversos procariontes: la mitocondria de un tipo de bacteria, los plástidos de otro tipo y un genoma nuclear compueseto por partes de los genomas de estos endosimbiontes y al menos un procarionte más.

Evaluación de conceptos 26-5

1. Un organismo unicelular debe llevar a cabo todas las funciones necesarias para mantenerse vivo. La mayor parte de los organismos multicelulares tienen muchos tipos de células especializadas, y las funciones vitales se dividen entre tipos celulares específicos.

2. Los fósiles de los principales filos animales aparecieron súbitamente en los primeros 20 millones de años del período Cámbrico. Los relojes moleculares sugieren que muchos filos animales se originaron mucho antes.

Evaluación de conceptos 26-6

- Protista, Plantae, Fungi y Animalia
 Monera incluía tanto a las bacterias como a las arqueas, pero las arqueas están más cercanamente emparentadas con los eucariontes que con las bacterias.

Autoevaluación

1. b	2. d	3. b	4. e	5. d
6. c	7. d	8. a	9. e	10. c

CAPÍTULO 27

Evaluación de conceptos 27-1

- 1. Las adaptaciones incluyen la cápsula (protege a los procariontes del sistema inmunitario del huésped), plásmidos (confieren funciones "eventuales", como p. ej., resistencia contra antibióticos) y la formación de endosporas (permiten a las células sobrevivir a condiciones inhóspitas y revivir cuando el ambiente se vuelve más favorable)
- 2. Por lo general, los procariontes carecen de la compartimentalización interna de las células eucariontes. Los genomas de los procariontes tienen un contenido de DNA mucho menor que el de los eucariontes y la mayor parte de este DNA se encuentra en un solo cromosoma anular ubicado en la región del nucleoide, a diferencia del DNA de los eucariontes que se ubica dentro de un núcleo verdadero rodeado por una membrana. Además, muchos procariontes también tienen plásmidos, que son moléculas de DNA anulares pequeñas que albergan unos pocos genes.
- 3. La reproducción rápida permite que una mutación favorable se disemine con rapidez a través de una población procarionte por selección

Evaluación de conceptos 27-2

- 1. Quimioheterótrofo; la bacteria debe depender de fuentes de energía químicas porque no se expone a la luz y debe ser heterótrofo si requiere una fuente orgánica de carbono en lugar de CO2.
- 2. Anabaena es un fotoautótrofo que obtiene el carbono del CO2. Como procarionte fijador de nitrógeno, este organismo obtiene el nitrógeno del N2.

Evaluación de conceptos 27-3

- 1. Antes de la sistemática molecular, los taxonomistas clasificaban a los procariontes de acuerdo con sus características fenotípicas, que no establecían relaciones evolutivas. Las comparaciones moleculares indican divergencias importantes entre los linajes de procariontes.
- 2. Ambas enfermedades son producidas por espiroquetas.
- 3. La capacidad que tienen varias arqueas para usar hidrógeno, azufre y otros productos químicos como fuente de energía, y para sobrevivir o incluso prosperar sin oxígeno posibilita su supervivencia en ambientes que carecen de los recursos requeridos con mayor frecuencia.

Evaluación de conceptos 27-4

1. Aunque los procariontes son pequeños, sobre

- todo, cuando son unicelulares, desempeñan papeles fundamentales en los ecosistemas al descomponer los desechos, reciclar compuestos químicos y proporcionar nutrientes a otros organismos.
- 2. Bacteroides thetaiotaomicron, que vive dentro del intestino humano, se beneficia de los nutrientes que obtiene del aparato digestivo y de la protección que recibe de bacterias competidoras por los compuestos antimicrobianos producidos por el huésped que no lo afectan. El huésped humano se beneficia porque la bacteria sintetiza hidratos de carbono, vitaminas y otros nutrien-

Evaluación de conceptos 27-5

- 1. Las exotoxinas son proteínas secretadas por los procariontes; las endotoxinas son lipopolisacáridos que se liberan de la membrana externa de bacterias gramnegativas muertas.
- 2. Su reproducción rápida puede dificultar su destrucción a través de la administración de antibióticos, en particular, porque pueden adquirir resistencia contra los fármacos. Algunos procariontes también son capaces de formar endosporas y tolerar ambientes inhóspitos para sobrevivir hasta que las condiciones sean más favora-
- 3. Algunas respuestas: comer alimentos fermentados como yogurt, pan con levadura o queso, recibir agua limpia depurada a partir del tratamiento del agua cloacal, tomar medicamentos producidos por procariontes.

Autoevaluación

1. d	2. a	3. d	4. d	5. c
6. d	7. c	8. d	9. a	10. a

CAPÍTULO 28

Evaluación de conceptos 28-1

- 1. Ejemplo de respuesta: los protistas se componen de organismos unicelulares, coloniales y multicelulares, fotoautótrofos, heterótrofos y mixótrofos; especies que se reproducen de forma asexual, sexual o de ambas maneras, y especies que viven en ambientes marinos, de agua dulce y terrestres húmedos
- 2. Cuatro: las membranas interna y externa de la bacteria, la membrana de la vacuola alimenticia y la membrana plasmática de la célula eucarion-

Evaluación de conceptos 28-2

- 1. Sus mitocondrias no tienen DNA, cadenas de transporte de electrones ni enzimas para realizar el ciclo del ácido cítrico.
- 2. Sus flagelos y su membrana ondulante le permiten moverse a través de la cubierta mucosa de estos tractos en el interior del huésped.

Evaluación de conceptos 28-3

- 1. Las proteínas tienen estructuras ligeramente diferentes, pero solo se expresa una proteína a la vez. Los frecuentes cambios en la expresión impiden que el huésped desarrolle inmunidad.
- Euglena podría considerarse un alga porque es un organismo autótrofo que realiza la fotosíntesis. Sin embargo, también se podría considerar un protista similar a un hongo porque puede absorber nutrientes orgánicos de su medio ambiente.

Evaluación de conceptos 28-4

- 1. Sacos delimitados por una membrana debajo de la membrana plasmática.
- 2. Una marea roja es una floración de dinoflagelados, algunos de los cuales producen toxinas mortales que se acumulan en los moluscos y pueden afectar a las personas que se alimentan de ellos.
- Durante la conjugación, dos ciliados intercambian micronúcleos pero no se producen individuos nuevos.

Evaluación de conceptos 28-5

- 1. Un par de flagelos, uno piloso y uno liso.
- 2. Los ovomicetos adquieren los nutrientes principalmente como descomponedores o parásitos; las algas doradas realizan fotosíntesis, pero algunas también absorben compuestos orgánicos disueltos o ingieren partículas de alimentos y bacterias por fagocitosis.
- 3. El anclaje fija el alga a las rocas, mientras que las láminas anchas y planas proporcionan superficies amplias para la fotosíntesis. La celulosa y la algina de las paredes celulares de las algas protegen el talo de las olas y de la deshidratación.

Evaluación de conceptos 28-6

- 1. Como las testas de los foraminíferos están endurecidas con carbonato de calcio forman fósiles duraderos en los sedimentos marinos y en las rocas que se acumulan en el fondo.
- 2. Los foraminíferos se alimentan por medio de la extensión de sus seudópodos a través de los poros de sus testas. Los radiolarios ingieren microorganismos más pequeños por fagocitosis gracias a la acción de sus seudópodos; el desplazamiento del citoplasma transporta a la presa fagocitada hasta la parte principal de la célula.

Evaluación de conceptos 28-7

- Los amebozoos tienen seudópodos lobulados, mientras que los foraminíferos tienen seudópodos filiformes.
- 2. Los hongos mucilaginosos son similares a los hongos porque producen cuerpos fructíferos que contribuyen a la dispersión de las esporas y se asemejan a los animales porque son móviles e ingieren alimentos. Sin embargo, los hongos mucilaginosos están más relacionados con las gimnamebas y las entamoebas que con los hongos o los animales.
- 3. En el ciclo de vida de un hongo mucilaginoso celular, las amebas individuales pueden reunirse en respuesta a una señal química y formar un conglomerado similar a una babosa que se puede mover. Luego, algunas células forman un tallo que sostiene al cuerpo fructífero asexual.

Evaluación de conceptos 28-8

- 1. Muchas algas poseen un pigmento accesorio denominado ficoeritrina que les da un color rojizo y les permite realizar la fotosíntesis en aguas costeras relativamente profundas. Además, a diferencia de las algas pardas, las algas rojas no desarrollan estadios flagelados en su ciclo vital y dependen de las corrientes de agua para que los gametos se unan y se produzca la fertilización.
- 2. El talo de *Ulva* contiene muchas células y se diferencia en láminas similares a hojas y sistemas de anclajes parecidos a raíces. El talo de *Caulerpa* está compuesto de filamentos multinucleados, sin paredes interpuestas, por lo que, en esencia, es una sola célula grande.

Autoevaluación

1. d	2. b	3. b	4. c	5. e
6. d	7. c	8. a	9. d	10. b

CAPÍTULO 29

Evaluación de conceptos 29-1

1. Las plantas terrestres comparten algunos rasgos clave solamente con las algas carofíceas: complejos en roseta productores de celulosa, presencia de enzimas en los peroxisomas, semejanzas en la estructura del gameto masculino y semejanzas en la división celular (formación de un fragmoplasto). Las comparaciones de los genes del núcleo y de los cloroplastos también indican un ancestro común.

Evaluación de conceptos 29-2

- Paredes de las esporas engrosadas por esporopolenina; embriones multicelulares y dependientes; cutícula.
- 2. a. diploide; b. haploide; c. haploide; d. diploide; e. haploide; f. haploide.

Evaluación de conceptos 29-3

- Las briofitas se denominan plantas no vasculares porque no tienen un sistema de transporte extenso. Otra diferencia es que su ciclo vital está dominado más por los gametofitos que por los esporofitos.
- 2. Algunas respuestas pueden ser: la gran superficie del protonema facilita la absorción de agua y minerales; los arquegonios con forma de vaso protegen a los gametos femeninos durante la fertilización y transportan los nutrientes al embrión por medio de células de transferencia placentaria; la seta con aspecto de tallo conduce los nutrientes desde el gametofito hacia la cápsula donde se producen los anterozoides; el peristoma permite la descarga gradual de las esporas; los estomas permiten el intercambio CO₂/O₂ minimizando la pérdida de agua. Las esporas de bajo peso se dispersan por medio del viento; los musgos pueden perder água sin desecarse y se rehidratan cuando la humedad está a su disposición.

Evaluación de conceptos 29-4

- 1. Algunas características que diferencian a las plantas vasculares sin semillas de las briofitas son el ciclo vital dominado por los esporofitos, la presencia de xilema y floema, y la evolución de raíces y hojas verdaderas. Una semejanza clave es el anterozoide flagelado que requieres humedad para la fertilización.
- La mayoría de las licofitas tienen micrófilos mientras que los helechos y la mayoría de los parientes de los helechos tienen megáfilas.

Autoevaluación

1. b	2. c	3. d	4. a	5. a
6. b	7. c	8. c	9. a	10. a

CAPÍTULO 30

Evaluación de conceptos 30-1

 Para tener alguna posibilidad de alcanzar al gameto femenino, los gametos masculinos flagelados de las plantas vasculares sin semillas deben nadar a través de una película de agua, recorriendo una distancia generalmente limitada a unos pocos centímetros. Por el contrario, los gametos masculinos de las plantas con semillas

- se producen dentro de granos de polen duraderos que pueden ser transportados a grandes distancias por el viento o por animales polinizadores. Aunque en algunas especies son flagelados, los gametos masculinos de las plantas con semillas no necesitan agua porque los tubos polínicos los conducen directamente hacia los gametos femeninos.
- 2. Los gametofitos reducidos de las plantas con semillas son alimentados por los esporofitos y protegidos de factores adversos, como, por ejemplo, las condiciones de sequía y la radiación ultravioleta. Los granos de polen tienen gruesas cubiertas protectoras y pueden ser transportados a grandes distancias, facilitando el traslado de múltiples gametos masculinos sin necesidad de agua. Las semillas son más resistentes que las esporas, lo que les confiere más resistencia a las exigencias ambientales y una mayor distribución.

Evaluación de conceptos 30-2

- 1. Aunque las gimnospermas son similares entre si porque las semillas no están encerradas en ovarios y frutos, sus estructuras portadoras de semillas varían considerablemente. Por ejemplo, las cícadas tienen grandes conos, mientras que algunas gimnospermas, como *Ginkgo y Gnetum*, tienen pequeños conos que se parecen a bayas, aunque no se trate de frutos. La forma de las hojas también varía enormemente, desde las hojas en forma de aguja de muchas coníferas, pasando por las hojas similares a las de las palmeras de las cícadas, hasta las hojas de *Gnetum* que se parecen a las de las plantas con flores.
- 2. El ciclo vital ilustra la heterosporia, ya que los conos ovulados producen megasporas y los conos de polen producen microsporas. Los gametofitos reducidos son evidentes por la forma de los granos de polen microscópicos y del gametofito femenino microscópico dentro de la megaspora. El gameto femenino u ovocélula se muestra desarrollándose dentro de un óvulo, y el tubo polínico, conduciendo a los gametos masculinos. La figura muestra también las características protectoras y nutritivas de una semilla.

Evaluación de conceptos 30-3

- 1. En el ciclo vital del roble, el árbol (el esporofito) produce las flores, que contienen gametofitos en los granos de polen y en los óvulos; los gametos femeninos en los óvulos son fecundados; los ovarios maduros se desarrollan para convertirse en frutas secas denominadas bellotas; y la semilla de la bellota germina, dando como resultado embriones que dan origen a plántulas y finalmente a árboles maduros, que producen flores y luego bellotas.
- 2. Tanto los conos del pino como las flores del pino tienen esporofilos, hojas modificadas que producen esporas. Los árboles de pino tienen conos de polen (con granos de polen) y conos femeninos (con óvulos dentro de las escamas del cono) por separado. En las flores, los granos de polen son producidos por las anteras de los estambres, y los óvulos están dentro de los ovarios de los carpelos. A diferencia de los conos del pino, muchas flores producen tanto polen como óvulos
- Tradicionalmente, las angiospermas se clasificaron en monocotiledóneas o dicotiledóneas, basándose en ciertos rasgos, como el número de

cotiledones. Sin embargo, la evidencia molecular reciente revela que mientras las monocotiledóneas forman un clado, las dicotiledóneas no lo hacen. Basándose en criterios filogenéticos, la mayoría de las dicotiledóneas forman un clado, ahora conocido como eudicotiledóneas.

Evaluación de conceptos 30-4

1. Como la extinción es irreversible, disminuye la diversidad total de las plantas, muchas de las cuales han aportado importantes beneficios a los seres humanos.

Autoevaluación

1. d	2. a	3. b	4. a	5. e
6. d	7. b	8. d	9. c	10. a

CAPÍTULO 31

Evaluación de conceptos 31-1

1. Tanto el hongo como el ser humano son organismos heterótrofos. El hongo digiere su alimento externamente. Secreta enzimas que actúan sobre el alimento en el medio ambiente y luego absorbe las pequeñas moléculas resultantes de la digestión. El ser humano (y otros animales), en cambio, ingiere trozos más grandes de alimento y lo digiere dentro de su cuerpo.

2. La extensa red de hifas aumenta la superficie de contacto con la fuente de alimentos, y el rápido crecimiento del micelio extiende las hifas hacia

nuevos territorios.

Evaluación de conceptos 31-2

La mayor parte del ciclo vital de los hongos es haploide, mientras que, en el ser humano, la mayor parte del ciclo vital es diploide.

2. Es posible que ambos champiñones sean estructuras reproductoras del mismo micelio (del mismo organismo). Otra posibilidad es que se trate de dos organismos separados originados por un mismo progenitor mediante reproducción asexual, y por tanto poseen la misma información genética.

Evaluación de conceptos 31-3

1. Los quitridios, considerados el linaje de hongos más primitivo, poseen flagelos posteriores, al igual que la mayoría de los opistocontos. Esto sugiere que los otros linajes de hongos perdieron sus flagelos después de la divergencia con el linaje de los quítridios.

2. Esto indica que en el momento en que se formaron estos fósiles ya existían relaciones simbióti-

cas entre los hongos y los vegetales.

Evaluación de conceptos 31-4

1. La presencia de esporas flageladas.

2. La mayoría de las plantas forman micorrizas arbusculares con glomeromicetos; si no fuera por la acción de estos hongos, las plantas no podrían alimentarse bien.

3. Estas son algunas de las respuestas posibles: en los zigomicetos, el zigosporangio de pared gruesa puede soportar condiciones adversas. Al encontrarse en un ambiente más favorable para la reproducción, se producen la cariogamia y la meiosis. En los ascomicetos se producen esporas asexuales (conidios) en cadenas o en grupos en los extremos de los conidióforos, desde donde se dispersan por el viento. Los ascocorpos, que a menudo tienen forma de copa albergan los ascos formadores de esporas sexuales. En los basidiomicetos, el basidiocarpo sostiene y protege una gran superficie de basidios, desde donde se dispersan las esporas.

Evaluación de conceptos 31-5

1. Los hongos ofrecen un ambiente adecuado para el crecimiento, ayudan a retener líquidos y minerales y protegen de la luz solar y de los depredadores.

2. El estadio de esporas resistentes permite la dispersión hacia otros organismos huéspedes mediante diversos mecanismos; su capacidad de crecer con rapidez en un nuevo ambiente favorable les permite aprovechar los recursos del huésped.

Autoevaluación

1. b	2. c	3. c	4. d	5. e
6. d	7. b	8. e	9. b	10. a

CAPÍTULO 32

Evaluación de conceptos 32-1

- 1. Las plantas son organismos autótrofas; los animales son heterótrofos. Las plantas poseen paredes celulares que proporcionan sostén estructural; los animales carecen de paredes celulares fuertes (sus cuerpos se mantienen por proteínas estructurales, como el colágeno). Los animales poseen tipos celulares y tisulares únicos (músculos y nervios) y patrones únicos de desarrollo, como el estadio de blástula multicelular.
- 2. Estos patrones básicos de desarrollo primitivo surgieron en una fase precoz de la evolución animal y se han conservado a través de los diversos filos de este clado hasta la actualidad.

Evaluación de conceptos 32-2

1. c, b, a, d

2. Esta diversificación puede haberse originado debido a factores externos como la modificación de las relaciones ecológicas (por ejemplo, las interacciones entre depredador y presa) y las condiciones ambientales (por ejemplo, aumento de los niveles de oxígeno), y a factores internos, como la evolución del complejo Hox.

Evaluación de conceptos 32-3

1. Las características del nivel de grado son las que comparten distintas estirpes independientemente de la historia evolutiva. Algunas características del nivel de grado pueden haber evolucionado varias veces de forma independiente. Las características que unen a los clados son aquellas que poseía un ancestro común y que fueron transmitidas a los diversos descendientes.

2. El caracol tiene un patrón de segmentación determinada y espiral: el ser humano tiene segmentación indeterminada y radial. El caracol experimenta desarrollo por esquizocelia (que se caracteriza por la formación de la cavidad celómica mediante la división de masas mesodérmicas); los seres humanos experimentan desarrollo por enterocelia (el celoma se forma a partir de pliegues del arquenteron). En el caracol, la boca se forma a partir del blastoporo; en el ser humano, es el ano el que se desarrolla a partir del blastosporo.

Evaluación de conceptos 32-4

1. Los cnidarios poseen tejidos verdaderos, pero las esponjas, no. También, a diferencia de las esponjas, los cnidarios presentan simetría corporal,

- aunque es radial y no bilateral como en otros filos animales.
- El árbol basado en la morfología divide a Bilateria en dos clados: Deuterostomia y Protostomia. El árbol basado en la información molecular reconoce tres clados: Deuterostomia, Ecdysozoa y Lophotrochozoa, como también el filo Rotifera.
- Cada tipo de información contribuye a que los científicos puedan comprobar hipótesis sobre las relaciones; cuanto mayores sean las líneas de información que sustenten una hipótesis particular, mayores son las probabilidades de su vali-

Autoevaluación

1. a 2.	2. c	3. c	4. e	5. b
6. c	7. b	8. e	9. e	10. d

CAPÍTULO 33

Evaluación de conceptos 33-1

- 1. Los flagelos de los coanocitos generan una corriente de agua a través del collar que atrapa las partículas de alimento. Luego, los coanocitos o los amebocitos las envuelven por fagocitosis y las digieren.
- Las esponjas liberan sus espermatozoides en el agua. Los cambios en la dirección de la corriente afectarán la probabilidad de que el esperma sea transportado a individuos vecinos.

Evaluación de conceptos 33-2

- 1. Tanto el pólipo como la medusa están compuestos por una epidermis externa y una gastrodermis interna separadas por una capa gelatinosa, la mesoglea. El pólipo tiene forma cilíndrica y se adhiere al sustrato por su polo aboral; la medusa tiene forma aplanada, boca abajo, y se mueve libremente en el agua.
- 2. Las células urticantes de los cnidarios (cnidocitos) sirven para la defensa y para la captura de presas. Contienen orgánulos similares a cápsulas (cnidas), que a su vez, poseen filamentos invertidos. Los filamentos inyectan veneno o pican y enredan a pequeñas presas.

Evaluación de conceptos 33-3

1. La tenia puede absorber nutrientes de su medio y liberar amoníaco a través de la superficie de su cuerpo, porque éste es muy plano.

2. No. Los rotíferos son microscópicos pero poseen un canal alimentario. La tenia, en cambio, puede tener gran tamaño pero carece de sistema diges-

Los ectoproctos y los corales son animales sésiles que se alimentan de partículas en suspensión que atrapan con sus tentáculos y construyen arrecifes con su exoesqueleto.

Evaluación de conceptos 33-4

- 1. La función del pie refleja la locomoción necesaria en cada clase. Los gasterópodos utilizan su pie para adherirse y desplazarse lentamente sobre el sustrato. En los cafalópodos, el pie funciona como sifón y como tentáculos.
- 2. En los bivalvos, la concha se dividió en dos mitades conectadas entre sí por una bisagra, y la cavidad del manto posee branquias que funcionan en la alimentación y el intercambio de gases. Los bivalvos se adaptaron a la alimentación suspensívora y perdieron la rádula.

Evaluación de conceptos 33-5

- 1. El tubo interno es el canal alimentario, que ocupa toda la longitud del cuerpo. El tubo externo es la pared corporal. Ambos tubos están separados por el celoma.
- 2. Cada segmento está rodeado por músculos longitudinales y circulares. Estos músculos trabajan en contra del celoma lleno de líquido, que actúa como esqueleto hidrostático. La contracción coordinada de los músculos produce el movimiento

Evaluación de conceptos 33-6

- 1. La cocción incompleta no destruye a los nematodos y otros parásitos que pudieran estar presentes en la carne.
- 2. Los anélidos poseen segmentos corporales y celoma verdadero; los nematodos carecen de ambos

Evaluación de conceptos 33-7

- 1. Los aparatos bucales de los artrópodos son apéndices modificados, dispuestos en pares de forma
- 2. Dos tercios de las especies animales conocidas son artrópodos, que se encuentran en casi todos los hábitats de la biosfera.
- 3. El exoesqueleto de los artrópodos, que ya existía en las especies marítimas, permitió a las especies terrestres retener agua y sostener su cuerpo sobre la tierra. Las alas les permitieron dispersarse rápidamente hacia nuevos hábitats en busca de alimento y pareja.

Evaluación de conceptos 33-8

- 1. Los equinodermos y los cnidarios poseen simetría radial. Sin embargo, los antecesores de los equinodermos tenían simetría bilateral y los equinodermos adultos se desarrollan a partir de larvas con simetría bilateral. Por lo tanto, la simetría radial de los equinodermos y los cnidarios es análoga (por evolución convergente), no homóloga.
- 2. Cada pie ambulacral está formado por una ampolla y un pie. Cuando la ampolla se comprime, envía agua al pie, que se expande. Al contraerse los músculos de la pared del pie, fuerzan nuevamente el agua hacia la ampolla, y el pie se acorta y se pliega.

Autoevaluación

1. c	2. a	3. a	4. a	5. d
6. d	7. a	8. e	9 h	10 e

CAPÍTULO 34

Evaluación de conceptos 34.1

- 1. En los seres humanos, los caracteres en cuestión se presentan solo en el embrión. En el adulto, la notocorda se transforma en los discos intervertebrales, la cola se pierde casi por completo y las hendiduras faríngeas desarrollan varias estructu-
- 2. A medida que el agua atraviesa las aberturas, las partículas de alimento se filtran y luego se transportan hacia el sistema digestivo.

Evaluación de conceptos 34-2

- 1. Haikouichthys; este animal poseía cráneo (a diferencia de Haikouella) y, por tanto, es un craneado, como los seres humanos.
- 2. Los mixinos presentan cabeza y un cráneo cartilaginoso. Además, un pequeño cerebro, órganos

sensoriales y estructuras similares a los dientes. Poseen también cresta neural, aberturas branquiales y sistemas de órganos más desarrollados. Por último, los mixinos tienen glándulas mucosas que pueden alejar a los depredadores y carroneros competidores.

Evaluación de conceptos 34-3

- 1. Las lampreas tienen una boca redonda y áspera que usan para adherirse a los peces. Los conodontos tenían dos juegos de elementos dentarios mineralizados, que pueden haberse utilizado para clavarse en las presas y cortarlas en porciones más pequeñas.
- Los elementos dentarios mineralizados permitieron a los vertebrados convertirse en carroñeros y depredadores. En los vertebrados acorazados amandibulados, el hueso actuaba como una coraza defensiva externa.

Evaluación de conceptos 34-4

- 1. Ambos son gnatostomados y tienen mandíbulas, cuatro grupos de genes Hox, un cerebro anterior grande y un sistema de línea lateral. Los tiburones han perdido secundariamente mucha de la mineralización de sus esqueletos, que están compuestos principalmente de cartílago, mientras que los atunes tienen esqueletos óseos. Los tiburones presentan además una válvula espiral. Los atunes, a su vez, un opérculo, una vejiga natatoria y radios flexibles que soportan sus ale-
- 2. Los celacantos viven en aguas marinas profundas, los peces pulmonados en aguas estancadas y pantanos, y los tetrápodos en el medio terres-

Evaluación de conceptos 34-5

- 1. No. Aunque tenía aletas similares a extremidades completamente formadas, sus cinturas pectoral y pelviana no podían sustentar el cuerpo en tierra. También presentaba branquias y una aleta caudal que le propulsaba en el agua.
- 2. Algunas especies completamente acuáticas son pedomorfas y conservan características larvarias en la fase adulta. Las especies que viven en ambientes secos pueden evitar la deshidratación enterrándose o viviendo bajo hojas húmedas. Estas especies protegen sus huevos depositándolos en nidos espumosos, volviéndose vivíparas,

Evaluación de conceptos 34-6

- 1. El huevo amniótico no es un sistema completamente cerrado. Los nutrientes usados por el Evaluación de conceptos 35-2 saco vitelino y el albumen), igual que algunos el la cella describa pueden formar tipos limitados desechos metabólicos producidos por él (en el alantoides). Sin embargo, el embrión intercambia oxígeno y dióxido de carbono con el ambiente exterior a través del corion, el alantoides y la cáscara del huevo.
- Las aves presentan modificaciones para reducir su peso, por ejemplo, la carencia de dientes, de vejiga urinaria y de uno de los ovarios en las hembras. Las alas y las plumas son adaptaciones para facilitar el vuelo, así como los eficientes sistemas circulatorio y respiratorio, que respaldan una alta tasa metabólica.

Evaluación de conceptos 34-7

1. Los monotremas ponen huevos. Los marsupiales

- paren crías muy pequeñas que permanecen unidas a la madre en el marsupio. Los euterios paren crías más desarrolladas.
- 2. Manos y pies adaptados para la prensión, uñas aplanadas, cerebro grande, ojos de ubicación frontal en una cara plana, cuidado parental, pulgar de la mano y del pie móviles.

Evaluación de conceptos 34-8

- 1. Los hominoides son un clado que incluye gibones, orangutanes, gorilas, chimpancés, bonobos y seres humanos, junto con especies extinguidas que descendieron del mismo ancestro. Los homínidos son un clado que incluye a los seres humanos y todas las especies que se relacionan más cercanamente con los seres humanos que con otros hominoides actuales.
- 2. Homo ergaster era un hominoide completamente erguido, bípedo y tan alto como los seres humanos modernos, pero su cerebro era significativamente más pequeño. Esta diferencia en el cambio evolutivo de diferentes partes del cuerpo se conoce como evolución en mosaico.

Autoevaluación

1. e	2. c	3. d	4. a	5. d
6. b	7. c	8. c	9. c	10. b

CAPÍTULO 35

Evaluación de conceptos 35-1

- 1. El sistema de tejido vascular conecta a las hojas y las raíces, permite que los azúcares se trasladen desde las hojas hasta las raíces por el floema, y que el agua y los minerales se trasladen hacia las hojas por el xilema.
- 2. Aquí tenemos algunos ejemplos: las estructuras tubulares huecas de las traqueidas y de los elementos de vaso del xilema y la placa cribosa de los miembros del tubo criboso del floema facilitan el transporte. Los pelos radiculares ayudan a absorber agua y nutrientes. La cutícula de las hojas y de los tallos protege de la desecación y de la acción de agentes patógenos. Los tricomas de las hojas protegen de animales herbívoros y de patógenos. Las células del colénquima y del esclerénquima poseen paredes gruesas que dan apoyo a la planta.
- 3. El tejido dérmico es la cubierta protectora de las hojas. El sistema de tejido vascular está formado por los tejidos de transporte del xilema y del floema. El tejido fundamental realiza funciones metabólicas, como la fotosíntesis.

- ma de las plantas, los productos de la división celular se pueden diferenciar en todos los tipos de células vegetales.
- 2. El crecimiento primario se origina en el meristema apical y consiste en la producción y alargamiento de los órganos. El crecimiento secundario se origina en los meristemas laterales y aumenta la circunferencia de la raíz y del tallo.

Evaluación de conceptos 35-3

1. Las raíces laterales emergen del interior de la raíz (del periciclo), a través de células corticales y epidérmicas. En cambio, las ramificaciones de los brotes se originan en el exterior del brote (en las yemas axilares).

- 2. En las raíces, el crecimiento primario se produce en tres etapas sucesivas, comenzando en el extremo de la raíz: las zonas de división, de alargamiento y de maduración celular. En los brotes se produce en el extremo de la yema terminal, y los primordios de las hojas se originan a los lados de los meristemas apicales. La mayor parte del crecimiento en longitud se produce en los internudos más antiguos por debajo del ápice del brote.
- Los haces vasculares son una red de tejido vascular que proporciona agua y minerales a las células de las hojas y transporta los productos orgánicos de la fotosíntesis otras partes de la planta.

Evaluación de conceptos 35-4

- La marca sigue estando a 2 m por encima del suelo porque en esta parte del árbol se produce solo crecimiento secundario.
- 2. Un árbol hueco puede sobrevivir porque el agua, los minerales y los nutrientes orgánicos son conducidos por el tejido vascular secundario, parte del cual queda intacto: el xilema secundario externo (albura) y el floema secundario más joven. Sin embargo, al quitarle un anillo completo de la corteza se elimina el floema secundario (parte de la corteza), y esto impide por completo el transporte de nutrientes orgánicos desde los brotes hacia las raíces.

Evaluación de conceptos 35-5

1. Por la expresión génica diferencial.

2. En los mutantes fass, la disposición de los microtúbulos está interrumpida, de modo que no se forma la banda preprofásica. Esto produce planos de división celular al azar, en lugar de los planos de división ordenados de la división normal. La interrupción de la organización de los microtúbulos evita, asimismo, la alineación de las microfibrillas de celulosa que marcan el plano de alargamiento celular. Esta división al azar interrumpe el crecimiento direccional y la planta toma una forma redondeada en lugar de alargada.

Autoevaluación

1. d	2. c	3. c	4. d	5. a
6. e	7. d	8. c	9. b	10. c

CAPÍTULO 36

Evaluación de conceptos 36-1

- La concentración de sales relativamente alta hace que el potencial de agua del suelo se vuelva más negativo, y por tanto reduce así la captación de agua al disminuir el gradiente de potencial del agua entre el suelo y las raíces.
- 2. El ψ de la célula es 0,7 MPa. En una solución con un ψ de -0,4 MPa, el ψ_P de la celula en el equilibrio será de 0,3 MPa.

Evaluación de conceptos 36-2

- 1. El fungicida puede destruir al hongo de las micorizas que ayudan a la captación de fosfato.
- La endodermis regula el paso de sustancias solubles en agua porque todas estas moléculas deben atravesar una membrana de permeabilidad selectiva.

Evaluación de conceptos 36-3

1. Al disminuir el potencial del soluto (y el poten-

- cial de agua) del suelo, el fertilizante hará que la planta tenga mayor dificultad para absorber
- 2. El aire húmedo tiene un potencial de agua mayor que el de las hojas.
- 3. Al cortar la flor, la transpiración de las hojas y de los pétalos (que son hojas modificadas) continuará atrayendo agua del xilema. Si las flores cortadas se trasladan directamente a un jarrón, las bolsas de aire de los vasos del xilema evitan el transporte de agua del jarrón hacia las flores. Si se vuelven a cortar los tallos bajo el agua, a pocos centímetros del corte original, esto cortará el xilema por encima de las bolsas de aire. Las gotas de agua evitan la formación de otra bolsa de aire hasta que se colocan las flores están en el iarrón.

Evaluación de conceptos 36-4

- La acumulación de potasio en las células guardianas produce la captación osmótica de agua, y la turgencia de las células mantiene abierto al estoma. Esto permite al moho entrar en el interior de la hoja por medio de los estomas.
- 2. Un día soleado, cálido pero no caluroso; mucha humedad; viento suave.

Evaluación de conceptos 36-5

- 1. En ambos casos, el transporte a larga distancia es por flujo de masa por diferencia de presión entre los extremos opuestos de los tubos. La presión se genera en el extremo fuente de un tubo criboso por la entrada de azúcar y por el flujo osmótico de agua resultante en el floema. Esta presión empuja la savia desde el extremo fuente hacia el sumidero del tubo. La transpiración, en cambio, genera una presión negativa (tensión) como fuerza de atracción que produce el ascenso de la savia del xilema.
- A baja temperatura, el alto contenido de azúcar del tubérculo de una patata en crecimiento disminuirá el potencial del soluto (y el potencial de agua) del tubérculo y disminuirá el flujo de masa del azúcar hacia él.

Autoevaluación

1. e 2. c	3. d	3. d 4. c		
6. c	7. a	8. b	9. c	10. c

CAPÍTULO 37

Evaluación de conceptos 37-1

- 1. En el cuadro 37-1 se muestra que el CO_2 es fuente del 90% del peso seco de la planta, lo que avala la idea de Hale de que las plantas se alimentan, sobre todo, del aire. Sin embargo, la hipótesis de Van Helmont es correcta con respecto al aumento de tamaño total de la planta, que se basa, sobre todo, en la acumulación de agua en las vacuolas de las células.
- No. Los macronutrientes son requeridos en mayor cantidad, pero la planta necesita todos los elementos esenciales para completar su ciclo de vida
- 3. No, porque las deficiencias de nutrientes más móviles aparecen primero en las hojas más antiguas, y las deficiencias de nutrientes menos móviles aparecen en las hojas más jóvenes.

Evaluación de conceptos 37-2

1. La capa superficial del suelo está formada por una mezcla de partículas grandes (que le pro-

- porcionan aireación) y partículas pequeñas (que facilitan la retención de agua y minerales), humus en cantidad adecuada (que le proporciona nutrientes minerales) y un pH adecuado.
- El exceso de agua priva a las raíces de oxígeno y puede favorecer la formación de moho, y la sobrefertilización puede producir derroche y contaminación del agua subterránea.

Evaluación de conceptos 37-3

1. Las bacterias fijadoras de nitrógeno suministran a largo plazo los minerales con nitrógeno que son esenciales para la supervivencia de las plantas, que a su vez son, en forma directa o indirecta, las fuentes de alimento para el ser humano.

Evaluación de conceptos 37-4

- 1. Ambas son relaciones simbióticas mutualistas, en las que otros organismos interactúan con las raíces de las plantas. En los nódulos radiculares participan bacterias fijadoras de nitrógeno, y en las micorrizas participan hongos que facilitan la absorción de agua y minerales. En ambas relaciones la planta proporciona compuestos orgánicos. A diferencia de los nódulos radiculares, las micorrizas están presentes en la mayoría de las especies vegetales, pero ambos tipos de relaciones son importantes en la agricultura.
- Las epifitas utilizan a otra planta como sustrato sin quitarle sus nutrientes. Por el contrario, las plantas parásitas extraen nutrientes de su planta huésped.

Autoevaluación

1. b	2. b	3. c	4. b	5. b
6. c	7. d	8. a	9. d	10. b

CAPÍTULO 38

Evaluación de conceptos 38-1

- 1. Los sépalos, por lo general, protegen al brote floral antes de que se abra, y los pétalos contribuyen a atraer los polinizadores hacia la flor. Los estambres, las partes de la flor que producen el polen, son estructuras largas, lo que facilita la distribución del polen. Los carpelos, las partes de la flor que producen los gametofitos femeninos, tienen estigmas, plataformas que facilitan la recepción del polen. El ovario de un carpelo proporciona protección a los gametos femeninos que se desarrollan en los óvulos. Las variaciones en la distribución de los órganos florales reflejan adaptaciones a los animales polinizadores y pueden también reducir la autofecundación, como es el caso de las flores que presentan dos tipos morfológicos: estilos largos y estambres cortos (tipo "pin") y estilos cortos y estambres largos (tipo "thrum").
- 2. En las angiospermas, la polinización consiste en el traslado de polen de una antera a un estigma. El desarrollo posterior del tubo polínico es lo que finalmente permite la fecundación, la fusión de los gametos femenino y masculino para formar el cigoto.
- 3. En un plazo corto, la autofecundación puede ser ventajosa en una población poco densa, que esté tan dispersa que la transferencia del polen sea poco segura. Sin embargo, a largo plazo, la autofecundación es un callejón evolutivo sin salida porque conduce a la pérdida de la diversidad genética que puede impedir la evolución adaptativa, incluyendo el camino inverso desde la autofecundación al cruzamiento.

Evaluación de conceptos 38-2

- El 50% de los óvulos tendrán un endospermo XXX y embriones XX, y el 50% tendrán endospermo XXY y embriones XY.
- 2. Las semillas contienen endospermio que nutre al embrión en desarrollo y tienen una cubierta de la semilla que protege al embrión hasta que las condiciones sean adecuadas para la germinación. Los frutos, independientemente de que sean pulposos o secos, facilitan la dispersión de las semillas al ser ingeridos por animales o transportados por el viento.
- 3. La dormancia de la semilla impide la germinación prematura de las semillas. Una semilla germinará solamente cuando las condiciones ambientales sean óptimas para la supervivencia de su embrión como una joven plántula.

Evaluación de conceptos 38-3

- 1. La reproducción sexual produce variación genética, que puede ser ventajosa en un ambiente inestable. La probabilidad de supervivencia en un ambiente cambiante es mayor para la descendencia que se produce por reproducción sexual. La reproducción asexual puede ser ventajosa en un ambiente estable porque las plantas que están individualmente bien adaptadas a dicho ambiente transmiten todos sus genes a su descendencia, sin intervención de una pareja. Además, la reproducción asexual generalmente produce una descendencia menos frágil que las plántulas producidas por reproducción sexual. Sin embargo, la reproducción sexual ofrece la ventaja de la dispersión de semillas resistentes.
- 2. Los cultivos propagados asexualmente carecen de diversidad genética. Las poblaciones genéticamente diversas tienen menos probabilidad de extinguirse en el caso de una epidemia, porque hay una mayor probabilidad de que unos pocos individuos de la población sean resistentes.

Evaluación de conceptos 38-4

- 1. Tanto la cría tradicional como la ingeniería genética implican la selección artificial de los rasgos deseables. Sin embargo, las técnicas de ingeniería genética facilitan la transferencia más rápida de genes y no están limitadas a la transferencia de genes entre variedades o especies estrechamente emparentadas.
- 2. Los cultivos transgénicos pueden ser más nutritivos y menos susceptibles al daño por insectos o patógenos que invaden las plantas dañadas por los insectos. Tampoco necesitan un uso excesivo de pesticidas químicos. Sin embargo, las pruebas de campo permanentes de los cultivos transgénicos siguen siendo importantes para evitar efectos adversos sobre la salud humana y sobre los organismos que no son diana, y la posibilidad del escape transgénico.

Autoevaluación

1. d	2. a	3. c	4. a	5. b
6. c	7. e	8. a	9. c	10. e

CAPÍTULO 39

Evaluación de conceptos 39-1

- No. El sildenafil, como la inyección de GMP cíclico, producirá sólo una respuesta parcial de desetiolación.
- La cicloheximida inhibirá la desetiolación, impidiendo la síntesis de nuevas proteínas necesarias para la desetiolación.

Evaluación de conceptos 39-2

- 1. La planta exhibirá una respuesta triple constitutiva. Como la cinasa que normalmente impide la triple respuesta es disfuncional, la planta experimentará la triple respuesta independientemente de que el etileno esté presente o el receptor de etileno sea funcional.
- El patógeno podría inducir en la planta huésped infectada un aumento en la concentración de citocininas o una disminución en la concentración de auxina.
- La fusicoccina, como la auxina, origina un aumento en la actividad de la bomba de H+ de la membrana plasmática y, como la auxina, promueve el alargamiento celular del tallo.

Evaluación de conceptos 39-3

- 1. Es imposible determinarlo. Para establecer que esta especie es una planta de día corto, sería necesario establecer la duración crítica de la noche para la floración, y que esta especie sólo florezca cuando la noche es más larga que la duración crítica de la noche.
- 2. El uso de luz roja lejana mantendría al fitocromo en su forma F_r, permitiendo que se produzca la floración
- 3. Un experimento podría implicar el uso de un espectro de acción para determinar qué longitudes de onda de la luz son las más efectivas. Si el espectro de acción señala al fitocromo, nuevas pruebas podrían implicar experimentos con luz roja y luz roja lejana para poner a prueba la fotosensibilidad.

Evaluación de conceptos 39-4

- Una planta que produce un exceso de ácido abscísico experimentará menos enfriamiento por evaporación porque sus estomas estarán menos abjectos.
- 2. Las plantas que crecen cerca de los pasillos pueden estar más influidas por el estrés mecánico causado por el paso de los trabajadores y las corrientes de aire en el invernadero. Las plantas más cercanas al centro del banco también pueden ser más altas como resultado de la sombra.

Evaluación de conceptos 39-5

- El daño mecánico hace una brecha en la primera línea de defensa de la planta contra la infección, su tejido dérmico protector.
- Quizás la brisa diluye la concentración local de un compuesto de defensa volátil que las plantas han producido.

Autoevaluación

1. b	2. a	3. b	4. d	5. b
6. e	7. b	8. b	9. c	10. c

CAPÍTULO 40

Evaluación de conceptos 40-1

 El intestino delgado, los pulmones y los riñones contienen superficies de intercambio interno a través de las cuales fluyen nutrientes, gases y sustancias químicas, respectivamente. Una superficie de gran tamaño facilita este intercambio y le permite al cuerpo llevarlo a cabo de manera más eficiente que si tuviera una superficie menor.

Evaluación de conceptos 40-2

1. El epitelio glandular que reviste la superficie

- interna del estómago segrega moco, que la lubrica y protege, mientras que el empaquetamiento estrecho del tejido epitelial asegura que no haya fugas de los líquidos digestivos del estómago que dañen los tejidos subyacentes.
- El tejido conectivo es una parte importante de la mayoría de los órganos y las láminas de este tejido sostienen muchos de los órganos del cuerpo.
- 3. Se requiere tanto el tejido nervioso como el muscular para responder a un estímulo. El tejido muscular se contrae en respuesta a los impulsos nerviosos transmitidos por las células nerviosas.

Evaluación de conceptos 40-3

- El ratón, debido a que es un endotermo y, por lo tanto, tiene una tasa metabólica basal más elevada que la de los lagartos ectotérmicos.
- La actividad intensa agota rápidamente el ATP existente. Como los caimanes son ectotermos, son más lentos para generar más ATP por medio de la respiración aeróbica.
- 3. El gato doméstico; cuanto más pequeño es el animal, mayor es su tasa metabólica por gramo y también la demanda de alimento por unidad de masa corporal.

Evaluación de conceptos 40-4

- 1. No; aun cuando un animal regule algunos aspectos de su medio interno, a menudo por medio de mecanismos de retroalimentación negativa, el medio interno fluctúa con rapidez alrededor de un valor establecido. La homeostasis es un estado dinámico. Y está programado que ocurran algunos cambios, como los incrementos radicales de las hormonas en momentos especiales del desarrollo.
- 2. En la retroalimentación negativa, un cambio desencadena mecanismos de control que contrarrestan cambios mayores en esa dirección. Pero en la retroalimentación positiva, un cambio desencadena mecanismos que lo amplifican.

Evaluación de conceptos 40-5

- 1. Sí, los ectotermos en las profundidades del mar y en manantiales de agua dulce a temperatura constante tienen temperaturas corporales estables. Y los ectotermos terrestres pueden mantener temperaturas corporales relativamente constantes por medios conductuales.
- 2. Pérdida de calor por convección.
- 3. La provisión de alimento y agua suele ser escasa durante la estación seca, por lo que el sopor permite sobrevivir a los animales con tasas metabólicas mucho menores.

Autoevaluación

1. a	2. b	3. e	4. d	5. c
6. b	7. c	8. c	9. d	10. c

CAPÍTULO 41

Evaluación de conceptos 41-1

- El peso corporal se mantiene estable cuando la ingesta calórica (alimento) es equilibrada por el gasto calórico (tasa metabólica).
- A largo plazo, el organismo convierte el exceso de calorías en grasa aunque esas calorías sean consumidas como grasa, hidrato de carbono o proteínas.
- 3. Ambas hormonas tienen efectos supresores del apetito en el centro de saciedad cerebral.

Durante el día, la PYY, secretada por el intestino delgado, suprime el apetito después de las comidas. A largo plazo, la leptina, producida por el tejido adiposo, normalmente, reduce el apetito con el aumento del depósito de grasa.

Evaluación de conceptos 41-2

- 1. La desnutrición calórica es una deficiencia de calorías en la dieta. Por el contrario, la desnutrición se debe a la deficiencia de uno o más nutrientes esenciales, aunque la ingesta calórica total pueda ser adecuada.
- 2. Una comida vegetariana equilibrada combina verduras y frutas que se complementan, cada grupo proporciona determinados aminoácidos esenciales que pueden faltar en los otros grupos de alimentos.
- 3. Las vitaminas y los minerales son nutrientes esenciales que se requieren en cantidades diarias relativamente pequeñas. Las vitaminas son nutrientes orgánicos, mientras que los minerales son nutrientes inorgánicos.

Evaluación de conceptos 41-3

- 1. La cavidad gastrovascular es un saco digestivo con un orificio único único que funciona tanto en la ingestión como en la eliminación; el canal alimentario es un tubo digestivo con una boca y un ano separados en extremos opuestos.
- 2. Mientras los nutrientes se encuentran en la cavidad del canal alimentario, están en un compartimiento que es continuo con el ambiente exterior a través de la boca y el ano y todavía no han atravesado ninguna membrana para entrar en el organismo.

Evaluación de conceptos 41-4

- 1. El peristaltismo puede desplazar alimentos por el esófago incluso sin la ayuda de la gravedad.
- 2. El ácido degrada los tejidos de origen vegetal y animal mediante su ataque químico fuerte, no enzimático. El ácido también activa a la enzima pepsina que digiere proteínas y destruye cualquier bacteria que puede haber sido ingerida junto con los alimentos.
- 3. La comida parcialmente digerida proveniente del estómago como quimo ácido + jugo pancreático que contiene enzimas hidrolíticas + jugo intestinal con enzimas + bilis, que contiene sales biliares que ayudan a la digestión mediante la emulsificación de las grasas.
- 4. Las vellosidades y microvellosidades del epitelio intestinal proporcionan una enorme superficie para la absorción, y el transporte de nutrientes de la luz del intestino delgado hacia los capilares sanguíneos y vasos quilíferos.
- 5. El uso prolongado de antibióticos puede eliminar las bacterias del colon que aumentan la nutrición mediante la producción de vitamina K.
- 6. Al recibir el quimo ácido del estómago, el duodeno secreta la hormona colecistocinina (CCK), que llega al páncreas a través de la circulación sanguínea y estimula la liberación del jugo pancreático.

Evaluación de conceptos 41-5

- 1. Los incisivos afilados están adaptados para cortar piezas de carne y vegetales. Las superficies amplias y rugosas de los molares están adaptadas para moler alimentos duros, especialmente frutas y vegetales fibrosos y grandes pedazos de
- 2. El renacuajo es herbívoro (consume, sobre todo,

- algas), mientras que la rana adulta es carnívora (come insectos).
- 3. La rumia es el proceso de regurgitación de material del rumen: la vegetación masticada una vez con ácidos grasos y otros derivados metabólicos de las bacterias del rumen. Después de una segunda masticación, que aumenta la superficie del material vegetal, la vaca deglute el bolo, que por la acción microbiana en las cámaras gástricas continúa convirtiendo la celulosa en una diversidad de nutrientes.

Autoevaluación

1. a	2. b	3. e	4. c	5. c
6. c	7. c	8. d	9. c	10. e

CAPÍTULO 42

Evaluación de conceptos 42-1

- 1. La ineficacia de la difusión para suministrar nutrientes y eliminar desechos a velocidades bastante elevadas como para mantener un organismo de gran tamaño.
- 2. Ventaja: la elevada tasa de suministro de nutrientes y eliminación de desechos. Desventaja: la necesidad de más energía para producir, operar y mantener.
- 3. Las dos ventajas principales de los circuitos respiratorio y sistémico separados son la mayor presión arterial en el circuito sistémico y la mayor velocidad de la circulación sanguínea.

Evaluación de conceptos 42-2

- 1. Este trastorno reducirá el contenido de oxígeno al mezclar la sangre sin O2 proveniente del ventrículo derecho del circuito sistémico con la sangre rica en O2 del ventrículo izquierdo.
- 2. El retraso asegura que la aurícula se vacíe por completo antes de la contracción ventricular.

Evaluación de conceptos 42-3

- 1. La gran área transversal total de los capilares.
- 2. Estos cambios aumentan la capacidad de acción porque aumentan la velocidad de la circulación sanguínea y el suministro de oxígeno y nutrientes a los músculos esqueléticos.
- Las proteínas plasmáticas presentes en la sangre de un capilar mantienen bastante constante la presión osmótica, mientras que la presión arterial desciende desde el extremo arteriolar al venular. Esta diferencia permite el reingreso de líquido al capilar en el extremo de la vénula; cuando hay deficiencia de proteínas plasmáticas, 💓 2. La dilatación de los vasos que permite un increel líquido permanece en los tejidos y produce edema.

Evaluación de conceptos 42-4

- 1. Aproximadamente, 200 mil millones, o 2,08 × 1011, calculado mediante la división de la cantidad total de células, 2,5 × 1013, por 120 días.
- 2. La elevación de los leucocitos puede indicar que la persona está combatiendo una infección.
- 3. Las células madre de la médula ósea se dividen varias veces y son pluripotenciales.

Evaluación de conceptos 42-5

- 1. Si las superficies respiratorias de los pulmones se extendieran hacia el ambiente terrestre se secarían rápidamente y se interrumpiría la difusión de O, y CO, a través de la membrana.
- 2. La contracorriente origina un gradiente de difusión para el O, en toda la extensión de los capilares de las láminas branquiales. Con el flujo del

agua sobre las láminas branquiales, la dirección opuesta del flujo sanguíneo en los capilares permite que la sangre continúe captando O2 porque la sangre rica en ese gas se encuentra con el agua aun más rica en O₂que comienza a fluir por las láminas.

Evaluación de conceptos 42-6

- 1. El incremento del CO, en la sangre aumenta la tasa de difusión del gas hacia el líquido cefalorraquídeo, donde se combina con agua y forma ácido carbónico. La disociación del ácido carbónico libera iones de hidrógeno, lo que disminuye el pH del líquido cefalorraquídeo.
- 2. El incremento de la frecuencia cardíaca aumenta la velocidad a la que la sangre rica en CO2 llega a los pulmones, donde se elimina.
- 3. El flujo de aire en los pulmones de las aves se desplaza en una sola dirección.

Evaluación de conceptos 42-7

- 1. Las diferencias en la presión parcial; los gases se difunden desde áreas de mayor presión parcial hacia áreas de menor presión parcial.
- 2. El efecto Bohr determina que la hemoglobina libere oxígeno frente a un descenso del pH, lo que sucede en las cercanías de tejidos con tasas elevadas de respiración y de liberación de dióxido de carbono.
- 3. La disminución de la concentración de CO2 en el plasma al con la difusión hacia los espacios alveolares ocasiona la descomposición del ácido carbónico dentro de los glóbulos rojos, con producción de CO2, que se difunde hacia el plasma.
- Ejemplos: mayor volumen sanguíneo respecto de la masa corporal; bazo mucho más grande; mayor cantidad de mioglobina almacenadora de oxígeno en los músculos; reducción de la frecuencia cardíaca y de la tasa metabólica durante la inmersión.

Autoevaluación

1. c	2. b	3. d	4. c	5. e
6. b	7. c	8. b	9. a	10. a

CAPÍTULO 43

Evaluación de conceptos 43-1

- 1. Los macrófagos tienen receptores que se unen a los polisacáridos presentes en la superficie de las bacterias pero no en las células del organismo.
- mento en el flujo sanguíneo y un incremento en la permeabilidad de los vasos, da como resultado los signos comunes de la inflamación. Estos cambios vasculares facilitan la llegada de factores de coagulación, proteínas antimicrobianas y células fagocíticas al tejido de la región afectada. Todo ello contribuye a reparar el daño tisular y a detener la diseminación de la infección.
- 3. El exoesqueleto de los insectos proporciona una barrera externa semejante a la piel y a las membranas mucosas de los vertebrados. Las células fagocíticas y las proteínas antimicrobianas también contribuyen a la defensa innata, tanto en los insectos como en los vertebrados.

Evaluación de conceptos 43-2

- 1. Véase la figura 43-8a; un anticuerpo secretado carece de la región transmembrana y de las colas citoplasmáticas.
- 2. Los receptores de las células B se unen a antíge-

nos extracelulares intactos presentes sobre la superficie de los microorganismos o que se encuentran libres en los líquidos corporales. Los receptores de células T unen pequeños fragmentos de antígenos intracelulares que forman complejos con las moléculas MHC de clase I o clase II.

- 3. Especificidad: sólo las células B con receptores que se unen al antígeno son seleccionadas para proliferar y diferenciarse a células plasmáticas secretoras de anticuerpos específicos para el antígeno y a células B de memoria, que tienen receptores específicos para el mismo antígeno. Memoria: el gran número de células B de memoria generadas responde más rápido al mismo antígeno la vez siguiente que entra en el organismo.
- 4. 40 V × 5 J = 200 cadenas ligeras posibles; 51 V × 6 J × 27 D = 8 262 cadenas pesadas posibles. Cada sitio de unión al antígeno está formado por una región de la cadena ligera y de la cadena pesada. El número de las combinaciones al azar posibles es 200 cadenas ligeras × 8 262 cadenas pesadas = 1,65 × 10 6 especificidades de unión al antígeno posibles.

Evaluación de conceptos 43-3

- Una célula T helper activada segrega citocinas, que promueven la activación tanto de las células T citotóxicas como de las células B. Una célula T citotóxica activada mata a las células infectadas y a las células tumorales por apoptosis. Una célula B activada se diferencia dando células plasmáticas que secretan anticuerpos.
- 2. Un niño que carece de timo no tendría células T funcionales. Sin células T *helper* para auxiliar en la activación de las células B, el niño no podría producir anticuerpos contra bacterias extracelulares. Sin células T citotóxicas o células T *helper* para ayudar en la activación, el sistema inmunitario del niño sería incapaz de matar a las células infectadas por virus.
- 3. Los anticuerpos unidos a virus pueden bloquear su unión a células huésped potenciales (neutralización viral). El recubrimiento de las bacterias u otras partículas por anticuerpos unidos a los antígenos de superficie aumenta su fagocitosis por los macrófagos (opsonización). Los anticuerpos unidos a antígenos presentes en las bacterias también pueden activar una cascada de proteínas del complemento, lo cual conduce a la lisis de las bacterias (activación del complemento). El entrecruzamiento de antígenos en muchas bacterias o virus por la unión de múltiples moléculas de anticuerpo puede llevar a la formación de grandes acúmulos (aglutinación), que luego se fagocitan.
- 4. La inmunización pasiva, la transmisión de anticuerpos de un individuo a otro, resulta protectora sólo si existen las moléculas de anticuerpo. La inmunización activa, la introducción de antígeno induce una respuesta inmunitaria en el receptor que puede producir células de memoria de vida larga. Algunas personas inmunizadas de forma activa pueden ser inmunes al antígeno de por vida.

Evaluación de conceptos 43-4

1. Puesto que los individuos con grupo sanguíneo AB no producen anticuerpos contra los antígenos A y B, pueden recibir en forma segura la sangre de tipo A, B, AB, o 0, es decir, son recepto-

res universales. En el caso de que la sangre donada seade tipo 0, deberán utilizarse las células de la sangre centrifugada, dado que el suero del donante (parte líquida de la sangre) contendrá anticuerpos contra A y contra B, los cuales reaccionarán contra los glóbulos rojos del receptor.

 El peligro de rechazo de injerto contra el huésped surge porque la médula ósea trasplantada contiene linfocitos que podrían reaccionar contra componentes del cuerpo del receptor.

 Un autoinjerto no desencadenaría una reacción de rechazo.

Evaluación de conceptos 43-5

- Una persona con una deficiencia de macrófagos tendría infecciones frecuentes. Esto se debería a las escasas respuestas innatas, en particular, a la fagocitosis y la inflamación disminuida, y a las escasas respuestas adquiridas por el papel de los macrófagos en la presentación de los antígenos a las células T helper.
- 2. La unión de los antígenos por moléculas de IgE unidas a los mastocitos produce la degranulación de estas células, liberando histamina y otros compuestos inflamatorios que provocan síntomas alérgicos típicos. Los fármacos que bloquean la respuesta de degranulación evitan la liberación de los agentes inflamatorios y así los síntomas que éstos provocan.
- La miastenia grave se considera una enfermedad autoinmune porque el sistema inmunitario produce anticuerpos contra moléculas propias (los receptores de acetilcolina).
- 4. Para en una célula huésped, el HIV requiere CD4 y un correceptor. El correceptor para el HIV, por lo general, funciona como un receptor de quimocina. Si los receptores de quimocina de una persona son defectuosos, el HIV no puede emplearlos para entrar a las células.

Autoevaluación

1. e	2. d	3. b	4. c	5. b
6. d	7. c	8. d	9. e	10. b

CAPÍTULO 44

Evaluación de conceptos 44-1

- Porque la sal se mueve en contra del gradiente de concentración, del medio ambiente hipoosmótico a un ambiente hiperosmótico.
- Un osmoconformista de agua dulce tendría los líquidos corporales demasiado diluidos como para llevar a cabo los procesos vitales.
- 3. Al mantener grandes concentraciones de urea y de TMAO en su sangre, los tiburones reducen el gradiente osmótico entre la sangre y el agua de

Evaluación de conceptos 44-2

- 1. Las larvas acuáticas pueden eliminar el amoníaco de alta toxicidad en forma continua, secretándolo a través del epitelio al agua que las rodea. Los adultos conservan el agua excretando ácido úrico no tóxico.
- 2. El hígado es el sitio de síntesis de la urea.
- Puesto que el ácido úrico es insoluble en agua, puede excretarse como una pasta semisólida, reduciendo, por tanto, la pérdida de agua de un animal.

Evaluación de concepto 44-3

1. La filtración (de la sangre, hemolinfa o líquido

- celómico) y la reabsorción selectiva o secreción de soluto.
- 2. Una gran superficie para el intercambio de agua y solutos.

Evaluación de conceptos 44-4

- 1. Un descenso de la presión arterial en la arteriola aferente reduciría la tasa de filtración.
- La médula renal absorbería menos agua y, por tanto, el fármaco incrementaría la pérdida de agua en la orina.
- 3. La cápsula de Bowman, el túbulo proximal, el asa de Henle, el túbulo distal.

Evaluación de conceptos 44-5

- 1. El alcohol inhibe la liberación de ADH, y provoca un incremento en la pérdida de agua urinaria e incrementa la probabilidad de deshidratación.
- 2. El consumo de comida salada aumenta la osmolaridad de la sangre, lo que desencadena que el centro de la sed del hipotálamo estimule el consumo de líquidos y que la hipófisis libere ADH, que incrementa la tasa de reabsorción de agua en los túbulos distales y en los conductos colectores.
- 3. La capacidad para conservar agua produciendo orina hiperosmótica.

Evaluación de conceptos 44-6

1. Numerosas nefronas y glomérulos bien desarrollados son característicos de los riñones de los peces de agua dulce, mientras que el número reducido de nefronas y los glomérulos más pequeños indican un ambiente marino. Las numerosas nefronas y glomérulos bien desarrollados de los peces de agua dulce producen orina en una tasa elevada, mientras que pequeños números de nefronas y glomérulos más pequeños tienen una menor tasa de producción de orina.

Autoevaluación

1. d	d	2. d	3. e	4. e	5. c
6	d	7 c	8 h	0 d	10 }

CAPÍTULO 45

Evaluación de conceptos 45-1

- 1. Las hormonas son producidas por células endocrinas, mientras que las neurohormonas son producidas por células nerviosas especializadas llamadas células neurosecretoras. Tanto las hormonas como las neurohormonas se secretan en la sangre y actúan sobre los tejidos diana.
- 2. Véase la figura 45-2a y b.
- 3. En la retroalimentación negativa, la respuesta efectora reduce el estímulo inicial, de modo que finalmente la respuesta cesa cuando la variable controlada alcanza la concentración estable. En la retroalimentación positiva, la respuesta efectora provoca un incremento del estímulo y produce una respuesta aún mayor.

Evaluación de conceptos 45-2

1. Las hormonas hidrosolubles, que no pueden atravesar la membrana plasmática, se unen a los receptores de la superficie celular. Esta interacción dispara una vía de transducción de la señal intracelular de múltiples componentes, que, finalmente, altera la actividad de una proteína citoplasmática preexistente o cambia la transcripción de genes específicos en el núcleo. Las

hormonas esteroides son liposolubles y pueden atravesar a la membrana plasmática hacia el interior de la célula, lugar en el que se unen a receptores localizados en el citoplasma o núcleo. En ambos casos, el complejo hormona-receptor funciona directamente como factor de transcripción que se une al DNA celular y activa o inhibe la transcripción de genes específicos.

2. Una hormona particular puede provocar diversas respuestas en las células diana con diferentes receptores para la hormona, diferentes vías de transducción de la señal y –de forma simultánea o alternativa– diferentes proteínas para que lle-

ven a cabo la respuesta.

3. Una vez secretados, los reguladores locales pueden difundirse rápidamente a las células diana cercanas. Las hormonas circulan en la circulación sanguínea desde sus sitios de síntesis a los tejidos diana, un proceso más lento.

Evaluación de conceptos 45-3

- 1. La hipófisis posterior, una extensión del hipotálamo que contiene los axones de las células neurosecretoras, es el sitio de almacenamiento y
 liberación de dos neurohormonas: la oxitocina y
 la hormona antidiurética (ADH). La hipófisis
 anterior, derivada de tejidos de la boca embrionaria, contiene células endocrinas que sintetizan, al menos, seis hormonas distintas. La secreción de las hormonas hipofisarias anteriores es
 controlada por las hormonas hipotalámicas que
 viajan por medio de los vasos porta a la hipófisis
 anterior.
- 2. Las hormonas tróficas controlan la síntesis y/o la secreción de las hormonas provenientes de otros tejidos endocrinos. Las hormonas liberadoras e inhibidoras producidas en el hipotálamo controlan la secreción hormonal de la hipófisis anterior. La hipófisis anterior produce varias hormonas tróficas que controlan la función hormonal de la glándula tiroides, la corteza suprarrenal y las gónadas.
- (a) La prolactina actúa en una vía neuroendocrina simple. (b) La ACTH actúa en una vía neuroendocrina compleja. (c) La oxitocina funciona en una vía neurohormonal.

Evaluación de conceptos 45-4

1. Por retroalimentación negativa en el hipotálamo y en la hipófisis anterior (fig. 45-9).

- 2. Las células secretoras de hormonas controlan los niveles de Ca²+ en sangre. Un incremento en la calcemia por encima de la concentración estable estimula a la glándula tiroides para liberar calcitonina. Al promover el depósito de Ca²+ en los huesos y la excreción de Ca²+ por los riñones, la calcitonina provoca una disminución de la calcemia. La PTH secretada por las glándulas paratiroides en respuesta a la hipocalcemia tiene el efecto opuesto sobre los huesos y riñones, e incrementa así la calcemia. La respuesta a una hormona provoca la liberación de la hormona antagónica, un mecanismo de retroalimentación que reduce al mínimo desviaciones extremas de la calcemia con respecto a la concentración estable.
- 3. En una persona diabética el incremento inicial de la glucemia es superior al observado en un individuo no diabético y la glucemia permanece elevada durante un período prolongado. En una persona no diabética la liberación de insulina en respuesta al incremento inicial de la glucemia estimula la captación de glucosa por las células

del cuerpo. En una persona que padece diabetes, sin embargo, la producción inadecuada de insulina o la falta de respuesta de las células diana disminuye la capacidad del organismo para eliminar el exceso de glucosa en la sangre.

 Los niveles de estas hormonas en sangre podrían ser muy elevados debido a la ausencia de retroalimentación negativa de la secreción de ACTH desde el hipotálamo.

Evaluación de conceptos 45-5

 Durante el estado larvario, las células neurosecretoras producen una hormona trófica (hormona cerebral) que estimula la producción de ecdisona, la hormona de las mudas, por las células endocrinas de las glándulas protorácicas.

 La hormona juvenil promueve la retención de las características larvarias. En los insecticidas evita que las larvas maduren a adultos con capacidad reproductiva.

Autoevaluación

1. c 2. d 3. d 4. c 5. b 6. e 7. c 8. b 9. c 10. a

CAPÍTULO 46

Evaluación de conceptos 46-1

1. La progenie de la reproducción sexual presenta

diversidad genética.

2. El término podría considerarse confuso porque un organismo con hermafroditismo secuencial nunca tiene los dos sexos (hermafrodita) al mismo tiempo; primero expresa uno de los sexos y luego el otro.

Evaluación de conceptos 46-2

1. La fecundación permite que los espermatozoides lleguen al óvulo sin que los gametos se dese-

quen.

2. (a) Los animales con fecundación externa tienden a producir muchos gametos por ciclo, lo que determina que se libere una enorme cantidad de cigotos. Esto aumenta las probabilidades de que algunos sobrevivan hasta la adultez. (b) Los animales con fecundación interna producen menos descendientes pero, por lo general, cuidan más a los embriones y a las crías.

Evaluación de conceptos 46-3

Túbulo seminífero, epidídimo, conducto deferente, uretra.

- 2. El líquido de las vesículas seminales proporciona la mayor parte del líquido en el que nadan los espermatozoides, además, contiene un azúcar que representa una fuente de energía para los espermatozoides, y prostaglandinas que producen cambios en el útero que contribuyen a movilizar los espermatozoides hacia el óvulo después del coito. Además, su alcalinidad ayuda a neutralizar el ambiente vaginal ácido que podría dañar a los espermatozoides. El líquido de la próstata contiene otro nutriente para los espermatozoides y anticoagulantes que contribuye a que los espermatozoides migren porque mantienen el semen en estado líquido. El producto secretado por las glándulas bulbouretrales justo antes de la eyaculación neutraliza los restos de orina ácida que permanecieron en la uretra.
- Sobre todo el pene y el clítoris, pero también los testículos, los labios, las mamas y el tercio externo de la vagina.

Evaluación de conceptos 46-4

- 1. En el testículo la FSH estimula a las células de Sertoli que nutren a los espermatozoides en vías de desarrollo. La LH estimula la producción de andrógenos (sobre todo, testosterona), que a su vez desencadena la producción de espermatozoides. Tanto en las hembras como en los machos la FSH estimula el crecimiento de las células que mantienen y nutren a los gametos (células foliculares en las hembras y células de Sertoli en los machos), y la LH estimula la producción de las hormonas sexuales que promueven la gametogénesis (estrógeno en las hembras y andrógenos, en especial, testosterona, en los machos).
- 2. En los ciclos estrales, que se producen en la mayoría de los mamíferos hembra, el endometrio se reabsorbe (en lugar de desprenderse) si no se produce la fecundación. Los ciclos estrales suelen producirse solo una o algunas veces por año y, por lo general, la hembra solo puede copular durante el intervalo cercano a la ovulación. Los ciclos menstruales solo se desarrollan en los seres humanos y en algunos otros primates.
- Las hormonas producidas en el ciclo ovárico controlan el ciclo uterino (fig. 46-13). Además, la gestación (la implantación en el útero) inhibe el ciclo ovárico.
- La ovulación se desencadena cuando se produce un pico de LH. La influencia de un nivel creciente de estrógeno sobre la GnRH estimula la secreción de LH.

Evaluación de conceptos 46-5

1. El embrión es un blastocisto, que corresponde a una "pelota" de células con una cavidad.

2. El embrión temprano secreta HCG que estimula al cuerpo lúteo para que sintetice progesterona, que, a su vez, ayuda a mantener el embarazo. Sin embargo, durante el segundo trimestre, el cuerpo lúteo se desintegra y la placenta toma el control total de la producción de progesterona.

3. La vasectomía, las mujeres.

 Porque en todos los casos en que se emplea FIV, el embrión crece y se desarrolla en el útero de una mujer.

Autoevaluación

1. d 2. b 3. a 4.b 5. c 6. a 7. a 8. a 9. d 10. b

CAPÍTULO 47

Evaluación de conceptos 47-1

- * 1. El aumento del Ca²* produciría la fusión de los gránulos corticales con la membrana plasmática, por lo cual liberarían su contenido y determinarían el desarrollo de una cubierta de fecundación, incluso aunque no penetre un espermatozoide. Esto impediría la fecundación.
- 2. Durante el estadio de segmentación en las ranas y muchos otros animales, el ciclo celular se modifica de manera que carece de G₁ y G₂, que son las fases de crecimiento. Como consecuencia, las divisiones iniciales de la segmentación dividen el citoplasma del cigoto en muchas células más pequeñas; esto implica que el tamaño del embrión no se modifique.
- 3. La gastrulación organiza las células del embrión en tres capas de tejidos: el ectodermo en el exterior, el endodermo en el interior y el mesodermo

entre ellas.

4. La gastrulación consiste en la redistribución global de las células en el embrión para producir tres capas de tejidos. La organogénesis implica cambios en la posición y la forma de las células.

Evaluación de conceptos 47-2

- Los microtúbulos se alargan y esto prolonga uno de los ejes de la célula, a la vez que se contraen los microfilamentos orientados en sentido transversal en un extremo de la célula para determinar el extremo más pequeño y la forma celular cuneiforme.
- Las células de la notocorda migran hacia la línea media del embrión y se redistribuyen de manera que queden menos células a través de la notocorda, que, en consecuencia, se alarga (fig. 47-20).

Evaluación de conceptos 47-3

- 1. Una vez que se especifican los dos primeros ejes, el tercero se determina de forma automática (piense en su propio cuerpo: si sabe dónde están la cabeza y la cola y sus lados derecho e izquierdo, podrá determinar automáticamente las caras anterior y posterior).
- Es probable que no se forme un segundo embrión porque las células de la gástrula tardía, incluidas las células ventrales, ya están determinadas y no pueden cambiar su destino, incluso aunque esté presente un organizador.
- Se podría desarrollar un segundo embrión porque la inhibición de la actividad de BMP-4 ejercería el mismo efecto que el trasplante de un organizador.

Autoevaluación

1. a	2. b	3. e	4. c	5. a
6. c	7. b	8. c	9. e	10. d

CAPÍTULO 48

Evaluación de conceptos 48-1

- (a) Neurona sensitiva → interneurona → neurona motora (b) Interneurona.
- 2. Que transmita información, ya que el axón transmite desde el cuerpo celular.
- 3. Los axones en del SNC no tendrían vainas de mielina

Evaluación de conceptos 48-2

- 1. $E_X = 62 \text{ mV} \log (10/100) = -62 \text{ mV}.$
- 2. Una disminución en la permeabilidad al K⁺, un aumento en la permeabilidad al Na⁺ o ambos.
- Los canales iónicos regulados por ligando se abren cuando una sustancia química específica se une al canal, mientras que los canales iónicos regulados por voltaje se abren cuando el potencial de membrana cambia.

Evaluación de conceptos 48-3

- Un potencial graduado tiene una magnitud que varía con la fuerza del estímulo, mientras que un potencial de acción tiene una magnitud todo o nada que es independiente de la fuerza del estímulo.
- 2. La frecuencia máxima disminuiría.
- 3. c, a, b

Evaluación de conceptos 48-4

 Las más afectadas sertan las sinapsis químicas porque requieren la entrada de Ca²⁺ en la terminación sináptica para la liberación del neurotransmisor.

- 2. Estos tóxicos prolongarían los PPSE que produce la acetilcolina.
- Se puede unir a diferentes tipos de receptores, y cada uno de ellos desencadena una respuesta específica en las células postsinápticas.

Evaluación de conceptos 48-5

- 1. La división simpática, que media la respuesta de "lucha o huida" en situaciones de estrés.
- Las funciones incluyen controlar la respiración, la actividad del corazón y los vasos sanguíneos, la deglución, los vómitos y la digestión y coordinar los movimientos corporales a gran escala, como caminar.
- 3. Una parte de la formación reticular, el sistema activador reticular, actúa como filtro sensitivo, seleccionando qué información alcanza la corteza cerebral. El tálamo selecciona la información proveniente de todos los sentidos y la envía a los centros cerebrales apropiados para su procesamiento posterior.

Evaluación de conceptos 48-6

- Más neuronas sensitivas inervan la mano que el cuello. Esta conclusión se basa en el hecho de que la superficie cortical dedicada a la mano es más grande que la dedicada al cuello.
- 2. Cada hemisferio cerebral se especializa en diferentes partes de esta tarea: el derecho, en el reconocimiento de rostros y el izquierdo, en el lenguaje. Sin el cuerpo calloso intacto, ninguno de los hemisferios puede aprovechar las capacidades de procesamiento del otro.
- 3. El área de Broca, que está activa durante la generación de la palabra, se localiza cerca de la parte de la corteza motora primaria que controla los músculos del rostro. El área de Wernicke, que está activa cuando se oye la palabra, se localiza cerca de la parte del lóbulo temporal que participa en la audición.
- 4. Directa: el receptor es parte de un canal iónico; cuando se une el glutamato, el Ca²⁺ se difunde a través del canal. Indirecta: el influjo de Ca²⁺ a través del canal activa las vías de transducción de señales que producen cambios de largo plazo.

Evaluación de conceptos 48-7

- 1. Sin receptores Netrín-1, los axones de las interneuronas no serían atraídos hacia la placa del suelo y podrían crecer de forma aleatoria a través de la médula espinal. Sin receptores Slit, los axones no serían rechazados por la placa del suelo y podrían crecer hacia atrás atravesando la línea media.
- 2. En las tres enfermedades, los gemelos idénticos tienen una posibilidad de alrededor del 50% de compartir la enfermedad, lo que implica que los componentes genéticos y ambientales tienen una importancia casi igual. Además, existen pruebas de que el estrés puede ser un factor ambiental en el trastorno bipolar y la depresión mayor.
- Ambas son enfermedades cerebrales progresivas cuyo riesgo aumenta con la edad. Ambas son resultado de la muerte de neuronas cerebrales y se asocian con la acumulación de agregados de péptidos o proteínas.

Autoevaluación

		N.A.		
1. c	2. b	3. c	4. a	5. c
6. a	7. d	8. d	9. b	10. e

CAPÍTULO 49

Evaluación de conceptos 49-1

- 1. Porque bloquean las sensaciones transmitidas por las neuronas sensitivas que establecen sinapsis con receptores. Las neuronas sensitivas que son receptores (como los receptores de estiramiento) transmiten sensaciones sin una sinapsis de modo que no resultan afectadas por estos fármacos.
- 2. Se afectarán primero el dolor y el tacto leve porque afectan a receptores de la epidermis. Los sentidos relacionados con el movimiento del pelo, la presión fuerte y las vibraciones se afectan al final o no se afectan porque implican a receptores de la profundidad de la dermis.

Evaluación de conceptos 49-2

- Los estatocistos detectan la orientación del animal con respecto a la gravedad y proporcionan información que es esencial en ambientes de este tipo, donde las señales luminosas están ausentes.
- 2. El estribo y los otros huesos del oído medio transmiten vibraciones desde la membrana timpánica hasta la ventana oval. La fusión de estos huesos bloquea esa transmisión, lo que produce hipoacusia.
- 3. Como un sonido que cambia gradualmente de muy grave a muy agudo.

Evaluación de conceptos 49-3

- 1. Cuando una mosca camina sobre un objeto, las sensilas gustativas de las patas determinan si el objeto contiene moléculas relacionadas con el alimento, como por ejemplo azúcares. Las sensilas del aparato bucal también detectan estas moléculas cuando la mosca comienza a alimentarse.
- 2. Ambos quimiorreceptores tienen proteínas receptoras en su membrana plasmática que se unen a ciertas sustancias, lo que conduce a la despolarización de la membrana a través de una vía de transducción de señales que afecta al cAMP. En los quimiorreceptores gustativos para el sabor dulce, la despolarización desencadena la liberación de neurotransmisores; en los quimiorreceptores olfatorios desencadena la producción de potenciales de acción.

Evaluación de conceptos 49-4

- 1. Las planarias tienen ocelos que no pueden formar imágenes, pero pueden detectar la intensidad y la dirección de la luz, lo que proporciona información suficiente para permitir que los animales encuentren protección en lugares con sombra. Las moscas tienen ojos compuestos que forman imágenes y sobresalen en la detección del movimiento; ambas son adaptaciones para comportamientos más activos, incluido el vuelo.
- La persona podría enfocar objetos distantes pero no próximos (sin lentes) porque el enfoque cercano requiere que el cristalino se vuelva casi esférico.
- 3. Cuando el fotorreceptor se ilumina, se hiperpolariza y detiene su liberación de glutamato. Si las células bipolares con las cuales establece sinapsis son hiperpolarizadas por el glutamato, se despolarizan en la luz y liberan más neurotransmisor. Si ese neurotransmisor es excitatorio, las células ganglionares con las cuales establece sinapsis producen potenciales de acción con mayor frecuencia.

Evaluación de conceptos 49-5

- El gusano de tierra alargaría cada segmento del cuerpo contrayendo todos sus músculos circulares y relajando todos sus músculos longitudinales.
- 2. El exoesqueleto en sus superficies de agarre está endurecido con sales de calcio y con compuestos orgánicos que forman enlaces cruzados con proteínas. El exoesqueleto en sus articulaciones carece de estos compuestos y de sales y, en consecuencia es flexible.
- 3. La articulación troclear entre el húmero y el cúbito permite que el cúbito y el radio se muevan hacia el húmero o se alejen de él en un solo plano. La articulación trocoide entre el cúbito y el radio permite la rotación del radio.

Evaluación de conceptos 49-6

- 1. Durante la contracción, las líneas Z, que marcan los extremos de un sarcómero, se aproximan; la banda A, que marca la longitud de los filamentos gruesos, mantiene la misma longitud; por último, tanto la banda I, que sólo contiene filamentos delgados, como la zona H, que sólo contiene filamentos gruesos, se retraen.
- Un mecanismo que determina que todas las neuronas motoras que inervan el músculo generen potenciales de acción con una frecuencia suficientemente alta como para producir tétanos en todas las fibras musculares.
- 3. En una fibra de músculo esquelético, los iones calcio se unen al complejo troponina, que aleja la tropomiosina de los sitios de unión a la miosina sobre la actina y permite que se formen puentes cruzados. En una célula de músculo liso, los iones calcio se unen a la calmodulina, que activa a una enzima que fosforila la cabeza de miosina.

Evaluación de conceptos 49-7

- 1. El problema principal en la natación es la resistencia aerodinámica; un cuerpo fusiforme la minimiza. El problema principal en el vuelo es superar la gravedad; las alas con forma similar a planos aerodinámicos proporcionan la elevación y las adaptaciones como los huesos llenos de aire reducen la masa corporal.
- 2. Un animal volador de 1 g

Autoevaluación

1. e	2. d	3. b	4. a	5. c
6. e	7. b	8. d	9. c	10. b

CAPÍTULO 50

Evaluación de conceptos 50-1

- 1. La ecología es el estudio científico de las interacciones entre los organismos y su medio ambiente; el ambientalismo es la protección del medio ambiente. La ecología proporciona las bases científicas que proveen la información necesaria para poder tomar decisiones en relación con temas ambientales.
- 2. Las interacciones en la escala de tiempo ecológica que afectan la supervivencia o la reproducción de los organismos pueden producir cambios en el conjunto de genes de la población y, en definitiva, provocar modificaciones en la población en una escala de tiempo evolutiva.
- 3. a. Ecología poblacional; b. Ecología de la comunidad

Evaluación de conceptos 50-2

- a. Los seres humanos podrían trasplantar una especie en un área a la que no podría llegar debido a la presencia de una barrera geográfica (cambio de dispersión).
 b. Los seres humanos podrían cambiar las interacciones bióticas que desarrolla una especie al eliminar un predador, como por ejemplo el erizo de mar, de un área determinada
- 2. El calentamiento solar desigual de la superficie terrestre produce variaciones en la temperatura entre los trópicos más cálidos y las regiones polares más frías e influye sobre el movimiento de las masas de aire, lo que determina la distribución de la humedad en las diferentes altitudes

Evaluación de conceptos 50-3

- En los lagos oligotróficos, porque tienden a tener escasa cantidad de nutrientes y una concentración elevada de oxígeno.
- La zona béntica se encuentra debajo de la zona fótica, de manera que el agua está a demasiada profundidad para que llegue suficiente luz para permitir el desarrollo de organismos que realizan fotosíntesis en el fondo.

Evaluación de conceptos 50-4

- 1. El promedio de temperatura en los desiertos es más elevado.
- 2. Las respuestas varían de acuerdo con la localización, pero deben basarse en la información y los mapas de la figura 50-19. El grado de alteración de su área local en relación con su estado natural influirá sobre las características que refleje de su bioma, en particular la presencia de las plantas y los animales esperados.

Autoevaluación

1. c	2. c	3. d	4. a	5. d
6. b	7. d	8. d	9. e	10. a

CAPÍTULO 51

Evaluación de conceptos 51-1

- 1. Respuesta de muestra: ¿Cómo produce el sonido la ardilla (próxima)? ¿El comportamiento cambia durante el desarrollo de la ardilla (próxima)? ¿Emite otra especie de ardilla relacionada sonidos similares (final)? ¿Cómo afecta el sonido la aptitud reproductiva de la ardilla (final)?
- 2. Es un ejemplo de un patrón de acción fija. La explicación próxima podría ser que el movimiento delicado para recuperar el huevo depende del estímulo señal de un objeto situado fuera del nido y el comportamiento debe completarse una vez que se inició. La explicación final podría ser que el hecho de que los huevos permanezcan en el nido aumenta la probabilidad de producir descendientes sanos.

Evaluación de conceptos 51-2

- Todas las conductas reciben tanto influencias de la "naturaleza" (genes) como de la "crianza" (ambiente), aunque algunas conductas presentan componentes genéticos o ambientales más intensos.
- Respuesta de muestra: en el ejemplo de la crisopa verde, los investigadores aislaron descendientes híbridos de dos crisopas que producían canciones distintas para eliminar el componente ambiental (de aprendizaje) y demostrar la base genética de la canción en el híbrido.

Evaluación de conceptos 51-3

- Si se emplean reglas generales para aprender las relaciones espaciales, se reducen los detalles que deben memorizarse para volver a localizar objetos importantes.
- 2. La dieta (como por ejemplo, en el caso de *D. mojavensis*, en el que la elección de la pareja realizada por las hembras depende del medio en el que se alimentan las larvas), el ambiente social (como en el estudio de la conducta agresiva, en el que ratones criados por padres sustitutos adoptan algunas conductas de la especie de los padres sustitutos) y el aprendizaje (en el que los animales modifican su conducta en función de experiencias específicas).
- 3. La selección natural tendería a favorecer la convergencia en el patrón de colores debido a que cuando un depredador aprenda a asociar un patrón particular con una picadura o un sabor desagradable, evitará a otros individuos con el mismo patrón de colores, independientemente de la especie.

Evaluación de conceptos 51-4

- Dado que esta variación geográfica se asocia con diferencias en la disponibilidad de presas en los dos ambientes donde viven las culebras podríamos pensar que las serpientes con características que les permiten alimentarse de gran cantidad de presas en su ambiente local logran mayor supervivencia y éxito reproductivo y, por tanto, la selección natural habría participado en las conductas de forrajeo divergentes.
- Para demostrar que sus diferencias en la agresividad se deben a la diversidad genética entre las poblaciones.
- 3. Berthold y col. llegaron a la conclusión de que la orientación de la migración en las currucas capirotadas posee una base genética porque la progenie de las aves procedentes de Gran Bretaña y de Alemania que nació en el laboratorio mostró diferencias en las orientaciones migratorias. Además, las currucas capirotadas que migran hacia el oeste parecen haber surgido hace alrededor de 50 años.

Evaluación de conceptos 51-5

- 1. La certeza de la paternidad es mayor con la fecundación externa.
- 2. La teoría del forrajeo óptimo predice que el venado cola negra o bura forrajea de una forma que
 incorpora el riesgo de depredación de la misma
 manera que el beneficio de la disponibilidad de
 alimentos. Esto explica la razón por la cual pese
 a que los alimentos son un poco menos abundantes en las áreas abiertas que en los bordes o
 en el interior de la selva, el venado bura se alimenta con mayor frecuencia en las áreas abiertas, donde el riesgo de ser devorado por los leones de montaña es significativamente menor.
- 3. Si la hembra elige una pareja sana, aumenta la probabilidad de que su progenie herede algunos de estos genes sanos y de esta manera pueda sobrevivir y reproducirse además de favorecer a la especie cuando sus hijos sean elegidos por hembras en la siguiente generación.

Evaluación de conceptos 51-6

- El aumento del éxito reproductivo en individuos relacionados que comparten muchos genes con el individuo altruista, incluso genes asociados con el altruismo.
- 2. El altruismo recíproco, esto es, el intercambio de

conductas útiles por comportamientos similares en el futuro, puede explicar las conductas cooperativas entre animales no relacionados, aunque, a menudo, el comportamiento también produce algún beneficio para el benefactor.

3. Sí, porque la conducta de los padres de estos ratones cambia el comportamiento paterno futuro de la progenie y, entonces, las modificaciones en la conducta producidas por el intercambio de padres podrían transmitirse a través de la herencia cultural.

Autoevaluación

1. d	2. d	3. d	4. a	5. c
6. a	7. d	8. c	9. b	10. c

CAPÍTULO 52

Evaluación de conceptos 52-1

- 1. Las especies territoriales suelen tener un patrón de dispersión uniforme porque las interacciones entre los individuos mantienen un espacio constante entre ellos. Las especies que viven en bandadas suelen formar grupos porque la mayoría de los individuos vive en algún grupo (bandada o rebaño).
- 2. Una curva de supervivencia tipo III, porque es probable que sobrevivan muy pocas crías.
- 3. 0,5; se divide el número medio de hembras en una camada por el tamaño medio de las camadas en cada grupo etario cuando se produce la reproducción y se obtiene un promedio.

Evaluación de conceptos 52-2

1. La corriente constante proveniente del manantial. Cuando las condiciones físicas son más constantes y las poblaciones son más estables (tienen más probabilidades de competir por los recursos), las crías más grandes y con mayor cantidad de provisiones adecuadas tienen más probabilidades de sobrevivir.

Evaluación de conceptos 52-3

- 1. Aunque r_{max} es constante, N (el tamaño de la población) aumenta. Si se aplica r_{max} a un N cada vez mayor, el crecimiento de la población $(r_{max}N)$ aumenta de forma aguda y produce una curva en forma de J.
- 2. En la isla nueva. Las primeras plantas que hallaron un ambiente adecuado en la isla poseen gran cantidad de espacio, nutrientes y luz. En la selva tropical, la competencia entre las plantas para obtener recursos es intensa.

Evaluación de conceptos 52-4

1. Cuando N (tamaño de la población) es pequeño, relativamente pocos individuos tienen descendencia. Cuando N es grande, cerca de la capacidad de carga, el crecimiento por cabeza es relativamente escaso porque está limitado por la disponibilidad de recursos. La parte más aguda de la curva de crecimiento logístico representa una población con bastantes individuos en vías de reproducción pero que no han alcanzado aún la capacidad de carga.

Evaluación de conceptos 52-5

1. La competencia por los recursos y el espacio pueden ejercer impactos negativos sobre el crecimiento de la población, al limitar el rendimiento reproductivo. Las enfermedades que se transmiten con mayor facilidad en las poblaciones con mayor densidad pueden ejercer una retroalimentación negativa sobre el aumento del tamaño de las mismas. Algunos depredadores se alimentan, principalmente, de especies con mayor densidad poblacional porque son más fáciles de hallar que los miembros de poblaciones de presas menos abundantes. En las poblaciones con mayor densidad se pueden acumular desechos metabólicos tóxicos que pueden envenenar a los individuos.

Evaluación de conceptos 52-6

- 1. Una distribución etaria con base amplia, con una cantidad desproporcionada de jóvenes, determina un crecimiento continuo de la población cuando estos individuos comienzan a reproducirse. En cambio, una distribución etaria distribuida de forma más regular predice un tamaño de población más estable.
- 2. La capacidad de carga es la cantidad sustentable de personas que pueden mantenerse con los recursos disponibles de un país. La capacidad ecológica es la verdadera base de recursos del país, medida en hectáreas por persona. La huella ecológica es el consumo real de recursos del país, que también se expresa en hectáreas por persona. Un país supera su capacidad de carga si su huella es mayor que su capacidad ecológica.

Autoevaluación

1. c	2. c	3. c	4. d	5. b
6. e	7. c	8. d	9. c	10. d

CAPÍTULO 53

Evaluación de conceptos 53-1

- 1. La competencia interespecífica tiene efectos negativos sobre ambas especies (-/-). En la predación, la población predadora se beneficia a expensas de la población presa (+/-). El mutualismo es una simbiosis en la que ambas especies se benefician (+/+).
- 2. Una de las especies competidoras se extinguirá localmente, porque el competidor más eficiente tendrá más éxito reproductivo.
- 3. No. La coevolución implica respuestas adaptativas de ambas especies entre sí. En el mimetismo batesiano, la especie modelo no se adapta a los cambios de la especie mimetizada.

Evaluación de conceptos 53-2

- 1. La riqueza de especies es el número de especies de una comunidad. La abundancia relativa es la proporción de la comunidad representada por las distintas especies. En comparación con una comunidad que tiene una proporción alta de una especie, una comunidad con proporciones más parecidas se considera más diversa. La mayor riqueza de especies y la distribución más similar de la abundancia de las mismas contribuyen a una mayor diversidad de especies.
- 2. La hipótesis energética sugiere que la longitud de una cadena alimentaria está limitada por la ineficiencia de la transferencia de energía a lo largo de la misma. La hipótesis de estabilidad dinámica propone que las cadenas alimentarias largas son menos estables que las cadenas cortas. La hipótesis energética predice que las cadenas alimentarias serán más largas en hábitats con mayor productividad primaria. La hipótesis de estabilidad dinámica predice que las cadenas alimentarias serán más largas en ambientes más predecibles.

3. La especie dominante ejerce mayor efecto sobre la comunidad debido a su abundancia o a su mayor biomasa. Las especies clave ejercen un fuerte control sobre la estructura de la comunidad debido a su papel ecológico.

4. En el control descendente, los organismos consumidores controlan la estructura de la comunidad, en particular, la abundancia de productores primarios. En el control ascendente, los factores ambientales, como los nutrientes y la humedad, controlan a los productores primarios.

Evaluación de conceptos 53-3

- 1. Los niveles altos de perturbación son tan dañinos que eliminan muchas especies de la comunidad, que queda dominada por pocas especies tolerantes. Los niveles bajos de perturbación permiten que las especies que son competitivas y dominantes excluyan a las otras de la comunidad. En cambio, un nivel moderado de perturbación puede facilitar la coexistencia de más especies en una comunidad porque evita que las especies que son competitivas y dominantes se vuelvan abundantes y eliminen a otras especies de la comunidad.
- 2. En la sucesión primaria hay ausencia de suelo inicial. Al comienzo de la sucesión secundaria existe suelo.
- 3. Las primeras especies de la sucesión pueden facilitar la llegada de nuevas especies de muchas maneras, entre ellas, aumentando la fecundidad o la capacidad de retener agua del suelo o protegiendo a las semillas del viento y de la luz solar intensa.

Evaluación de conceptos 53-4

- 1. Una zona más extensa tendrá mayor número de especies porque incluirá una mayor diversidad de hábitats.
- 2. Los ecólogos proponen que la mayor riqueza de especies de las zonas tropicales se debe a su historia evolutiva más larga y a que reciben mayor cantidad de energía solar y de agua.
- 3. La inmigración de especies hacia las islas disminuye con la distancia de ésta al continente y aumenta con la superficie de la isla. La extinción de especies es menor en islas más grandes y en islas menos aisladas. El número de especies en una isla está determinado por la diferencia entre las tasas de inmigración y de extinción. Por lo tanto, el número de especies será mayor en las islas más grandes cercanas al continente y menor en islas pequeñas alejadas del continente.

Evaluación de conceptos 53-5

1. La hipótesis individualista de la comunidad propone que las comunidades son una combinación de especies distribuidas en forma independiente unas de otras a lo largo de gradientes ambientales. Esta hipótesis se relaciona con el modelo de redundancia, más reciente, que propone que la mayoría de las especies de una comunidad no están estrechamente asociadas entre sí. La hipótesis integrada propone que las comunidades son uniones de especies interdependientes muy integradas entre sí. Esta idea se retoma en el modelo de remache.

Autoevaluación

1. c	2. d	3. b	4. c	5. d
6. c	7. b	8. d	9. b	10. c

CAPÍTULO 54

Evaluación de conceptos 54-1

- 1. La energía pasa (fluye) a través del ecosistema, ingresa como luz solar, se desplaza como transferencia de energía química en la cadena alimentaria y sale del ecosistema como calor. No se recicla dentro del ecosistema.
- 2. La segunda ley establece que en cualquier transferencia o transformación de energía, parte de la energía se disipa al medio ambiente en forma de calor. Este "escape" de energía de un ecosistema se compensa por el influjo continuo de radiación solar, de lo contrario, la energía del ecosistema se agotaría.
- 3. Los detritívoros son esenciales para el reciclaje de los nutrientes porque descomponen las sustancias orgánicas y devuelven elementos químicos vitales al ambiente en forma de sustancias inorgánicas. Son también eslabones clave entre los productores primarios y los consumidores.

Evaluación de conceptos 54-2

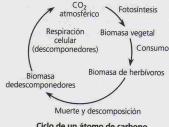
- 1. Solo una pequeña fracción de la radiación solar impacta en los organismos fotosintéticos, y solo una parte de esa fracción tiene una longitud de onda adecuada para la fotosíntesis. De esa radiación, solo una parte se convierte en energía química por acción de los organismos fotosintéti-
- 2. Manipulando los factores de interés, como la disponibilidad de la luz, la disponibilidad de los nutrientes o de la humedad del suelo, y registrando las respuestas de los productores prima-
- 3. Porque el océano abierto cubre una gran proporción de la superficie de la Tierra
- 4. La producción primaria neta refleja la pérdida de sustancias orgánicas debido a la respiración celular de los productores primarios.

Evaluación de conceptos 54-3

- 1. 20 J; 40%
- 2. Los organismos descomponedores (detritívoros) consumen la mayor parte de lo que dejan los
- 3. En la mayoría de los ecosistemas, los mayores productores representan la mayor parte de la biomasa, como en el caso de las plantas en los ecosistemas terrestres. Sin embargo, en algunos ecosistemas, como los ecosistemas acuáticos mantenidos por el fitoplancton que se reproduce rápidamente, una cosecha en pie relativamente pequeña de productores primarios puede mantener a una biomasa mucho mayor de consumidores primarios. En estos casos, la pirámide de biomasa es mayor en su cima, mientras que la pirámide de producción es mayor en su base.

Evaluación de conceptos 54-4

1. Para el ciclo del carbono, por ejemplo:



Ciclo de un átomo de carbono

Evaluación de conceptos 54-5

- 1. El agregado de nutrientes produce un aumento explosivo de la población de algas y de organismos que se alimentan de ellas. El aumento de la respiración por las algas, los consumidores y los detritívoros produce una disminución del oxígeno del lago, necesario para la supervivencia de los peces.
- 2. Al no haber árboles que asimilen minerales del suelo para su crecimiento, los minerales drenan hacia los recursos de agua cercanos y los contaminan.
- 3. De niveles tróficos inferiores, porque la magnificación biológica aumenta la concentración de tóxicos en los niveles superiores.
- 4. El deshielo de estos sólidos congelados podría producir la descomposición de las sustancias orgánicas, lo que llevaría a un aumento del dióxido de carbono en la atmósfera.

Autoevaluación

1.c	2.e	3.d	4.e	5.d
6.a	7.b	8.c	9.d	10.c

CAPÍTULO 55

Evaluación de conceptos 55-1

1. Además de la desaparición de especies, la crisis de biodiversidad comprende la pérdida de diversidad genética en las poblaciones y las especies, y la degradación de ecosistemas enteros.

- 2. La destrucción del hábitat, como la deforestación, la canalización de ríos o la conversión de ecosistemas naturales para la agricultura o el desarrollo de ciudades, despoja a las especies de lugares de residencia. Las especies introducidas, que son transportadas por los seres humanos a regiones fuera de su hábitat original, donde no son controladas por sus patógenos o depredadores nativos, a menudo, reducen los tamaños de las poblaciones de especies nativas como consecuencia de la competencia y la depredación. La sobreexplotación redujo las poblaciones de plantas y animales o las condujo a la extinción. La alteración de las redes de interacción, como las alimenticias o de mutualismo, amenaza a las especies que dependen de interacciones, como la polinización, para su supervivencia.
- 3. Los beneficios de la biodiversidad para los seres humanos comprenden el empleo potencial de la diversidad genética para mejorar las calidades de los cultivos; la capacidad de las especies amenazadas de proporcionar alimento, fibras o fármacos para el consumo humano y los servicios del ecosistema.

Evaluación de conceptos 55-2

- 1. La menor diversidad genética disminuye la capacidad de evolución de la población frente al
- 2. El enfoque de población pequeña se centra en las intervenciones que aumentan la diversidad genética en poblaciones pequeñas y en el incremento del tamaño efectivo de la población. El enfoque de población pequeña destaca la mejora de las condiciones ambientales, como la destrucción del hábitat, la contaminación o la sobreexplotación, que pueden ser la fuente de la disminución de la población.
- 3. El tamaño efectivo de una población casi siempre es menor que el tamaño total de la misma, porque el primero se basa sólo en la cantidad

de machos y hembras que realmente se reproducen.

Evaluación de conceptos 55-3

- 1. Un área pequeña que sostiene una cantidad excepcionalmente importante de especies endémicas, así como una cantidad desproporcionada de especies en peligro y amenazadas.
- 2. Las reservas biológicas pueden proporcionar recursos regulares de productos forestales, agua, energía hidroeléctrica, oportunidades educativas e ingresos del ecoturismo.
- 3. Los corredores de los hábitats pueden aumentar la tasa de movimiento entre parches de hábitat y, por tanto, la tasa del flujo genético entre poblaciones. Sin embargo, los corredores también pueden acelerar la transmisión de enfermedades en algunas especies en peligro.

Evaluación de conceptos 55-4

- En muchas situaciones, el daño ecológico es reversible, y los conceptos de ecología pueden utilizarse para acelerar la recuperación del ecosistema. Sin embargo, cada caso es único y los ecólogos de restauración deben continuar experimentando con soluciones mientras aplican lo que aprendieron de los éxitos y los fracasos.
- La biorremediación emplea organismos vivos, generalmente bacterias, hongos o plantas, para desintoxicar o eliminar contaminantes de los ecosistemas. El incremento biológico utiliza organismos, como plantas que fijan nitrógeno, para agregar materiales esenciales a los ecosistemas degradados.

Evaluación de conceptos 55-5

- 1. El desarrollo sostenible es un enfoque para el desarrollo que trabaja hacia la prosperidad a largo plazo de las sociedades humanas y de los ecosistemas que las sostienen, que requiere la vinculación de las ciencias biológicas con las ciencias sociales, la economía y las humanidades.
- 2. La biofilia, nuestro sentido de conexión con la naturaleza y otras formas de vida, puede servir como motivación importante para el desarrollo de una ética ambiental que decide no permitir la extinción de especies ni la destrucción de ecosistemas. Esta ética es necesaria si queremos ser guardianes atentos y eficaces del ambiente.

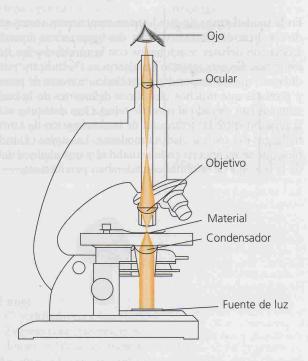
Autoevaluación

1. c	2. b	3. d	4. d	5. d
≈ 6. e	7. b	8. c	9. a	10. b

apéndice BEI sistema métrico

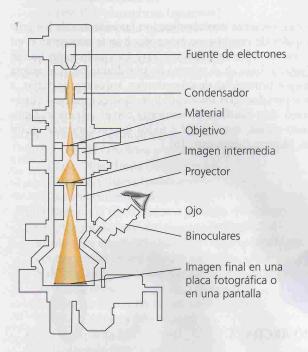
Medida	Unidad y abreviatura	Equivalente métrico	Factor de conversión entre el sistema métrico y el inglés	Factor de conversión entre el sistema inglés y el métrico
Longitud	1 kilómetro (km) 1 metro (m)	= 1 000 (10³) metros = 100 (10²) centímetros = 1 000 milímetros	1 km = 0,62 milla 1 m = 1,09 yarda 1 m = 3,28 pies 1 m = 39,37 pulgadas	1 milla = 1,61 km 1 yarda = 0,914 m 1 pie = 0,305 m
	1 centímetro (cm)	= 0,01 (10 ⁻²) metros	1 cm = 0,394 pulgada	1 pie = 30,5 cm 1 pulgada = 2,54 cm
	1 milímetro (mm) 1 micrómetro (µm) (antes denominado micrón, µ) 1 nanómetro (nm) (antes denominado milimicrón, mµ)	= 0,001 (10 ⁻³) metros = 10 ⁻⁶ metros (10 ⁻³ mm) = 10 ⁻⁹ metros (10 ⁻³ μ m)	1 mm = 0,039 pulgada	
	l angstrom (Å)	= 10^{-10} metros (10^{-4} µm)	ne Siverginite Eviduacided	others dumpelve are little
Superficie	1 hectárea (ha) 1 metro cuadrado (m²)	= 10 000 metros cuadrados = 10 000 centímetros cuadrados	1 ha = 2,47 acres 1 m ² = 1,196 yarda cuadrada 1 m ² = 10,764 pulgadas cuadradas	1 acre = 0,405 ha 1 yarda cuadrada = 0,8361 m ²
	1 centímetro cuadrado (cm²)	= 100 milímetros cuadrados	$1 \text{ cm}^2 = 0.155 \text{ pulgadas cuadradas}$	1 pulgada cuadrada = 6,4516 cm
Masa	l tonelada métrica (t) l kilogramo (kg) l gramo (g)	= 1 000 kilogramos = 1 000 gramos = 1 000 miligramos	1 t = 1,103 tonelada 1 kg = 2,205 libras 1 g = 0,0353 onza 1 g = 15,432 granos	1 toneladas = 0,907 t 1 libra = 0,4536 kg 1 onza = 28,35 g
	1 miligramo (mg) 1 microgramo (µg)	= 10 ⁻³ gramos = 10 ⁻⁶ gramos	1 mg = aproximadamente 0,015 grano	
(sólidos)	1 metro cúbico (m³) 1 centímetro cúbico	= 1 000 000 centímetros cúbicos = 10-6 metros cúbicos	1 m ³ = 1,308 yarda cúbica 1 m ³ = 35,315 pies cúbicos 1 cm ³ = 0,061 pie cúbico	1 yarda cúbica = 0,7646 m³ 1 pie cúbico = 0,0283 m³ 1 pulgada cúbica = 16,387 cm³
	(cm³ o cc) 1 milímetro cúbico (mm³)	= 10 ⁻⁹ metros cúbicos (10 ⁻³ centímetros cúbicos)	d for although the second seco	
Volumen (líquidos y gases)	1 kilolitro (kL) 1 litro (L)	= 1 000 litros = 1 000 mililitros	1 kL = 264,17 galones 1 L = 0,264 galón 1 L = 1,057 cuarto de galón	1 galón = 3,785 L 1 cuarto de galón = 0,946 L
	1 mililitro (mL)	= 10 ⁻³ litros = 1 centímetro cúbico	1 mL = 0,034,onza fluida 1 mL = aproximadamente ¹ / ₄ cucharada de té 1 mL = aproximadamente	1 cuarto = 946 mL 1 pinta = 473 mL 1 onza fluida = 29,57 mL 1 cucharada de té = aproximada-
	1 microlitro (μL)	= 10 ⁻⁶ litros (10 ⁻³ mililitros)	15-16 gotas (gts.)	mente 5 mL
Tiempo		= 1/60 minutos = 10 ⁻³ segundos	The same of the sa	
Temperatura	Grados Celsius (°C) [El cero absoluto, que representa el cese del movimiento de todas las moléculas, es –273 °C. La escala Kelvin (K), que tiene la misma magnitud de grados que la escala Celsius, ubica su valor de cero en el cero absoluto. Por tanto, 0 °K = –273 °C.]	the best of the control of the contr	°F = 9/ ₅ °C + 32	°C = 5/ ₉ (°F – 32)

APENDICE Comparación entre el microscópio óptico y el microscópio electrónico



Microscopio óptico

En la microscopia óptica se enfoca la luz en el material a evaluar a través de un condensador de vidrio; luego la imagen se amplifica cuando atraviesa el objetivo y el ocular para proyectarse en el ojo o sobre una placa fotográfica.



Microscopio electrónico

En la microscopia electrónica se emplea un haz de electrones (en la parte superior del microscopio) en lugar de luz y electromagnetos en lugar de lentes de vidrio. El haz de electrones se enfoca sobre el material a estudiar a través de un condensador; la imagen se amplifica al atravesar el objetivo y el proyector para proyectarse en una pantalla o en una placa fotográfica.



APENDICE D Clasificación de la vida

Este apéndice presenta una clasificación taxonómica de los grupos principales de organismos existentes que se comentaron en este libro; no se incluyen todos los filos. La clasificación que se presenta aquí se basa en el sistema de tres dominios, que asigna los dos grupos principales de procariontes, arqueas y bacterias, a dominios separados (con los eucariontes que constituyen el tercer dominio). Esta clasificación contrasta con el sistema tradicional de cinco reinos, que agrupa a todos los procariontes en un solo reino, Monera (véase cap. 26).

En la unidad cinco de este libro se comentaron varios esquemas de clasificación alternativos. La desorganización taxonómica se asocia con debates relacionados con la cantidad y los límites de los reinos. En esta revisión los asteriscos (*) indican "reinos candidatos", que corresponden a los clados mayores de procariontes y protistas que muchos científicos defensores de la biología de sistemas han elevado al nivel de reino. Otro debate se asocia con la relación entre las jerarquías de la clasificación de Linneo y los hallazgos del análisis cladista moderno. Las dagas (†) indican los filos que se reconocen en la actualidad y que algunos defensores de la biología de sistemas consideraban parafiléticos.



DOMINIO ARCHAEA

- *Reino Euryarchaeota
- *Reino Crenarchaeota
- *Reino Korarchaeota
- *Reino Nanoarchaeota



DOMINIO BACTERIA

- *Reino Proteobacteria
- *Reino Bacteria Grampositivas
- *Reino Cyanobacteria
- *Reino Spirochetes
- *Reino Chlamydia



DOMINIO EUKARYA

El esquema de clasificación en cinco reinos une a todos los eucariontes denominados protistas en forma general en un solo reino, Protista. En este libro se adopta el argumento cladista que propone dividir a los protistas en varios "reinos candidatos" (*). Esta revisión también abarca algunos grupos de protistas de filogenia algo incierta (véase cap. 28).

- *Reino Parabasala (parabasálidos)
- *Reino Diplomonadida (diplomónadas)
- *Reino Euglenozoa

Filo Euglenophyta (euglénidos) Filo Kinetoplastida (cinetoplástidos)

*Reino Alveolata

Filo Dinoflagellata (dinoflagelados) Filo Apicomplexa (apicomplexos) Filo Ciliophora (ciliados) *Reino Stramenopila

Filo Phaeophyta (algas marrones)
Filo Oomycota (mohos acuáticos,
mohos mucilaginosos)
Filo Chrysophyta (algas doradas)
Filo Bacillariophyta (diatomeas)

- *Reino Rodophyta (algas rojas)
- *Reino Chlorophyta (algas verdes: clorofitos y carofíceas, que algunos biólogos ubican en la actualidad con las plantas en el reino Viridiplantae)

*Reino Amoebozoa

Filo Myxogastrida
(mohos del limo plasmodios)
Filo Dictyostelida
(mohos mucosos celulares)
Filo Gymnamoeba
(gimnamebas o "amebas desnudas")
Filo Entamoeba (entamoebas)

Protistas con afinidades filogenéticas no tan seguras: Filo Radiolaria (radiolarios) Filo Foraminifera (foraminíferos)



Reino Plantae

Filo Hepatophyta (hepáticas) Filo Anthocerophyta (antoceros) Filo Bryophyta (musgos)

Filo Lycophyta (licofitos)

Filo Pterophyta (helechos, cola de caballo, helechos en cepillo)

Filo Ginkgophyta (ginkgo)

Filo Cycadophyta (cícadas)

Filo Gnetophyta (gnetáceas)

Filo Coniferophyta (coniferas) Filo Anthophyta (plantas

fanerógamas)

Briofitas (plantas no vasculares)

Plantas vasculares sin semillas

Gimnospermas

con semillas Angiospermas

Plantas



Reino Fungi

†Filo Chytridiomycota (quitridios) †Filo Zygomycota (zigomicetos) Filo Glomeromycota (glomeromicetos) Filo Ascomycota (hongos con forma de saco) Filo Basidiomycota (hongos en form de clava)



Reino Animalia

†Filo Porifera (esponjas) Filo Cnidaria (cnidarios)

Clase Hydrozoa (hidrozoos)

Clase Scyphozoa (medusas)

Clase Cubozoa (cubomedusas y avispa de mar)

Clase Anthozoa (anémonas de mar y la mayoría de los corales)

Filo Placozoa (placozoos)

Filo Kinorhyncha (quinorrincos)

Filo Platyhelminthes (platelmintos)

Clase Turbellaria (gusanos planos de vida libre)

Clase Trematoda (trematodos)

Clase Monogenea (monogéneos)

Clase Cestoda (tenias)

Filo Nemertea (gusanos proboscidios)

Filo Ectoprocta (ectoproctos)

Filo Phoronida (foronídeos)

Lofoforados Filo Brachiopoda (braquiópodos)

Filo Rotifera (rotiferos)

Filo Mollusca (moluscos)

Clase Polyplacophora (quitones)

Clase Gastropoda (gasterópodos)

Clase Bivalvia (moluscos bivalvos)

Clase Cephalopoda (cefalópodos)

Filo Acanthocephala (acantocéfalos o gusanos de cabeza espinosa)

Filo Ctenophora (ctenóforos)

Filo Loricifera (loriciferos)

Filo Priapula (priapúlidos)

Filo Annelida (anélidos o gusanos segmentados)

Clase Oligochaeta (oligoquetos)

Clase Polychaeta (poliquetos)

Clase Hirudinea (sanguijuelas)

Filo Nematoda (nematodos o gusanos redondos)

Filo Arthropoda (esta clasificación agrupa a los

artrópodos en un solo filo, pero algunos zoólogos

contemporáneos los dividen en varios filos)

Subfilo Cheliceriformes (cangrejos herradura, arácnidos)

Subfilo Myriapoda (milpiés, cienpiés)

Subfilo Hexapoda (insectos, colémbolos)

Subfilo Crustacea (crustáceos)

Filo Cycliophora (cicliofóros)

Filo Tardigrada (tardígrados)

Filo Onycophora (peripatos)

Filo Hemichordata (hemicordados)

Filo Equinodermata (equinodermos)

Clase Asteroidea (estrellas de mar)

Clase Ophiuroidea (ofiuros)

Clase Echinoidea (erizos de mar y dolar de arena o galletas de mar)

Clase Crinoidea (lirios de mar)

Clase Concentricycloidea (margaritas de mar)

Clase Holothuroidea (pepinos de mar)

Filo Chordata (cordados)

Subfilo Urochordata (urocordados: tunicados)

Subfilo Cephalochordata (cefalocordados: anfioxos)

Subfilo Craniata (craneados)

Clase Myxini (mixinoideos o mixinos)

Clase Cephalaspidomorphi (lampreas)

Clase Chondrichthyes (tiburones, rayas,

quimeras)

Clase Actinopterygii (peces de aleta radiada)

Clase Actinistia (celecantos)

Clase Dipnoi (peces pulmonados)

Clase Amphibia (anfibios)

Clase Reptilia (tuátara, lagartos, víboras,

tortugas, cocodrilos, aves)

Clase Mammalia (mamíferos)

Vertebrados

Créditos

Esta sección es una continuación de la página de copyright.

CRÉDITOS DE LAS FOTOGRAFÍAS Imagen de la tapa Linda Broadoot

Entrevistas en el inicio de las Unidades

Unidad I Paul Ossa, Benjamin Cummings Publishing; Unidad II Sam Kittner; Unidad III Justin Allardyce Knight; Unidad IV Angela Elbern, Benjamin Cummings Publishing; Unidad V Lee W Wilcox, Benjamin Cummings Publishing; Unidad VI Steve Walag, Benjamin Cummings Publishing; Unidad VII Les Todd, Duke University Photography; Unidad VIII John Sherman, Benjamin Cummings Publishing

Contenido

p. xxv Wolfgang Kaehler/Liaison; p. xxvi Boehringer Ingelheim International GmbH, photo Lennart Nilsson/Albert Bonniers Forlag AB, The Body Victorious Delacorte Press, Dell Publishing Co., Inc.; p. xxviii Andrew Syred/Photo Researchers; p. xxxi Steve P Hopkin/Taxi; p. xxxii Garry McCarthy; p. xxxv Robert Holmes/CORBIS; p. xxxvi Dave Watts/NHPA/Photo Researchers; p. xxxix Gerry Ellis/Minden Pictures

Capítulo 1

1-1 Linda Broadfoot; 1-2a Image State; 1-2b Fred Bavendam/Minden Pictures; 1-2c Dorling Kindersley; 1-2d Joe McDonald/CORBIS; 1-2e Michael y Patricia Fogden/CORBIS; 1-2f Frans Lanting/Minden Pictures; 1-2g Frans Lanting/Minden Pictures; 1-3-1 WorldSat International/Photo Researchers; 1-3-2 Yann Arthus-Bertrand/CORBIS; 1-3-3 Gary Carter/Visuals Unlimited; 1-3-4 Michael Orton/Photographer's Choice; 1-3-5 Carol Fuegi/CORBIS; 1-3-6 Photodisc; 1-3-7 Jeremy Burgess/SPL/Photo Researchers; 1-3-8 Manfred Kage/Peter Arnold; 1-3-9 E. H. Newcomb y W.P. Wergin/Biological Photo Service; 1-3-10 Benjamin Cummins; 1-4 Photodisc; 1-5 ambas Conly Rieder; 1-6 Camille Tokerud/Stone; 1-7 Photodisc; 1-8a S. C. Holt, University of Texas Health Center/Biological Photo Service; 1-8b D. W. Fawcet/Visuals Unlimited; 1-9 David Parker/SPL/Photo Researchers; 1-13 Charles H. Phillips; 1-15-1 Oliver Meckes/Nicole Ottawa/Photo Researchers; 1-15-2 Ralph Robinson/Visuals Unlimited; 1-15-3 D. P. Wilson/Photo Researchers; 1-15-4 Konrad Wothe/Minden Pictures; 1-15-5 Peter Lilja/Taxi; 1-15-6 Anup Shah/Nature Picture Library; 1-16a VVG/SPL/Photo Researchers; 1-16b OMIKRON/Photo Researchers; 1-16c W. L. Dentler, University of Kansas Biological Photo Services; 1-17 Mike Hettwer; 1-18 American Museum of Natural History; 1-19a Hal Horwitz, CORBIS 1-19b-c Dorling Kindersley; 1-22 Dorling Kindersley; 1-24a Karl Ammann/CORBIS; 1-24b Dorling Kindersley; 1-26a Hans Pfletschinger/Peter Arnold; 1-26b John Alcock/Visuals Unlimited; 1-27a Breck P Kent; 1-27b E. R. Degginger/Photo Researchers; 1-28 ambas David Pfennig: 1-31 Don Hammerman/NYU; 1-32 Stone; Cuadro 1-1 izquierda D. W. Fawcett/Visuals Unlimited; Cuadro 1-1 derecha S. C. Holt University of Texas Health Center/Biological Photo Service; Cuadro 1-2 Photodisc; Cuadro 1-5 Photodisc; Cuadro 1-6 Michael y Patricia Fogden/CORBIS; Cuadro 1-7 izquierda Hal Horwitz, CORBIS; Cuadro 1-7 derecha Dorling Kindersley; Cuadro 1-9 Dorling Kindersley; Cuadro 1-10 Karl Ammann/CORBIS; Cuadro 1-11 Stone

Capítulo 2

2-1 Thomas Eisner; 2-2 izquierda Chip Clark; 2-2 centro y derecha Benjamin Cummins; 2-3a Grant Heilman Photography; 2-3b Ivan Polunin/Bruce Coleman,
2-5 Terraphotographics/Biological Photo Service; 2-6 CTI; 2-14 Benjamin Cummings; gecko p40 Dorling Kindersley; 2-18 Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography, polilla p44 E. R. Degginger/Color-Pic

Capítulo 3

3-1 NASA; 3-3 izquierda PhotoDisc; 3-3 derecha Richard Kessel y Gene Shih/Visuals Unlimiled; 3-4 George Bernard/Animals Animals; 3-5 Flip Nicklin/Minden Pictures; 3-9 Oliver Strewe/Stone

Capítulo 4

4-1 Gerry Ellis/Minden Pictures; 4-2 Roger Ressmeyer/CORBIS; 4-6 Manfred Kage/Peter Arnold; 4-9 ambas Digital Vision

Capítulo 5

5-1 Lester Lefkowitz/CORBIS; 5-6a John N. A. Lott, McMaster University/Biological Photo Service; 5-6b H. Shio y P.B. Lazarow; 5-8 J.

Litray/Visuals Unlimited; 5-9 izquierda Jeremy Woodhouse/PhotoDisc; 5-9 derecha T.J. Beveridge/Visuals Unlimited; 5-10b F Collet/Photo Researchers; 5-10c CORBIS 5-12a Dorling Kindersley; 5-12b Photodisc Green; 5-20 Wolfgang Kaehler/Liaison; 5-21 ambas Eye of Science/Photo Researchers; 5-23 P. B. de Sigler Z. Xu, A. L. Horwich y P. B. Sigler, Nature (1997) 388:741-750. ©1997 Macmillan Magazines, Ltd.; 5-24a Marie Green, University of California, Riverside

Capítulo 6

6-1 Molecular Probes; 6-3a Biophoto Associates/Photo Researchers; 6-3b Ed Reschke; 6-3c-d David M. Phillips/Visuals Unlimited; 6-3e Molecular Probes; 6-3f ambas Karl Garsha; 6-4a-b William L. Dentler, University of Kansas/Biological Photo Service; 6-6 S. C. Holt, University of Texas Health Center/Biological Photo Service; 6-8 Daniel Friend; 6-10 superior izquierda De L. Orci y A. Perelet, Freeze-Etch Histology. (Heidelberg: Springer-Verlag, 1975) © 1975 Springer-Verlag; 6-10 inferior izquierda De A. C. Faberge, Cell Tiss. Res. 151 (1974):403. © 1974 Springer-Verlag; 6-10 derecha U. Aebi y col. Nature 323 (1996):560-564, figure 1a. Usado con autorización; 6-11 D. W. Fawcett/Photo Researchers; 6-12 R. Bolender, D. Fawcett/Photo Researchers; 6-13 Don Fawcett/Visuals Unlimited; 6-14a R. Rodewald, University of Virginia/Biological Photo Service; 6-14b Daniel S. Friend, Harvard Medical School; 6-15 E. H. Newcomb; 6-17 Daniel S. Friend. Harvard Medical School; 6-18 W. P. Wergin y E. H. Newcomb, University of Wisconsin, Madison/Biological Photo Service; 6-19 De S. E. Fredrick y E. H. Newcomb, The Journal of Cell Biology 43 (1969):343. Proporcionada por E. H. Newcomb; 6-20 John E. Heuser, Washington University School of Medicine, St. Lous, MO; 6-21 B. J. Schapp et al., 1985, Cell 40:455; Cuadro 6-1 izquierda Mary Osborn, Max Planck İnstitute; centro Frank Solomon y J. Dinsmore, Massachusetts Institute of Technology; derecha Mark S. Ladinsky Richard McIntosh, University of Colorado; 6-22 Kent McDonald; 6-23a Biophoto Associates/Photo Researchers; 6-23b Oliver Meckes y Nicole Ottawa/Photo Researchers; 6-24a OMIKRON/Science Source/Photo Researchers; 6-24b-c W. L. Dentler, University of Kansas/Biological Photo Service; 6-26 De Hirokawa Nobutaka, The Journal of Cell Biology 94 (1982):425 con autorización de copyright de The Rockefeller University Press; 6-28 G. F. Leedale/Photo Researchers; 6-30 W. P. Wergin, proporcionada por E. H. Newcomb; 6-31 superior De Douglas J. Kelly, The Journal of Cell Biology 28 (1966):51 con autorización de copyright de The Rockefeller University Press; 6-31 centro De L. Orci y A. Perrelet, Freeze-Etch Histology. (Heidelberg: Spinger-Verlag, 1975) copyright 1975 Springer-Verlag; 6-31 inferior De C. Peracchia y A. F. Dulhunty, The Journal of Cell Biology 70 (1976): 419 con autorización de copyright de The Rockefeller University Press; 6-32 Boehringer Ingelheim International GmbH, photo Lennart Nilsson/Albert Bonniers Forlag AB, The Body Victorious, Delacorte Press, Dell Publishing Co., Inc.

Capítulo 7

7-4 ambas D. W Fawcett/Photo Researchers; 7-14a-b Cabisco/Visuals Unlimited; 7-20 superfor R. N. Band y H. S. Pankratz, Michigan State University/Biological Photo Service; 7-20 centro D. W. Fawcett/Photo Researchers; 7-20 inferior, ambas M. M. Perry y A. B. Gilbert, J. Cell Science 39 (1979) 257. Copyright 1979 by The Company of Biologists Ltd.

Capítulo 8

8-1 Jean-Marie Bassot/Photo Researchers; 8-2 David W. Hamilton/Image Bank; 8-3a Joe McDonald/CORBIS; 8-3b Manoj Shah/Stone; 8-4 Brian Capon; 8-16a-b Thomas Steitz, Yale University; 8-22 R. Rodewald University of Virginia/Biological Photo Service

Capítulo 9

9-1 Frans Lanting/Minden Pictures

Capítulo 10

10-1 Bob Rowan, Progressive Image/CORBIS; 10-2a Jim Brandenburg/Minden Pictures; 10-2b Bob Evans/Peter Arnold; 10-2c Michael Abbey/Visuals Unlimited; 10-2d Susan Barns; 10-3 centro M. Eitchelberger/Visuals Unlimited; 10-3 inferior W. P. Wergin y E. H. Newcomb, University of Wisconsin/Biological Photo Service; 10-11b Christine L. Case, Skyline College; 10-20a David Muench/CORBIS; 10-20b Dave Bartruff/CORBIS

Capítulo 11

11-1 CrystalGenomics

Capítulo 12

12-1 J. M. Peters; 12-2a Biophoto Associates/Photo Researchers; 12-2b C. R. Wyttenback, University of Kansas/Biological Photo Service; 12-2c Biophoto/Science Source/Photo Researchers; 12-3 Cortesía de J. M. Murray, University of Pennsylvania; 12-4 Biophoto/Photo Researchers; 12-6 todas Conly Rieder; 12-7 superior Matthew Schibler, de Protoplasma 137 (1987):29-44; 12-7 inferior Richard Mcintosh; 12-9a David M. Phillips/Visuals Unlimited; 12-9b Microfotografia de B. A. Palevitz. Cortesía de E. H. Newcomb, University of Wisconsin; 12-10 todas Carolina Biological Supply/Phototake; 12-17 Gunter Albrecht-Buehler, Northwestern University; 12-18a-b Lan Bo Chen; p. 235 Carolina Biological Supply/Phototake

Capítulo 13

13-1 Getty Images; 13-2 Roland Birke/OKAPIA/Photo Researchers; 13-3 superior Veronique Burger/Photo Researchers; 13-3 inferior CNRI/SPL/Photo Researchers; 13-11 Carolina Biological/Visuals Unlimited

Capítulo 14

14-1 Bettmann/CORBIS; 14-13 ambas Photodisc; 14-14a, ambas Photodisc; 14-14b, ambas Benjamin Cummings; 14-15 Dick Zimmerman/Shooting Star International Photo Agency; 14-16 Nancy Wexler, Columbia University; p. 272 Criador/propietario: Patricia Speciale, fotógrafa: Norma JubinVille

Capítulo 15

15-1 Peter Lichter y David Ward, Science 247 (1990). Copyright 1990 American Association for the Advancement of Science; 15-3 Carolina Biological/Visuals Unlimited; cromosomas p. 282 Andrew Syred/Photo Researchers; 15-11 Dorling Kindersley; 15-13 Martín Gallardo, Universidad Austral de Chile; 15-15 izquierda Greenlar/The Image Works; 15-15 derecha CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers; 15-18 Ken Wagner/Phototake

Capítulo 16

16-1 National Cancer Institute; 16-3 Oliver Meckes/Photo Researchers; 16-6a Elliott y Fry. National Portrait Gallery; 16-6b De J.D. Watson, The Double Helix, N. Atheneum Press, 1968, p. 215. © 1968 por J. D. Watson. Cortesía de Cold Spring Harbor Laboratory Archives; 16-7c Richard Wagner, UCSF Graphics; 16-12b De D. J. Burks y P. J. Stambrook, The Journal of Cell Biology 77 (1978): 762 con autorización de copyright de The Rockefeller University Press. Fotografía proporcionada por P. J. Stambrook; 16-19 Peter Lansdorp

Capítulo 17

17-1 Harry Noller, UC Santa Cruz, de *Science* vol. 291, p. 2526; 17-6 Keith V. Wood; 17-16a Joachim Frank, Howard Hughes Medical Institute; 17-20 B. Hamkalo y O. L Miller (h.); 17-22 Reproducido con autorización de O. L. Miller (h.), B. A. Hamkalo y C. A. Thomas (h.), Science 169 (1970):392. Copyright © 1970 American Association for the Advancement of Science

Capítulo 18

18-1 Science Photo Library/Photo Researchers; 18-3 Eric Lam, Naohiro Kato y Michael Lawton. Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response. NATURE, vol. 411, 14 junio 2001, fig. 1, p. 849; 18-4a-b, d Robley C. Williams, University of California Berkeley/Biological Photo Service; 18-4c G. Murti/Visuals Unlimited; 18-10 todas C. Dauguet/Institute Pasteur/Photo Researchers; 18-11a AP World Wide Photos; 18-11b Linda Stannard, UCT/Science Photo Library/Photo Researchers; 18-12 izquierda Arden Sherf, Department of Plant Pathology, Cornell University; 18-12 superior derecha Wayside/Visuals Unlimited; 18-12 inferior derecha Dennis Mayhew, California Department of Food y Agriculture; 18-17 Dennis Kunkel/Phototake.

Capítulo 19

19-1 Mark B. Roth y Joseph G. Gall, Department of Embryology, Carnegie Institution; 19-2a superior S. C. Holt, University of Texas, Health Science Center, San Antonio/BPS; 19-2a inferior Cortesía de Victoria Foe; 19-2b Barbara Hamkalo; 19-2c De J. R. Paulsen y U. K. Laemmli, Cell 12 (1977):817-828; 19-2d ambas G. F. Bahr/AFIP; 19-15 izquierda Associated Press/Wide World Photos; 19-15 derecha Virginia Walbot, Stanford University; 19-17 O. L. Miller (h.), Department of Biology, University of Virginia

Capítulo 20

20-1 Incyte Pharmaceuticals, Inc.. Palo Alto, CA. de R. F. Service, Science (1998) 282:396-399, con autorización de Science; 20-8 Repligen Corporation; 20-14 Incyte Pharmaceuticals. Inc., Palo Alto, CA, de R. F. Service, Science (1998) 282:396-399, con autorización de Science; 20-17 Cellmark Diagnostics. Inc., Germantown, MD; 20-18 PPL Therapeutics

Capítulo 21

21-1 Walter Gehring; 21-2-1 izquierda N. A. Callow/NHPA/Photo Researchers; 21-2-1 derecha Brad Mogen/Visuals Unlimited; 21-2-2 izquierda Stanton Short/Jackson Laboratory; 21-2-2 centro Dorling Kindersley; 21-2-2 derecha Wally Eberhart/Visuals Unlimited; 21-3a Carolina Biological/Visuals Unlimited; 21-3b Hans Pfletschinger/Peter Arnold; 21-8 Richard Olsenius/National Geographic Image Collection; 21-13 ambas F. R. Turner, Indiana University; 21-14a ambas Wolfgang Driever; 21-14b ambas Ruth Lahmann, The Whitehead Institution; 21-15 J. E. Sulston y H. R. Horvitz, Dev. Biol. 56 (1977):110-156; 21-17 Gopal Murti/Visuals Unlimited; 21-19 todas Development 127, 5245-5252 (2000). Mesenchymal cells engulf and clear apoptotic footplate cells in macrophageless PU. 1 null mouse embryos. William Wood, Mark Turmaine, Roberta Weber, Victoria Camp, Richard A. Maki, Scott R. McKercher y Paul Martin; 21-20 Dwight Kuhn; 21-22 ambas Elliot M. Meyerowitz, Plants Compared to Animals: The Broadest Comparative Study of Development, Science, vol. 295, feb. 22, 2002, pp.1482-1485, fig. 2.

Capítulo 2

22-1 Craig Lovell/CORBIS; 22-3 CORBIS; 22-3 insertos Dorling Kindersley; 22-4 Michael S. Yamashita/CORBIS; 22-5 izquierda ARCHIV/Photo Researchers; 22-5 derecha National Maritime Museum, London; 22-6 todas Tui De Roy/Minden Pictures: 22-8 Dorling Kindersley; 22-9 Steve P. Hopkin/Taxi; 22-10 Jack Wilburn/Earth Scenes/Animals Animals; 22-11a Edward. S. Ross, California Academy of Sciences; 22-11b Michael y 22-11cia Edward. S. Ross, California Academy of Sciences; 22-15 derecha Lennart Nilsson/Albert Bonniers Forlag AB, A Child Is Born, Dell Publishing; 22-17 Tom Van Sant/Geosphere Project, Santa Monica/Science Photo Library/Photo Researchers; 22-18 Philip Gingerich, Discover Magazine

Capítulo 23

23-1 Chip Clark; 23-2 J. Antonovics/Visuals Unlimited; 23-3 superior Michio Hosino/Minden Pictures; 23-3 inferior James L. Davis/ProWildlife; 23-6 Eastcott Momatiuk/Stone; 23-8 Kennan Ward/CORBIS; 23-9a-b H. F. Nijhout; 23-10 mapa NASA; 23-10 cariotipo Janice Britton-Davidian, ISEM, UMR 5554 CNRS, Universite Montpellier II. Reproducido con autorización de Nature, vol. 403, 13 Enero 2000, p. 158. © 2000 Macmillan Magazines Ltd.; 23-10 ratones Dorling Kindersley; 23-14 todas Alan C. Kamil, George Holmes University; 23-15 Frans Lanting/Minden Pictures

Capítulo 24

24-1 George Harrison/Grant Heilman Photography; 24-3a izquierda John Shaw/Tom Stack y socios; 24-3a derecha Don y Pal Valenti/Tom Stack y socios; 24-3b superior izquierda zefa/Masterfile; 24-3b todas las otras Photodisc; 24-4 superior snake Joe McDonald/CORBIS; 24-4 inferior culebra Joe McDonald/Bruce Coleman; 24-4 superior mofeta Roger Barbour; 24-4 inferior mofeta Stephen Krasemann/Photo Researchers; 24-4 aves Barbara Gerlach/Tom Stack y socios; 24-4 superior flores Dennis Johnson, Papilio/CORBIS; 24-4 inferior flores Mike Zens/CORBIS; 24-4 erizos de mar William E. Ferguson; 24-4 salamandras Charles W. Brown; 24-4 mula Grant Heilman/Grant Heilman Photography; 24-4 caballo Ralph A. Reinhold/Animals Animals/Earth Scenes; 24-4 burro Photodisc; 24-4 arroz Kazutoshi Okuno, National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba; 24-6 CORBIS; 24-6 izquierda inserto John Shaw/Bruce Coleman; 24-6 derecha inserto Michael Fogden/Bruce Coleman; 24-10 todas Ole Seehausen, Oriversity of Leiden; 24-11 Kevin Schafer; 24-12 todas Gerald D. Carr; 24-16a Gary Meszaros/Visuals Unlimited; 24-16b Tom McHugh/Photo Researchers; 24-17 Jane Burton/Bruce Coleman

Capítulo 25

25-1 John Cancalosi/Peter Arnold; 25-2 izquierda Photodisc Green; 25-2 centro, derecha Dorling Kindersley; 25-4a Georg Gerster/Photo Researchers; 25-4b Yva Momatiuk/John Eastcott/Minden Pictures; 25-4c Manfred Kage/Peter Arnold; 25-4d Chip Clark; 25-4e Martin Lockley, University of Colorado; 25-4f Jeff Daly/Visuals Unlimited; 25-4g F. Latreille/Cerpolex/Cercles Polaires Expeditions; 25-15 estudiante Photodisc Green; 25-15 hongo, tulipán Dorling Kindersley

Capítulo 2

26-1 Chip Clark NMNH, artist Peter Sawyer; 26-2 L. K. Kroman/Photo Researchers; 26-9 George Luther, University of Delaware Graduate College of Marine Studies; 26-10 F. M. Menger y Kurt Gabrielson, Emory University; 26-13a John Stolz; 26-13b S. M. Awramik, University of California/BPS; 26-13c Mitsuaki Iwago/Minden Pictures; 26-14 Theodore J. Bornhorst, Michigan Technological University; 26-16 Dean Soulia, University of Massachusetts; 26-17 ambas Shuhai Xiao; 26-18 Sinclair Stammers/SPL/Photo Researchers

Capítulo 27

27-1 Jack Dykinga/Stone; 27-2a-b Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; 27-2c Stem Jems/Photo Researchers; 27-3 Jack Bostrack/Visuals Unlimited; 27-4 Immo

Rantala/Photo Researchers; 27-5 David Hasty, Fran Heyl Associates; 27-6 J. Adler; 27-7a S. W. Watson © Journal of Bacteriology, American Society of Microblology, 27-7b N. J. Lang/University of California/Biological Photo Service; 27-8 Gopal Murti/Science Photo Library/Photo Researchers; 27-9 H. S. Pankratz, T. C. Beaman/Biological Photo Service; 27-10 Sue Barns; 27-11 Tony Brain/Science Photo Library/Photo Researchers; 27-13-1 L. Evans Roth/Biological Photo Service; 27-13-2 Yuichi Suwa; 27-13-4 izquierda Phototake; 27-13-4 derecha Alfred Pasieka/Peter Arnold; 27-13-5 Photo Researchers; 27-13-6 Moredon Animal Health/SPL/Photo Researchers; 27-13-7 CNRI/SPL/Photo Researchers; 27-13-8 superior Frederick F. Mertz/Visuals Unlimited; 27-13-8 inferior David M. Phillips, Visuals Unlimited; 27-13-9 T. E. Adams/Visuals Unlimited; 27-14 Helen E. Cart/Biological Photo Service; 27-16 izquierda Scott Camazine/Photo Researchers; 27-16 centro David M. Phillips/Photo Researchers, Inc.; 27-16 derecha Centers for Disease Control and Prevention; 27-17 Exxon Corporation

Capítulo 28

28-1 M. I. Walker/Photo Researchers; 28-2a Eric Grave/Photo Researchers; 28-2b Eric Grave/Phototake; 28-2c M.D. Guiry; 28-2d izquierda Jeremy Burgess/Photo Researchers; 28-2d derecha John Walsh; 28-5a Jerome Paulin, Visuals Unlimited; 28-5b David M. Phillips/Visuals Unlimited; 28-6 David J. Patterson/micro*scope; 28-7 Oliver Meckes/Science Source/Photo Researchers; 28-8 Michael Abbey/Visuals Unlimited; 28-9 Guy Brugerolle, Universitad Clearmont, Ferrand; 28-10 Virginia Institute of Marine Science; 28-11 Masamichi Aikawa; 28-12 M. Abbey/Visuals Unlimited; 28-13 R. R. Powers; 28-14 Fred Rhoades/Mycena Consulling; 28-15 Eric Condliffe/Visuals Unlimited; 28-16 Kent Wood/Science Source/Photo Researchers; 28-17 Biological Photo Service; 28-18 Luis A. Solorzano y Warren E. Savary; 28-19 Jeffrey Rolman/Photo Researchers; 28-20a Dorling Kindersley; 28-20b Biophoto Associates/Photo Researchers; 28-20c Michael Yamashila/IPN/Aurora & Quanta Productions; 28-21 J. R. Waaland, University of Washington/Biological Photo Service; 28-22a Manfred Kage/Peter Arnold; 28-22b Richard Kessel y Gene Shih/Visuals Unlimited; 28-23 Robert Brons/Biological Photo Service; 28-24 todos Akiro Kihara, Hosei University 28-25 George Barron; 28-26 R. Calentine/Visuals Unlimited; 28-27 ambas Robert Kay, MRC Cambridge; 28-28a D. P. Wilson, Eric y David Hosking/Photo Researchers; 28-28b M.D. Guiry; 28-28e Gary Robinson/Visuals Unlimited, 28-29 Gerald y Buff CorsWisuals Unlimited; 28-30a izquierda Manfred Kage/Peter Arnold; 28-30a derecha David J. Patterson/micro*scope; 28-30b David L. Ballantine, Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico; 28-30e Laurie Campbell/NHPA; 28-31 W. L. Dentler, University of Kansas

Capítulo 29

29-1 Martin Rugner/AGE fotostock; 29-2 S. C. Mueller y R. M. Brown (h.); 29-3a Heather Angel/Natural Visions; 29-3b Linda Graham; 29-5-1 izquierda Ed Reschke; 29-5-1 derecha F. A. L. Clowes; 29-5-3 izquierda Alan S. Heilman; 29-5-3 derecha Michael Clayton; 29-5-4 Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography; 29-5-5 izquierda Karen Renzaglia, Southern Illinois University; 29-5.5 derecha Linda Graham; 29-6 Charles H. Wellman; 29-8 Richard Kessel y Gene Shih/Visuals Unlimited; 29-9-1 izquierda Run/Schoenberger/Grant Heilman Photography; 29-9-1 centro Linda Graham; 29-9-1 derecha The Hidden Forest, hidlenforest.co.nz; 29-9-2 derecha Tony Whanon; Frank Lane Picture Agency/CORBIS; 29-10a Brian Lightfoot/AGE fotostock; 29-10b-c Linda Graham; 29-10d Chris Lisle/CORBIS; 29-14-1 izquierda Jane Grushow/Grant Heilman Photograph, 29-14-1 centro Murray Fagg, Australian National Botanic Gardens; 29,14-1 derecha Helga y Kurt Rasbach; 29-14-2 izquierda Michael Viard/Peter Arnold; 29-14-2 centro Milton Rand/Tom Stack y socios; 29-14-2 derecha Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography; 29-15 The Field Museum of Natural History

Capítulo 30

30-1 National Museum of Natural History Smithsonian Institution; 30-4.1 George Loun/Visuals Unlimited; 30-4-2 izquierda Travis Amos, Benjamin Cummings; 30-4-2 derecha Grant Heilman Photography; 30-4,3 superior izquierda Michael y Patricia Pogden/Minden Pictures; 30-4-3 superior derecha Michael Clayton; 30-4-3 b inferior izquierda Thomas Schoepke; 30-4-3 inferior derecha Doug Sokell/Visuals Unlimited; 30-4-4 superior izquierda Raymond Gehman/CORBIS; 30-4-4 centro izquierda William Mullins/Photo Researchers; 30-4-4 inferior izquierda David Muench/CORBIS; 30-4-4 inferior derecha Breck P. Kent/Animals Animals/Earth Scenes; 30-4-4 superior derecha Gunter Marx Photography/COR-BIS; 30-4-4 centro derecha Jaime Plaza, Wildlight; 30-4-4 centro inserto Jaime Plaza, Royal Botanic Gardens Sydney; 30-8a-c, e Dorling Kindersley; 30-8d Bill Steele/Stone; 30-9a C. P George/Visuals Unlimited; 30-9b Hans Dieter Brandl, Frank Lane Picture Agency/CORBIS; 30-9c Scott Camazine/Photo Researchers; 30-9c inserto Dorling Kindersley; 30-11a David Dilcher y Ge Sun; 30-11b K. Simons y David Dilcher; 30-12-1 superior Stephen McCabe; 30-12-1 centro Dorling Kindersley; 30-12-1 inferior Bob y Ann Simpson/Visuals Unlimited; 30-12-3 Andrew Butler/Dorling Kindersley; 30-12-4 superior a inferior Eric

Crichton/Dorlin Kindersley; J. Dransfield; Dorling Kindersley; Terry W. Eggers/CORBIS; 30-12-5 superior a inferior Ed Reschke/PeterArnold; Dorling Kindersley; Tony Wharton; Frank Lane Picture Agency/CORBIS; Dorling Kindersley, Gerald D. Carr; 30-13a D. Wilder; 30-13b Connie Toops; 30-13c Merlin D. Tuttle, Ba Conservation International; Cuadro 30-1 Dorling Kindersley

Capítulo 31

31-1 Barry Runk/Grant Heilman Photography; 31-2 superior Hans Reinhard/Taxi; 31-2 centro Fred Rhoades/Mycena Consulting 31-2 inferior Elmer Koneman/Visuals Unlimited; 31-4 George L. Barron; 31-6 izquierda Jack M. Bostrack/Visuals Unlimited; 31-6 derecha David Scharf/Peter Arnold; 31-7 Stephen J. Kron, University of Chicago; 31-8 Dirk Redecker, Robin, y Linda E. Graham. Glomalean Fungi from the Ordovician. Science 15 de setiembre de 2000; 289: 1920-1921; 31-1 izquierda John W. Taylor; 31-10 derecha William Barstow, Department of Botany, University of Georgia, Athens; 31-12 inferior izquierda George Barron; 31-12 derecha Ed Reschke/Peter Arnold; 31-12 superior izquierda, centro Barty Runk/Stan/Grant Heilman Photography; 31-13 G. L. Barron, University of Guelph/Biological Photo Service; 31-14 Centers for Disease Control: 31-15 M. Brown/Biological Photo Service; 31-16a Frank Young/Papilio/CORBIS; 31-16b Viard/Jacana/Photo Researchers; 31-16c David M. Dennis/Animals Animals/Earth Scenes; 31-16d Matt Springer; 31-17 Fred Spiegel. University of Arkansas; 31-18a Phil Dotson/Photo Researchers; 31-18b Konrad Wothe/Minden Pictures; 31-18c Fletcher y Baylis/Photo Researchers; 31-18d Michael Fogden/DRK Photo; 31-19 Rob Simpson/Visuals Unlimited; 31-20 Biophoto Associates/Photo Researchers; 31-21 R. Ronacordi/Visuals Unlimited; 31-22 Mark Moffett/Minden Pictures; 31-23a Gerald y Buff Corsi/Visuals Unlimited; 31-23b David Sieren/Visuals Unlimited; 31-23c Fritz Polking/Visuals Unlimited; 31-24 U Ahmadijian/Visuals Unlimited: 31-25a Brad Mogen/Visuals Unlimited; 31-25b Dorling Kindersley; 31-25 Robert Calentine/Visuals Unlimited; 31-26 Christine Case; liquen Jeremy Burgess/The National Audubon Society Collection/Photo Researchers

Capítulo 32

32-1 Jeff Hunter/The Image Bank; **32-5a** The Natural History Museum, London; **32-5b** The Natural History Museum/Dorling Kindersley; **32-6** J. Sibbick/The Natural History Museum, London; **32-12** Kent Wood/Photo Researchers; **32-13a** Carolina Biological/Visuals Unlimited

Capítulo 33

33-1 C. Wolcott Henry III/National Geographic; 33-3-1 Stephen L. Dellaporta; 33-3-2 Reinhart Møberg Kristensen; 33-3-3 Peter Arnold; 33-3-4 Gregory G. Dimijian/Photo Researchers; 33-3-5 Peter Funch, University of Copenhagen; 33-3-6 Erling Svensen/UW Photo; 33-3-7 Reinhart:Møberg Kristensen; 33-3-8 Andrew Syred/SPL/Photo Researchers; 33-3-9 Thomas Strombert; 33-3-10 Heather Angel/Natural Visions; 33-4 Andrew J. Martínez/Photo Researchers; 33-7a Andrew J. Martínez/Photo Researchers; 33-7b Roben Brons/Biological Photo Service; 33-7c Great Barrier Reef Marine Park Authority; 33-7d Nell G. McDaniel/Photo Researchers; 33-8 Robert Brons/Biological Photo Services; 33-9 Garry McCarthy; 33-11 Center for Disease Control; 33-12 Stanley Fleger/Visuals Unlimited; 33-13 W.I. Walker/Photo Researchers; 33-14a Colin Milkins, Oxid Scientific Films/Animals Animals; 33-14b Ron Offermans; 33-14c Fred Bavendam/Peter Arnold; 33-15 Erling Svensen/UW Photo; 33-17 Jeff Foott/Tom Stack y Asociados; 33-18a Gerry Ellis/Minden Pictures; 33-18b CORBIS: 33-20 H. W, Pratt/Biological Photo Service; 33-22a Mike Severns/Tom Stack y col.; 33-22b Robert Pickett/Papilio/Alamy Images; 33-22c Jonathan Blair/CORBIS; 33-23 A.N.T./NHPA; 33-2 Peter Batson/Image Quest Marine; 33-25 Astrid y Hanns-Frieder Michler/SPL/Photo Researchers, 33-26 Reproducido con autorización de A. Eizinger y. R. Sommer. Max Planck Institut fur entwicklungsbiologie, Tubingen. © 2000, American Association for the Advancement of Science; 33-27 L, S. Stepanowicz/Photo Researchers; 33-28 Chip Clark; 33.30 Milton Tierney (h.) Visuals Unlimited; 33-31a Tim Flach/Stone; 33-31b Andrew Syred/Photo Researchers; 33-31c Gunter Ziesler/Peter Arnold; 33-33 John R. Macgregor/Peter Arnold; 33-34 Tom McHugh/Photo Researchers; 33-36 todas John Shaw/Tom Stack y asociados; 33-38a Maximilian Weinzierl/Alamy Images: 33-38b Peter Herring/Image Quest Marine; 33-38c Peter Park/Image Quest Marine; 33-40a Fred Bavendam/Minden Pictures; 33-40b Jeff Rotman/Photo Reserchers; **33-40c** Robert Harding World Imagery/Alamy Images; **33-40d** Jurgen Freund/Nature Picture Library; **33-40e** Hal Beral/CORBIS; **33-40f** Daniel Janies

Capítulo 34

34-1 Biophoto Associates/Photo Researchers; 34-4a Robert Brons/Biological Photo Service; 34-5 Runk Schoenenberg/Grant Heilman Photography; 34-8a Nanjing Institute of Palaeontology and Geology; 34-8b D. G. Shu y col., Nature, vol. 421, 30 enero, 2003; 34-9 Tom McHugh/Photo Researchers; 34-10 ambas Breck P. Kent/Animals Animals/Earth Scenes; 34-15a Carlos Villoch/Image Quest; 34-15b Jeff Mondragón/Mondragón Photography; 34-15c Masa Ushioda/Image Quest; 34-17a James D. Watt/Image Quest; 34-17b Fred Bavendam/Minden Pictures; 34-17c Marevision/AGE Fotostock; 34-17d Fred McConnaughey/Photo

Researchers; 34-18 Richard Ellis/Photo Researchers; 34-21a Alberto Fernández/AGE Fotostock; 34-21bc Michael Fogden/Bruce Coleman; 34-22 todas Hans Pfletschinger/Peter Arnold; 34-25 Jessie Cohen, National Zoological Park, Smithsonian Institution; 34-26 izquierda Department of Library Services, American Museum of Natural History; 34-26 derecha John Sibbiy Aktional Geographic Magazine; 34-27a Doug Wechsler; 34-27b Matt Lee; 34-27c Michael y Patricia Fogden/Minden Pictures; 34-27d Medford Taylor/National Geographic Image Collection; 34-27e Carl y Ann Purcell/CORBIS; 34-28 derecha Janice Sheldon; 34-28 izquierda Stephen J. Kraseman/DRK Photo; 34-30a Russell Mountford/Alamy Images; 34-30b CORBIS; 34-30c Frans Lanting/Minden Pictures; 34-30d franzfoto.com/Alamy Images; 34-33 Mervyn Griffiths/CSIRO: 34-34 inserto D. Parer y E. Parer Cook/Auscape; 34-34a Dan Hadden/Ardea Ltd; 34-34b Fritz Prenzel/Animals Animals; 34-37 Frans Lanting/Minden Pictures; 34-30 Frans Lanting/Minden Pictures; 34-39a Kevin Schafer/AGE Fotostock; 34-39b Frans Lanting/Minden Pictures; 34-40a Morales/AGE Fotostock; 34-40b Anup Shah/ImageState/Alamy Images; 34-40c T. J. Rich/Nature Photo Library; 34-40d E. A. Janes/AGE Fotostock; 34-40e Frans Laning/Minden Pictures, 34-42a Cleveland Museum of Natural History; 34-42b John Reader/SPL/Photo Researchers; 34-42c John Gurche; 34-43 izquierda Alan Walker, National Museum of Kenya; 34-43 derecha Jay Matternes; 34-44 David L. Brill; 34-45 C. Henshilwood y F. D'Errico

Capítulo 35

35-3 Robert y Linda Mitchell/Robert Linda Mitchell Photography; 35-4a James Strawser/Grant Heilman Photography; 35-4b Dorling Kindersley; 35-4c Drew Weiner; 35-4d Robert Holmes/CORBIS; 35-4c Geoff Tompkinson/Science Photo Library/Photo Researchers; 35-5a Dorling Kindersley; 35-5b Gusto Productions/Science Photo Library/Photo Researchers; 35-5c Barry Runk/San/Grant Heilman Photography; 35-5d Dorling Kindersley; 35-7a Scott Camazine/Photo Researchers; 35-7b Fritz Polking/Visuals Unlimited; 35-7c Mike Zens/CORBIS; 35-7d James Strawser/Grant Heilman Photography; 35-7e Jerome Wexler/Photo Researchers; 35-9-1 Brian Capon; 35-9-2 Graham Kent/Benjamin Cummings; 35-9-3 ambas Graham Kent/Benjamin Cummings; 35-9-4 Richard Kessel y Gene Shih/Visuals Unlimited; 35-9-5 ambas Graham Kent/Benjamin Cummings; 35-12 Carolina Biological Supply/Phototake; 35-13a-b Ed Reschke; 35-13c Carolina Biological Supply/Phototake; 35-14 Michael Clayton; 35-15 Ed Reschke; 35-16 ambas Ed Reschke; 35-17b-c Ed Reschke; 35-18 izquierda Michael Clayton; 35-18 derecha Alison W. Roberts 35-21 Janet Braam, de Cell 60 (9 de febrero, 1990) copyright 1990 por Cell Press; 35-23 todas Susan Wick, University of Minnesota; 35-24 B. Welts y Kay Roberts; 35-25a-b De la figura 1 en B. Scheres y col., Development 121:53-62. © 1995 The Company of Biologists Ltd.; 35-25c De la figura 6c en R Torres Ruiz y G. Jurgens, Development 120:2967-2978. © 1994 The Company of Biologists Ltd; 35-26 De la figura 1a en U Mayer y col., Development 117 (1): 149-162. 1993 The Company of Biologists Ltd.; 35-27 ambas De la figura 1 en D. Hareven y col., Cell 84 (S): 735-744@. 1996 reproducido con autorización de Elsevier Science; **35-28** De la figura 2g en Hung y col., Plant Physiology 117:73-84. © 1998 Plant Physiology. Foto cortesía de John Schiefelbein/University of Michigan; 35-29 Gerald D. Carr; 35-30 ambas Elliot M. Meyerowitz y John Bowman, Development 112 1991:1-2 31.2

Capítulo 36

36-1 Gary Randall/Taxi; 36-7 Nigel Cattlin/Holt Studios International/Photo Researchers; 36-10 Dana Richter/Visuals Unlimited; 36-11 Scott Camazine/Photo Researchers; 36-14 Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers; 36-16 John D. Cunningham/Visuals Unlimited; 36-16 inserto Dorling Kindersley; 36-19 todas. H. Zimmerman, cortesía de P. B. Tomlinson, Harvard University

Capítulo 37

37-1 Adam Hart-Davis/SPL/Photo Researchers; 37-4 Maurice Reece. De Country Gentleman, cortesía de Curtis Publishing Co.; 37-5 U. S. Department of Agriculture; 37-7 White y col., Plant Physiology, junio, 2003; 37-8 Kevin Horan/Stone 37-10a Breck P. Kent/Earth Scenes; 37-10b E. H. Newcomb/Biological Photo Service; 37-12a ambas Gerald Van Dyke/Visuals Unlimited; 37-12b Carolina Biological Supply/Phototake NYC; 37-13.1 Wolfgang Kaehler/CORBIS; 37-13-2 izquierda a derecha James Strawser/Grant Heilman Photography; Kevin Schafer/CORBIS; Andrew Syred/Science Photo Library/Photo Researchers; Gary W. Carter/CORBIS; 37-13-3 izquierda a derecha Dorling Kindersley; Biophoto Associates/Photo Researchers; Dorling Kindersley; Paul A. Zahl/Photo Researchers; Eriz Polkin/Frank Lane Picture Agency/CORBIS

Capítulo 38

38-1 COMPOST/VISAGE/Peter Arnold; 38-3-1 izquierda a derecha Karen Tweedy-Holmes/CORBIS; Dorling Kindersley; Craig Lovell/CORBIS; John Cancalosi/Nature Photo Library; 38-3-2 izquierda a derecha D. Cavagnaro/Visuals Unlimited; David Sieren/Visuals Unlimited; Marcel E. Dorken (2 fotografías; 38-4a izquierda Ed Reschke; 38-4a derecha David Scharf/Peter Arnold; 38-4b Ed Reschke; 38-11 David Cavagnaro/DRK; 38-

12a, b Bruce Iverson; 38-13 Sinclair Stammers/Photo Researchers; 38-14 ambas Dorling Kindersley; 38-15 Steve Ferreira. University of Hawaii y Dennis Gonsalves, Cornell University, cortesía de la American Phytopathological Society; 38-16 Peter Berger, Institut für Biologie, Freiburg

Capítulo 39

39-1 Malcolm Wilkins, University of Glasgow; 39-2 ambas Natalie Bronstein; 39-7 ambas Regulation of Polar Auxin Transport ATPIN1 in Arabidopsis Vascular Tissue, por Leo Galweiler y col. Science 18 de diciembre, 1998, vol. 282, pp. 2226-2229 39-9 ambas Malcolm Wilkins, University of Glasgow; 39-10 Fred Jensen/Kearney Agricultural Center; 39-12 Karen E. Koch; 39-14a Kurt Stepnitz, DOE Plant Research Laboratory, Michigan State University; 39-14b Joe Kieber, University North Carolina; 39-16 Ed Reschke; 39-17 todas Malcolm Wilkins. University of Glasgow; 39-21 ambas Malcolm Wilkins. University of Glasgow; 39-21 ambas Malcolm Wilkins, University of Glasgow; 39-25 todas Michael Evans, Ohio State University; 39-26 Janet Braam, de Cell 60 (9 de febrero, 1990): tapa @ 1990 por Cell Press; 39-27a-b David Sieren Nsuals Unlimited; 39-27c De K. Esau anatomy of Seed Plants, 2nd ed. (New York: John Wiley e hijos, 1977), fig. 19.4, p. 358; 39-28 J. L. Basq y M. C. Drew

Capítulo 40

40-1 Mitsuhiko Imamori/Minden Pictures; 40-2a Flip Nicklin/Minden Pictures 40-2b Andrew Sallmon/Mondragón Photography; 40-2c Tui De Roy/Minden Pictures; 40-2d Bill Varie/CORBIS 40-2e Norbert Wu/Minden Pictures; 40-4 superior derecha D. M. Phillips/Visuals Unlimited; 40-4 izquierda G. Shih-R. Kessel/Visuals Unlimited; 40-4 inferior derecha Richard Kessel y Randy Kardon/Tissues & Organs/Visuals Unlimited; 40-5-1 CNRI/SPL/Photo Researchers, 40-5-2 superior izquierda Nina Zanetti; 40-5-2 superior derecha Chuck Brown/Photo Researchers; 40-5-2 centro izquierda Science VU/Visuals Unlimited; 40-5-2 inferior izquierda Nina Zanetti; 40-5-2 inferior derecha Mina Zanetti; 40-5-2 inferior derecha Gopal Murti/SPL/Photo Researchers; 40-5-3 superior a inferior Nina Zanetti; Gladden Willis, M. D./Visuals Unlimited; Manfred Kage/Peter Arnold; Ed Reschke, 40-6 Richard Kessel y Randy Kardon/Tissues & Organs/Visuals Unlimited; 40-8a Robert Full. University of California; 40-8b Yoav Levy/Phototake NY; 40-18 Daniel Lyons/Bruce Coleman; 40-19 Robert Ganz; 40-22 John Gerlach/Visuals Unlimited

Capítulo 41

41-1 AP World Wide Photos; 41-2 superior izquierda Flip Nicklin/Minden Pictures; 41-2 superior derecha Tom Eisner, Cornell University; 41-2 centro derecha Lennart Nilsson; 41-2 inferior Gunter Ziesler/Peter Arnold, Inc.; 41-4 Susumu Nishinaga/SPL/Photo Researchers; 41-6 The Jackson Laboratory; 41-7 Wolfgang Kaehler/CORBIS; 41-8 Thomas Mangelsen/Minden Pictures; 41-9 Dagmar Fabricius/Stock Boston 41-10 ambas Digital Vision/CORBIS; 41-11 Roland Seitre/Peter Arnold; 41-17 Fred E. Hossler/Visuals Unlimited; 41-18 Eye of Science/Photo Researchers. 41-25 Kelley Wise/Vital Imaging; 41.27 ambas PhotoDisc

Capítulo 42

42-1 George Bernard/Animals Animals; 42-2 Norbert Wu/Mo Young Productions; 42-9 Richard Kessel & Randy Kardon/Tissues Organs/Visuals Unlimited; 42-13 CNRI/Phototake 42-14 Lennart Nilsson, The Body Victorious, Dell Publishing Company; 42-17 Science Source/Photo Researchers; 42-18a Ed Reschke; 42-18b W. Ober/Visuals Unlimited; 42-20a Frans Lanting/Minden Pictures; 42-20b Peter Batson/Image Quest Marine; 42-20c H. W. Pratt/Biological Photo Service; 42-20d Dave Haas; 42-22b Thornas Eisner; 42-23 izquierda Richard Kessel & Randy Kardon/Tissues & Organs/Visuals Unlimited; 42-23 derecha CNRI/Photo Researchers; 42-25 Hans Rainer Dunker, Justus Leibig University, Giessen; 42-31 Stan Lindstedt

Capítulo 43

43-1 Biology Media/Photo Researchers; 43-3 Science Photo Library/Photo Researchers; 43-15 David Scharf/Peter Arnold; 43-16 Lennart Nilsson/Boehringer Ingelheim International GmbH; 43-17 Gopal Murti/Phototake; 43-20 Lennart Nilsson/Boehringer Ingelheim International GmbH; 43-21 CNRI/SPL/Photo Researchers; 43-22 Lennart Nilsson/Boehringer Ingelheim International GmbH

Capítulo 44

44-1 Peter Reese/Nature Photo Library; 44-2 Nigel J. Dennis/NHPA/Photo Researchers; 44-4 ambas John Crowe; 44-1 3b Lise Bankir. From Urinary concentrating ability: insights de comparative anatomy. Bankir y de Rouffignac, Am J. Physiol Regul Integr Comp Physlol, 1985; 249: 643-666; 44-13d Richard Kessel y Randy Kardon/Tissues & Organs/Visuals Unlimited; 44-17 Michael y Patricia Fogden/Minden Pictures; 44-18 rata canguro Mary McDonald/Nature Photo Library; 44-18 castor Michael Quinton/Minden Pictures; 44-18 corre caminos Gerry Ellis/Minden Pictures; 44-18 iguana Daniel Heuclin/NHPA/Photo Researchers; 44-18 trucha Tim Martin/Nature Photo

Library; 44-18 rana Laurie Campbell/NHPA/Photo Researchers; 44-18 atún Juan Carlos Calvin/AGE fotostock

Capítulo 45

45-1 Ralph A. Clevenger/CORBIS; 45-5 VVG/SPL/Photo Researchers; 45-10 Custom Medical Stock Photo; 45-14 Photodisc

Capítulo 46

46-Î Robin Chittenden/CORBIS; 46-2 David Wrobel, Monterey Bay Aquarium; 46-3 Daid Crews, fotografia de P. de Vries; 46-4 Stephan Myers; 46-5 Dwight Kuhn; 46-6 William Ferguson; 46-17 todo Lennart Nilsson/Albert Bonniers Vorlag AB; 46-21 UHB Trust/Stone

Capítulo 47

47-1 Lennart Nilsson/Albert Bonniers Vorlag AB; 47-2 Historical Collections, College of Physicians, Philadelphia; 47-4 todas Jerry Schatten y col.; 47-7a-d George von Dassow; 47-9 ambas Richard Kessel y Gene Shih/Visuals Unlimited; 47-11 Charles A Ettensohn, Carnegie Mellon University; 47-14-1 CABISCO/Visuals Unlimited; 47-14-3 Thomas Poole, SUNY Health Science Center; 47-15 Carolina Biological Supply/Phototake; 47-21 Reproducida de Jean Paul Thiery Journal of Cell Biology 96 (1983): 462-473; 47-22 ambas Janet Heasman, University of Minnesota; 47-23 ambas Hiroki Nishida, Developmental Biology 121 (1987): 526. Reproducción con autorización de la Academic Press; 47-26a Kathryn Tosney, University of Michigan; 47-27 Cortesía de Dennis Summerbell

Capítulo 48

48-1. G. Fesl MD, Dept. of Neuroradiology, LMU Munich, Germany; 48-7 N. Kedershi/Photo Researchers; 48-8 Alan Peters, de Bear, Connors, y Paradiso, Neuroscience: Exploring the Brain ©1996, p. 43; 48-16 E. R Lewis, University of California; 48-29 Marcus Raichle, MD, Washington University School of Medicine, 48-34 Fred H Gage. The Salk Institute, Laboratory of Genetics; 48-35 Martin M. Rotker/Photo Researchers

Capítulo 49

49-1 Stephen Dalton/NHPA; 49-4 superior OSF/Animals Animals; 49-4 inferior R. A. Steinbrecht, Max Planck Institute; 49-5a Joe McDonald/Animals Animals; 49-5b Flip Nicklin/Minden Pictures; 49-7 John L. Pontier/Animals Animals; 49-16 De Richard Elzinga, Fundamentals of Entomology 3 ed. © 1987, p. 185. Reproducido con autorización de Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ; 49-29 todas H. E. Huley; 49-36 Dave Watts/NHPA/Photo Researchers; 49-37 Vance A. Tucker

Capítulo 50

50-1 Mark Moffett/Minden Pictures; 50-2 PhotoDisc; 50-3a Amos Nachoum/The Image Bank; 50-3b Joe McDonald/CORBIS; 50-3c Tom Bean/CORBIS; 50-3d B. Tharp/Photo Researchers; 50-3e Yann Arthus-Bertrand/CORBIS; 50-4 Erich Hartmann/Magnum Photos; 50-7 Richard Ditch; 50-9 Hubert Stadler/CORBIS; 50-17-1 izquierda Allen Russel/Index Stock; 50-17-1 derecha Gerry Ellis/Minden Pictures; 50-17-2 David Muench/CORBIS 50-17-3 izquierda Ron Watts/CORBIS; 50-17-3 derecha Charles McDowell/Grant Heilman Photography; 50-17-4 James Randklev/The Image Bank; 50-17-5 Stuart Westmorland/CORBIS; 50-17-6 Stuart Westmorland/CORBIS; 50-17-7 Digital Vision; 50-17-8 William Lange/Woods Hole Oceanographic Institution; 50-20-1 Frans Lanting/Minden Pictures; 50-20-2 Joe McDonald/CORBIS; 50-20-3 Wolfgang Kaehler/CORBIS; 50-20-4 John D. Cunningham/Visuals Unlimited; 50-20-5 Tom Bean/The Image Bank; 50-20-6 Bill Ross/CORBIS 50-20-7 Kennan Ward/CORBIS; 50-20-8 Darrell Gulin/CORBIS

Capítulo 51

51-1 Tim Davis/Stone; 51-2 Anthony Calfo; 51-3 Kim Taylor/Bruce Coleman; 51-6 Operation Migration; 51-8 Michael Quinton/Minden Pictures; 51-10 Robert Pickett/CORBIS; 51-11 Lowell L. Gelz y Lisa Davis; 51-13 Therese Markow y de Watts; 51-16 Harry Engels/Animals Animals; 51-17 Clive Bromhall/OSF/Animals Animals; 51-18a Gary A. Nafis; 51-18b Breck P. Kent/Animals Animals/Earth Scenes; 51-25a Thomas Mangelsen/Minden Pictures; 51-25b James H. Robinson/Animals Animals/Earth Scenes; 51-25e Bill Schomoker; 51-26 Fred Bavendam/Minden Pictures; 51-27 Dorling Kindersley; 51-29 G S. Wilkinson; 51-30 Michio Hoshino/Minden Pictures; 51-35 Erik Svensson; 51-33 Jennifer Jarvis, University of Cape Town; 51-35 Stephen Kraseman/Peter Arnold; 51-37 principal Richard Wrangham, Harvard University; 51-37 inserto Alissa Crandali/CORBIS; 51-38 Bob Winsett/Index Stock Imagery

Capítulo 52

52-1 Yva Momatiuk, John Eastcott/Minden Pictures; 52-3a Stone; 52-3b Frans Lanting/Minden Pictures; 52-3c Niall Benvie/CORBIS; 52-6 Tom Bean/CORBIS; 52-7 H. Willcox/Wildlife Pictures/Peter Arnold; 52-8a Jean Louis Batt/Taxi; 52-8b Christine Osborne/CORBIS; 52-16 Adrian Bailey/Aurora Photos; 52-17 Wolfgang Kaehler/CORBIS; 52-21 Joe McDonald/CORBIS

Capítulo 53

53-1 Martin Harvey/Peter Arnold; 53-3 izquierda Joseph T. Collins/Photo Researchers; 53-3 derecha Kevin de Queiroz, National Museum of Natural History; 53-5 C. Allan Morgan/Peter Arnold; 53-6 Michael y Patricia Fogden/CORBIS; 53-7a Stephen J. Krasemann/Photo Researchers; 53-7b Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures; 53-8a Edward S. Ross; 53-8b Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography; 53-9 Michael y Patricia Fogden/CORBIS; 53-10 Peter Johnson/CORBIS; 53-16a Bill Cursinger/National Geographic Image Collection; 53-18 Darrell Gulin/CORBIS; 53-19 Sally D. Hacker, Oregon State University; 53-21 todas Frank Gilliam, Marshall University; 53-22a Michael Quinton/Minden Pictures; 53-22b, Scott T. Smith/CORBIS; 53-23 Tom Bean/CORBIS; 53-24a Charles Mauzy/CORBIS; 53-24b Tom Bean/DRK; 53-24c Glacier Bay National Park and Preserve

Capítulo 54

54-1 Alex Wetmore; 54-3 Fritz Poelking/AGE fotostock; 54-5 C. B. Field, M. J. Behrenfeld, J. T. Randerson y P. Falkowski. 1998. "Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components". Science 281:237-240; 54-7 Reproducido con autorización de D.W. Schindler, Science 184 (1974): 897, figura 1.49. ©1974 American Association for the Advancement of Science; 54-15 Thomas Del Brase/Photographer's Choice; 54-19a-b Hubbard Brook Research Foundation; 54-20 Javier Larrea/AGE Fotostock; 54-25 Will Owens Photography; 54-28a-b NASA/Goddard Space Flight Center Scientific Visualization Studio

Capítulo 55

55-1 Wayne Lawler/CORBIS; 55-3a Neil Lucas/Nature Picture Library; 55-3b Mark Carwardine/Still Pictures/Peler Arnold; 55-3c Foead, Yahya y Sumiadi/WWF BTNUK; 55-4 Scott Camazine/Photo Researchers; 55-5 Gary Braasch/Woodfin Camp y col.; 55-6a Michael Fogden/Animals Animals; 55-6b Mark E. Gibson/Visuals Unlimited; 55-7 Richard Vogel/Gamma Liaison/Getty Images; 55-8 Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International; 55-10 William Ervin/SPL/Photo Researchers; 55-11 Craighead Environmental Research Institute; 55-13a Tim Thompson/CORBIS; 55-13b David Sieren/Visuals Unlimited; 55-13b Blanche Haning/The Lamplighter; 55-14a Yann Arthus-Bertrand/CORBIS; 55-14b James P Blair/National Geographic Image Collection; 55-15 Richard O. Bierregaard (h.); 55-16 Alan Sirulnikoff/SPL/photo Researchers; 55-19 Frans Lanting/Minden Pictures; 55-20 fotografia por John Parks/WWF con aprobación de Verata District, Fiji; 55-22-1 izquierda Stewart Rood, University of Lethbridge; 55-22-1 derecha South Florida Water Management District (WPB); 55-22-2 superior izquierda Daniel H. Janzen; 55-22-2 inferior izquierda Bert Boekhoven; 55-22-2 superior derecha Jean Hall/Holt Studios/Photo Researchers; 55-22-2 inferior derecha Kenji Morita/Environment Division, Tokyo Kyuei Co., Ltd.; 55-24a Serge de Sazo/Photo Researchers; 55-24b Frans Lanting/Minden Pictures

CRÉDITOS DE LAS ILUSTRACIONES

Las siguientes figuras son adaptaciones de Christopher K. Matthews y K. E. van Holde, *Biochemistry*, 2nd ed., Menlo Park, CA: Benjamin Cummings. © 1996 The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc.: 4-6, 9-9 y 17-16b y c.

Las siguientes figuras son adaptaciones de Wayne M. Becker, Jane B. Reece y Martin F. Poenie, *The World of the Cell*, 3rd ed., Menlo Park, CA: Benjamin Cummings. © 1996 The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc.: 4-7, 6-7, 7-8, 11-7a, 11-10, 17-10, 19-13, 19-16 y 20-7

Las figuras 6-9 y 6-23 y los orgánulos dibujados en figuras 6-12, 6-13, 6-14 y 6-20 son adaptaciones de ilustraciones de Tomo Narashima en Elaine N. Marieb, *Human Anatomy y Physiology*, 5th ed., San Francisco, CA: Benjamin Cummings. © 2001 Benjamin Cummings, una impresión de Addison Wesley Longman, Inc. Las figuras 6-12, 49-10 y 49-11 son también de *Human Anatomy y Physiology*, 5th ed.

Las figuras 46-16, 48-22, 48-24, 49-26, 49-29 y 49-33 son adaptaciones de Elaine N. Marieb, *Human Anatomy and Physiology*, 4th ed., Menlo Park, CA: Benjamin Cummings. © 1998 Benjamin Cummings, una impresión de Addison Wesley Longman, Inc.

Las siguientes figuras son adaptaciones de Murray W. Nabors, *Introduction to Botany*, San Francisco, CA: Benjamin Cummings. © 2004 Pearson Education. Inc., Upper Saddle River, New Jersey: 30-12j, 38-3c, 39-13 y 41-10.

Algunas illustraciones empleadas en *BIOLOGY*, Seventh Edition, son adaptaciones de Neil Campbell, Brad Williamson y Robin Heyden, *Biology: Exploring Life*, Needham, MA, Prentice Hall School Division. © 2004 por Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, NJ. Artistas: Jennifer Fairman; Mark Foerster; Carlyn Iveon; Phillip Guzy; Steve McEntee; Stephen McMath; Karen Minot; Quade y Emi Paul, Fivth Media y Nadine Sokol.

1-10 y gráfico en el cuadro 1-1 adaptado de figura 4 de L. Giot y col., "A Protein Interaction Map of *Drosophila melanogaster*", *Science*, Dec. 5, 2003, p. 1733 Copyright © 2003 AAAS. Reproducido con autorización de la American Association for the Advancement of Science; 1-27 Mapa proporcionado cortesía de David W. Pfennig, University of North Carolina at Chapel Hill; 1-29 Mapa proporcionado cortesía de David W. Pfennig, University of North Carolina at Chapel Hill. Datos en los gráficos de torta basados en D. W. Pfennig y col. 2001. Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature* 410: 323.

3-7a Adaptado de Scientific American, Nov. 1998, p. 102.

4-8 Adaptado de una ilustración de Clark Sill, Columbia University

5-13 De *Biology: The Science of Life*, 3/e by Robert Wallace y col.. Copyright © 1991. Reproducido con autorización de Pearson Education, Inc.; **5-20a** y b Adaptado de D. W. Heinz, W. A. Baase, E. W. Dahlquist, B. W. Matthews. 1993. How amino-acid insertions are allowed in an alpha-helix of T4 lysozyme. *Nature* 361:561; **5-20e** y f © Ilustración, Irving Geis. Los derechos son propiedad de Howard Hughes Medical Institute. Prohibida su reproducción sin permiso; **cuadro 6-1** Adaptado de W. M. Becker, L. J. Kleinsmith y J. Hardin, *The World of the Cell*, 4th ed. (San Francisco, CA: Benjamin Cummings, 2000), p. 753.

9-5a y b Copyright © 2002 de Molecular Biology of the Cell, 4^{th} ed. por Bruce Alberts y col., fig. 2-69, p. 92. Garland Science/Taylor y Francis Books, Inc.

10-14 Adaptado de Richard y David Walker. *Energy, Plants and Man*, fig. 4-1, p. 69. Sheffield: University of Sheffield. © Richard Walker. Utilizado por cortesía de Oxygraphics.

12-12 Copyright © 2002 de *Molecular Biology of the Cell*, 4th ed., por Bruce Alberts y col. fig. 18-41, p. 1059. Garland Science/Taylor y Francis Books, Inc.

17-12 Adaptado de L. J. Kleinsmith y V. M. Kish. 1995. *Principles of Cell and Molecular Biology* 2nd ed. New York, NY: HarperCollins. Reproducido con autorización de Addison Wesley Educational Publishers.

19-17b © Ilustración, Irving Geis. Los derechos son propiedad de Howard Hughes Medical Institute. Prohibida su reproducción sin permiso. Cuadro 19-1 De A. Griffiths y col. 2000. *An Introduction to Genetic Analysis*, 7/e, Cuadro 26-4, p. 787. New York: W. H. Freeman y Compañía. Copyright © 2000 W. H. Freeman y Compañía

20-9 Adaptado de Peter Russell, *Genetics*, 5^{th} ed., fig. 15-24, p. 481, San Francisco, CA: Benjamin Cummings. © 1998 Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, New Jersey; **20-11** Adaptado de una figura deChris A. Kaiser y Erica Beade.

21-15 Copyright ©2002 de *Molecular Biology of the Cell*, 4th ed., por Bruce Alberts y col., fig. 21-17, p. 1172. Garland Science/Taylor & Francis Books, Inc.; **21-23** Adaptado de una ilustración de William McGinnis; **21-24** Brine shrimp adaptado de M. Akam. 1995. *Hox genes* and the evolution of diverse body plans. *Philosophical Transactions B*. 349:313-319. © 1995 Royal Society of London. En Wolpert y col. 1998. Principles of Development, fig. 15-10, p. 452. Oxford: Oxford University Press.

22-13 Adaptado de R. Shurman y col. 1995. Journal of Infectious Diseases 171:1411.

23-13 Adaptado de A. C. Allison, 1961. Abnormal hemoglobin and erythrocyte enzyme-deficiency traits. En *Genetic Variation in Human Populations*, ed. G. A. Harrison. Oxford: Elsevier Science.

24-7 Adaptado de D. M. B. Dodd, Evolution 11: 1308-1311; 24-14 Adaptado de M. Strickberger. 1990. Evolution. Boston: Jones y Bartlett; 24-16 Adaptado de L. Wolpen. 1998 Principles of Development. Oxford University Press; 24-18 Adaptado de M.I. Coates. 1995. Current Biology 5:844-848.

25-18 Adaptado de S. Blair Hedges. The origin y evolution of model organisms. fig. 1, p. 840. *Nature Reviews Genetics* 3: 838-849.

26-7 Adaptado de D. Futuyma. 1998. *Evolutionary Biology*, 3rd ed., p. 128. Sunderland, MA: Sinauer Associates; **26-18a** Map Adaptado de http://geologyer.usgs.gov/eastern/plates.html; **26-8** Datos de M. J. Benton. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268:55; **26-15** Figura 4c de "The Antiquity of RNA-based Evolution" por G.F Joyce y col., *Nature*, vol. 418, p. 217. Copyright © 2002 Nature Publishing Co.; **26-10** Adaptado de David J. Des Marais. Setiembre 8, 2000. When did photosyn-

thesis emerge on Earth? *Science* 289:1703-1705; **26-17** Datos de A. H. Knoll y S. B. Carroll, June 25, 199. *Science* 284:2129-2137.

27-6 Adaptado de Gerard. J. Tortora, Berdell R. Funke y Christine L. Case. 1998. *Microbiology: An Introduction*, 6th ed. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings. © 1998 Benjamin Cummings, una impresión de Addison Wesley Longman, Inc.

28-3 Figura 3 de Archibald y Keeling, "Recycle Plastics", *Trends in Genetics*, vol, 18, No. 1, 2, 2002, p. 352 Copyright © 2002 con autorización de Elsevier, **28-12** Adaptado de R. W. Bauman. 2004 *Microbiology*, fig. 12-7, p. 350. San Francisco, CA: Benjamin Cummings © 2004 Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, New Jersey.

29-13 Adaptado de Raven y col. Biology of Plants, 6th ed. fig. 19.7.

Cuadro 30-1 Adaptado de Randy Moore y col. *Botany*, 2nd ed. Dubuque, IA: Brown, 1998, Cuadro 2-2, p. 37.

34-8a Adaptado de J. Mallatt y J. Chen. "Fossil sister group of craniates: predicted and found". *Journal of Morphology*, vol 251 no. 1 fig. 1 5/15/03, © 2003 Wiley-Liss, Inc., a Wiley Co; 34-8b. Adaptado de D. G. Shu y col. 2003 Head and backbone of the early Cambrian vertebrate Haikouichthys. Nature 421:528, fig. 1, part 1. © 2003 Nature Publishing Group. 34-12 Adaptado de K. Kardong, Vertebrates: Comparative Anatomy, Function and Evolution, 3/e, © 2001McGraw-Hill Science/Engineering/Mathematics. **34-19** Adaptado de C. Zimmer 1999 Al the Water's Edge. Free Press, Simon & Schuster p 90; 34-20 Adaptado de C. Zimmer. 1999. At the Water's Edge Free Press. Simon & Schuster p. 99; 34-32 Adaptado de Stephen J. Gould y col. 1993. The Book of Life. London: Ebury Press, p. 96. Reproducido con autorización de Random House UK Ltd; 34-41 Dibujado a partir de fotos de fósiles: O tugenensis foto en Michael Balter, Early hominid sows division, ScienceNow, febrero 22, 2001, © 2001 American Association for the Advancement of Scienc. A. ramidus kadabba foto de Timothy White, 1999/Brill Atlanta. A. anamensis, A. garhi y H. neanderthalensis adaptado de The Human Evolution Coloring Book. K platyops dibujado a partir de una foto en Meave Leakey y col. New hominid genus from eastern Africa shows diverse centro Pliocene lineages. Nature, marzo 22, 2001. 410:431 P. boisei dibujado a partir de una foto de David Bill. H. ergaster dibujado a partir de una foto en www. Inhandmuseum.com. S. tchadensis dibujado a partir de una foto en Michel Brunet y col. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, Nature, julio 11, 2002, 418:147, fig. 1b.

35-21 Gráfico de torta Adaptado de Nature, diciembre 14, 2000, 408:799.

39-17 Gráfico, **38-18** Adaptado de M. Wilkins 1988. *Plant Waching.* Facts of File Publ.; **39-29** Reproducido con autorización de Edward Framer, 1997, *Science* 276:912. Copyright © 1997 American Association for the Advancement of Science.

40-17 Adaptado de ilustración por Enid Kotschnig in B. Heinrich, 1987. Thermoregulation in a winter moth. *Scientific American* 105; 40.20 Adaptado con autorización de B. Heinrich, 1974, *Science* 185:747-756. © 1974 American Association for the Advancement of Science.

41-5 Adaptado de J. Marx, "Cellular Warriors at the Battle of the Bulge", Science, vol. 299, p. 846. Copyright © 2003 American Association for the Advancement of Science. Ilustración: Katharine Sutliff; 41-13 Adaptado de Lawrence G. Mitchell, John A. Mutchmor y Warren D. Dolphin. 1988. Zoology. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings. © 1988 The Benjamin Cummings Publishing Company; 41-15 Adaptado de R. A. Rhoades y R. G. Pflanzer. 1996. Human Physiology, 3/e., fig. 22-1, p. 666 Copyright © 1996 Saunders.

43-7 Adaptado de Gerard J. Tortora, Berdell R Funke y Christine I. Case. 1998. *Microbiology: An Introduction*, 6th ed. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings. © 1998 Benjamin Cummings, una impresión de Addison Wesley Longman. Inc.

44-5 Datos de la rata canguro. Adaptados de Schmidt-Nielsen. 1990. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 4th ed., p. 339. Cambridge: Cambridge University Press; **44-6** Adaptado de K.B. Schmidt-Nielsen y col., "Body tempetature of the camel and its relation to water economy", *American Journal of Physiology*. Vol. 10, № 188, (dic.), 1956, figura 7. Copyright © 1956 American Physiological Society. Usado con autorización; **44-8** Adaptado de Lawrence G. Mitchell, John A. Mutchmor y Warren D. Dolphin. 1988. *Zoology*. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings. © 1988 The Benjamin Cummings Publishing Company.

47-20 De Wolpert y col. 1998. *Principles of Development*, fig. 8-25, p. 251 (derecha). Oxford: Oxford University Press. Con autorización de la Oxford University Press; **47-23b** De Hiroki Nishida, *Developmental Biology* vol. 121, p. 526, 1987, Copyright ⊚1987, con autorización de Elsevier; **47-25** Experimento y lado izquierdo de "Resultados": De Wolpert y col. 1998 *Principles of Development*, fig. 1-10. Oxford: Oxford University Press. Con autorización de la Oxford University Press; **Lado derecho de "Resultados**": figura 15-12, p. 604 from *Developmental Biology*, 5th ed. por Gilbert y col. Copyright ⊚ 1997 Sinauer Associates. Usado con autorización.

48-13 De G. Matthews, Cellular Physiology of Nerve and Muscle. Copyright © 1986 Blackwell Science. Usado con autorización; **48-33** Adaptado de John G. Nicholls y col. 2001. From Neuron to Brain, 4th ed., fig. 23-24. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc. © 2001 Sinauer Associates.

49-19 Adaptado de Bear y col. 2001. Neuroscience: Exploring the Brain, 2nd ed., figs.11-8 y 11-9, pp. 281 y 283. © Hagerstown, MD: Lippincott Williams & Wilkins 2001 Lippincott Williams & Wilkins; 49-22 Adaptado de Shepherd. 1988. Neurobiology, 2nd ed., fig. 11-4, p. 227. Oxford University Press. (De V G. Dethier. 1976. The Hungry Fly. Cambridge, MA: Harvard University Press, 49-23 (inferior) Adaptado de Bear y col. 2001. Neuroscience: Exploring the Brain, 2nd ed., fig. 8-7, p. 196. Hagerstown, MD: Lippincott Williams & Wilkins. © 2001 Lippincott Williams & Wilkins; 49-27b Saltamontes Adaptado de Hickman y col. 1993. Integrated Principles of Zoology, 9th ed., fig. 22-6, p. 518. New York: McGraw-Hill Higher Education. © 1995 The McGraw-Hill Companies.

50-2 Adaptado de G. Caughly, N. Shepherd y J. Short. 1987. *Kangaroos: Their Ecology and Management in the Sheep Rangelands of Australia*, fig. 1-2, p. 12, Cambridge: Cambridge University Press. Copyright © 1987 Cambridge University Press, **50-7a** Datos del U. S. Geological Survey; **50-8** Datos de W. J. Fletcher. 1987. Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods algae: effects of experimental removals. *Ecological Monographs* **57**:89-109; **50-14** Adaptado de L. Roberts. 1989. How fast can trees migrate? *Science* **243**:736, fig. 2. © 1989 por la American Association for the Advancement of Science; **50-19** Adaptado de Heinrich Walter y Siegmar-Walter Breckle. 2003. *Walter's Vegetation of the Earth*, fig. 16, p. 36. Springer-Verlag, © 2003.

51-3b Adaptado de N. Tinbergen. 1951. The Study of Instinct. Oxford: Oxford University Press. Con permiso de Oxford University Press; 51-10 Adaptado de C. S. Henry y col. 2002. The inheritance of mating songs in two cryptic, sibling lacewings species (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysoperla). Genetica 116: 269-289, fig. 2; 51-14 Adaptado de Lawrence G. Mitchell, John A. Mutchmor y Warren D. Dolphin. 1988. Zoology. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings. © 1988 The Benjamin/Cummings Publishing Company; 51-15 Adaptado de N. L. Kotpi y B. D. Wisenden.2001. Learned recognition of novel predator odour by zebra danios, Danio rerio, following time-shifted presentation of alarm cue y predator odour. Environmental Biology of Fishes 61: 205-211, fig. 1; 51-19 Adaptado de M. B. Sokolowski y col. 1997. Evolution of foraging behavior in *Drosophila* by density-dependent selection. Proceedings of the National Academy of Sciences of the Unidaded States of America. 94: 7373-7377, fig. 2b; 51-21a Adaptado de una fotografía por Jonathan Blair en Alcock. 2002. Animal Behavior; 7th ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers; 51-21b De P. Berthoid y col., "Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species", Nature, vol. 360, 12/17/92, p. 668. Copyright © 1992 Nature Publishing, Inc. Usado con autorización, 51-28 K. Witte y N. Sawka. 2003. Sexual imprinting on a novel trait in the dimorphic zebra finch: sexes differ. Animal Behaviour 65: 195-203. Art. adaptado de http://www.unibielefeld.de/biologie/vhf/KW/Forschungsprojekte2.html; Cuadro 51-1 Source: J. K. Bester-Meredith and C. A. Marler. 2003. Vasopressin y the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered Peromyscus mice. Behavioral Neuroscience 117:455-463.

52-4 Adaptado de P. W. Sherman y M. L. Morton, "Demography of Belding's ground ssquirrels", *Ecology*, Vol. 65, № 5, p. 1622, 1984. Copyright © 1984 Ecological Society of America. Usado con autorización; **52-13c** Datos por cortesía de P. Arcese y J. N. M. Smith, 2001; **52-14** Adaptado de J. T. Enright. 1976. Climate and population regulation: the biogeographer's dilemma. *Oecologia* 24:295-310; **5-15b** Datos de J. N. M. Smith y P. Arcese; **52-18** Datos por cortesía de Rolf O. Peterson, Michigan Technological University, 2004; **52-19** Datos de Higgins y col. Mayo 30, 1997. Stochastic dynamics y deterministic skeletons: population behavior of Dungeness crab. *Science*; **52-20** Adaptado de J.N.M. Smith y col., 1996, "A metapopulation approach to the population biology of the song sparrow *Melospiza melodia*". IBIS. Vol. 138, fig. 3, pp. 120-128; **52-23** Datos de la U. S. Census Bureau International Data Base; **52-24** Datos de Population Reference Bureau 2000 y U. S. Census

Bureau International Data Base, 2003; **52-25** Datos de la U. S. Census Bureau International Data Base; **52-26** Datos de la U. S. Census Bureau International Data Base 2003; **52-27** Datos de J. Wackernagel y col. 1999. National natural capital accounting with the ecological footprint concept. *Ecological Economics* 29: 375-390. **Cuadros 52-1** y **52-2** Datos de P. W. Sherman y M. L. Morton. 1984. Demography of Belding's Ground Squirrels. *Ecology* 65:1617-1628. © 1984 por la Ecological Society of America.

53-3 A. S. Rand and E. E. Williams. 1969. The anoles of La Palma: aspects of their ecological relationships. Breviora 327. Museum of Comparative Zoology, Harvard University @ Presidents and Fellows of Harvard College; 53-13 Adaptado de E. A. Knox. 1970. Antarctic marine ecosystems. En Antarctic Ecology, ed. M. W. Holdgate, 69-96. London: Academic Press; **53-14** Adaptado de D. L. Breitburg y col. 1997. Varying effects of low dissolved oxygen on trophic interactions in an estuarine food web. Ecological Monographs 67: 490. Copyright © 1997 Ecological Society of America; 53-15 Adaptado de B. Jenkins, 1992. Productivity, disturbance y food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats. Oikos 65: 252. Copyright © 1992 Oikos, Sweden; 53-17 Adaptado de J. A. Estes y col. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. Science 282:474. Copyright ©1998 por la American Association for the Advancement of Science; 53-19 Datos de S. D. Hacker y M. D. Bertness. 1999. Experimental evidence for factors maintaining plant species diversity in a New England marsh. *Ecology* 80: 2064-2073; **53-23** Adaptado de R. L. Crocker y J. Major. 1955. Soil Development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. Journal of Ecology 43: 427-448; 53-24d Datos de F. S. Chapin, III, y col. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. Ecological Monographs 64: 149-175. 53-25 Adaptado de D. J. Currie. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. American Naturalist 137: 27-49; 53-26 Adaptado de F. W. Preston. 1960. Time and space and the variation of species. Ecology 41: 611-627; 53-28 Adaptado de F. W. Preston. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity Ecology 43: 185-215, 410-432.

54-2 Adaptado de D. L. DeAngelis. 1992. Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs. New York: Chapman & Hall; 54-6 Adaptado de J. H. Ryther y W. M. Dunstan, 1971 Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. Science 171:1008-1013; 54-8 Datos de M. L. Rosenzweig, 1968. New primary productivity of terrestrial environments: Predictions from climatologic data, American Naturalist 102:67-74. 54-9 Adaptado de S. M. Cargill y R. L. Jefferies. 1984. Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. Journal of Applied Ecology 21:657-668; 54-17a Adaptado de R. E. Ricklefs. 1997. The Economy of Nature, 4th ed. © 1997 por W. H. Freeman y compañía. Usado con autorización; 54-21 Adaptado de G. E. Likens y col. 1981. Interactions between major biogeochemical cycles in terrestrial ecosystems. En Some Perpsectives of the Major Biogeochemical Cycles, ed. G. E. Likens, 93-123. New York: Wiley; 54-22 Adaptado del National Atmospheric Deposition Program (NRSP-3) National Trends Network. (2004). NADP Program Office, Illinois State Water Survey, 2204 Griffith Dr., Champaign, IL 61820. http://nadp.sws.uiuc.edu; 54-24 Datos temperatura del U. S. National Climate Data Center, NOAA. "Datos de CO, de C. D. Keeling y T. P. Whorf, Scripps Institution of Oceanography; 54-26 Datos del British Antarctic Survey; Cuadro 54-1 Datos de Menzel y Ryther, Deep Sea Ranch 7(1961):276-281.

55-9 Adaptado de Charles J. Krebs. 2001. Ecology, 5th ed., fig. 19-1. San Francisco, CA: Benjamin Cummings. 2001 Benjamin Cummings, una impresión de Addison Wesley Longman, Inc.; 55-10 Adaptado de R. L. Westemeier y col. 1998. Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. Science 282:1696. 1998 por la American Association for the Advancement of Science; 55-12 Datos de K. A. Keating y col. 2003. Estimating numbers of females with cubs-of-the-year in the Yellowstone grizzly bear population. *Ursus* 13:161-174 y de M. A. Haroldson. 2003. Unduplicated females. Pages 11-17 in C.C. Schwartz y M. A. Haroldson, eds. Yellowstone grizzly bear investigations. Annual Report of the Interagency Grizzly Bear Study Team 2002. U.S. Geological Survey, Bozeman, Montana; 55-17 De N. Myers y col.., "Biodiversity hotspots for conservation priorities", Nature, vol. 403, p. 853, 2/24/2000. Copyright © 2000 Nature Publishing, Inc. Usado con autorización; 55-18 Adaptado de D. Newmark. 1985. Legal and biotic boundaries of western North American national parks: a problem of congruence. Biological Conservation 33:199. © 1985 Elsevier Applied Science Publishers Ltd., Barking, England; 55-21 Adaptado de A. P. Dobson y col. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277:515. © 1997 por la American Association for the Advancement of Science; 55-23 Datos del Instituto Nacional de Estadística y Censos de Costa Rica y Centro Centroamericano de Población, Universidad de Costa Rica.

Glosario

aberturas faríngeas En los embriones de cordados, aberturas que se forman a partir de las hendiduras faríngeas y que comunican con el exterior, que más tarde se desarrollan en las aberturas de las branquias en muchos vertebrados.

abiótico No viviente.

abisal Referencia a la profunda zona béntica del océano.

aborto Interrupción de un embarazo en curso.
absorción Captación de pequeñas moléculas de nutrientes por el cuerpo de un organismo; la tercera etapa principal del procesamiento de los alimentos, que sigue a la digestión.

abundancia relativa Diferencias en la abundancia de diferentes especies en una comuni-

dad.

acantodios o acantodianos Grupo de antiguos peces con mandíbula del período devónico.

accidente cerebrovascular o ictus Muerte de tejido nervioso en el cerebro, generalmente como consecuencia de la ruptura o bloqueo de arterias en la cabeza.

acelomado Animal de cuerpo sólido que carece de cavidad entre el intestino y la pared exte-

rior del cuerpo.

aceptor primario de electrones Molécula especializada que comparte el centro de reacción con el par de moléculas de clorofila *a* del centro de reacción; acepta un electrón de una de estas dos moléculas de clorofila.

acervo génico El conjunto total de genes en una población en un instante determinado.

acetil CoA Acetil coenzima A: compuesto de entrada al ciclo del ácido cítrico en la respiración celular, formado por un fragmento de piruvato unido a una coenzima.

acetilación de histonas Unión de grupos acetilo a ciertos aminoácidos de las proteínas histo-

nas

acetilcolina Uno de los neurotransmisores más comunes. Actúa uniéndose a receptores y alterando la permeabilidad de la membrana postsináptica a iones específicos, despolarizando o bien hiperpolarizando la membrana.

ácido Sustancia que aumenta la concentración de iones hidrógeno de una solución.

 ácido abscísico Hormona vegetal que inhibe el crecimiento, a menudo antagonizando las acciones de las hormonas de crecimiento.
 Dos de sus numerosos efectos son promover el estado de dormancia de la semilla y facilitar la tolerancia a la sequedad.

ácido desoxirribonucleico (DNA) Molécula de ácido nucleico de doble cadena helicoidal capaz de replicarse y determinar la estructura hereditaria de las proteínas de una célula.

ácido gamma aminobutírico (GABA) Aminoácido que funciona como neurotransmisor en el SNC.

ácido graso Ácido carboxílico de larga cadena de carbonos. Los ácidos grasos varían en su longitud y en el número y localización de los enlaces dobles; tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol forman grasa.

ácido graso no saturado Ácido graso que posee uno o más enlaces dobles entre los carbonos en la cola hidrocarbonada. Dichos enlaces reducen el número de átomos de hidrógeno

unidos al esqueleto de carbono.

ácido graso saturado Ácido graso en el cual todos los carbonos de la cola hidrocarbonada están conectados mediante enlaces simples, maximizando así el número de átomos de hidrógeno que pueden unirse al esqueleto de carbonos.

ácido jasmónico Importante molécula en la defensa de la planta contra los herbívoros.

ácido nucleico Polímero (polinucleótido) constituido por muchos monómeros de nucleótidos; sirve como un proyecto para la síntesis de proteínas y, por medio de la acción de las proteínas, para todas las actividades celulares. Los dos tipos de ácidos nucleicos son el DNA y el RNA.

ácido ribonucleico (RNA) Tipo de ácido nucleico que consta de monómeros de nucleótido con un azúcar ribosa y las bases nitrogenadas adenina (A), citosina (C), guanina (G) y uracilo (U); generalmente monocatenario; tiene funciones en la síntesis de proteínas y como genoma de algunos virus.

ácido salicílico Hormona vegetal que puede ser parcialmente responsable de la activación de la resistencia sistémica adquirida a los agen-

es patogenos

ácido úrico Precipitado insoluble de un residuo nitrogenado excretado por las serpientes terrestres, insectos y muchos reptiles y aves.

ácidos grasos esenciales Ciertos ácidos grasos no saturados que los animales no pueden fabricar.

aclimatación Adaptación fisiológica a un cambio de un factor ambiental.

acomodación Adaptación automática del ojo para focalizar objetos cercanos.

acoplamiento energético En el metabolismo celular, el uso de la energía liberada a partir de una reacción exergónica para impulsar una reacción endergónica.

acrosoma Vesícula en el extremo de un espermatozoide que lo ayuda a penetrar en el

óvulo.

actina Proteína globular constituida por cadenas, dos de las cuales se entrelazan en forma helicoidal formando microfilamentos en el músculo y en otros elementos contráctiles de las células.

activador Proteína que se une al DNA y estimula la transcripción de un gen específico. acuaporina Proteína de transporte en la membrana plasmática de una célula vegetal o animal que facilita específicamente la difusión del agua a través de la membrana (ósmosis).

adaptación evolutiva Acumulación de características heredadas que facilita la capacidad del organismo para sobrevivir y reproducirse en ambientes específicos.

adaptación sensitiva Tendencia de las neuronas sensitivas para hacerse menos sensibles cuando son estimuladas repetidamente.

adenilato ciclasa Enzima que convierte el ATP en AMP cíclico en respuesta a una señal química.

adenohipófisis Véase hipófisis anterior. adhesión Atracción entre diferentes tipos de moléculas

adrenalina Hormona catecolamínica secretada por la médula suprarrenal que media las respuestas de lucha o huída ante el estrés de corto plazo; también tiene funciones como neurotransmisor.

adrenocorticotrofina (ACTH) Hormona trófica producida y segregada por la hipófisis anterior que estimula la producción y secreción de hormonas esteroides por la corteza suprarrenal.

adventicia Término que describe cualquier órgano vegetal que crece en una localización atípica, como las raíces que crecen de los tallos

aeróbico Que contiene oxígeno; se refiere a un organismo, ambiente o proceso celular que necesita oxígeno.

aerobio obligado Organismo que necesita oxígeno para la respiración celular y que no puede vivir sin oxígeno.

agente oxidante Aceptor de electrones en una reacción redox.

agente reductor El donante de electrones en un reacción redox.

agricultura sustentable Métodos de producción agrícula a largo plazo que son ambientalmente seguros.

aislamiento reproductivo Existencia de factores biológicos (barreras) que impiden a los miembros de dos especies producir híbridos viables y fértiles.

ajuste inducido Modificación de la forma del sitio activo de una enzima de manera que se une más estrechamente con el sustrato, inducida por la entrada del sustrato.

alantoides Una de las cuatro membranas extraembrionarias; sirve como repositorio de los desechos nitrogenados del embrión.

albura Capas exteriores de xilema secundario que todavía transportan savia del xilema.

aldosterona Hormona suprarrenal que actúa en los túbulos distales del riñón para estimular la reabsorción de sodio (Na+) y el flujo pasivo de agua a partir del ultrafiltrado.

- **alelos** Versiones alternativas de un gen que producen efectos fenotípicos característicos y diferentes.
- alelo dominante Alelo que está totalmente expresado en el fenotipo de un heterocigota.
- alelo recesivo Alelo cuyo efecto fenotípico no se observa en un heterocigoto.
- alga Protista fotosintético que se asemeja a una planta.
- alga dorada Crisofita; un alga biflagelada, característicamente unicelular, con pigmentos carotenoides amarillos y marrones.
- alga marrón Feofita; protista marino multicelular autótrofo que es el tipo más común de alga marina. Las algas marrones incluyen al kelo
- alga roja Protista marino fotosintético que contiene el pigmento accesorio ficoeritrina. La mayoría son multicelulares.
- alga verde Protista fotosintético unicelular, que forma colonias, o multicelular, que posee cloroplastos verdes. Las algas verdes están estrechamente emparentadas con las plantas.

almidón Polisacárido de reserva de las plantas constituido totalmente por glucosa.

- alopoliploide Tipo común de especie poliploide que resulta de dos especies diferentes que se cruzan entre sí y combinan sus cromosomas.
- alternancia de generaciones Ciclo de vida en el que hay tanto una forma diploide multicelular, el esporofito, como una forma haploide multicelular, el gametofito; característico de plantas y algunas algas.

altruismo Comportamiento que reduce la aptitud de un individuo mientras que simultáneamente aumenta la aptitud de otro.

altruísmo recíproco Comportamiento altruísta entre individuos no relacionados, por el cual el individuo altruista actual se beneficiará en el futuro cuando el actual beneficiario se comporte de manera recíproca.

alvéolo Una de las bolsas de aire multilobuladas, en fondo de saco ciego, que constituye la superficie de intercambio gaseoso de los pulmones.

ameba Grado de protista que se caracteriza por la presencia de seudópodos.

amebocito Célula semejante a una ameba que se mueve mediante seudópodos, que se encuentra en la mayoría de los animales; dependiendo de las especies, puede digerir y distribuir alimento, eliminar desechos, formar fibras esqueléticas, combatir infecciones y modificarse transformándose en otros tipos celulares.

amilasa salival Enzima de la glándula salival que hidroliza el almidón y el glucógeno.

- amina biógena Neurotransmisor derivado de un aminoácido.
- aminoácido Molécula orgánica que posee tanto un grupo carboxilo como un grupo amino. Los aminoácidos sirven como monómeros de las proteínas.
- aminoácido esencial Un aminoácido que un animal no puede sintetizar por sí mismo y debe ser obtenido de los alimentos. En el adulto humano hay ocho aminoácidos esenciales.
- aminoacil-tRNA sintetasa Enzima que une cada aminoácido con el tRNA correcto.

- amniocentesis Técnica de diagnóstico prenatal por la que el líquido amniótico, obtenido por aspiración mediante una aguja insertada dentro del útero, se analiza para detectar ciertos defectos genéticos y congénitos del feto
- amnios La más interna de las cuatro membranas extraembrionarias; encierra un saco lleno de líquido en el que está suspendido el embrión.
- amniota Miembro de un clado de tetrápodos que posee un huevo amniótico que contiene membranas especializadas que protegen al embrión, que incluye mamíferos, aves y otros reptiles.
- amoníaco Molécula pequeña, muy tóxica, constituida por tres átomos de hidrógeno y un átomo de nitrógeno; producida por fijación de nitrógeno y como un producto de desecho del metabolismo de las proteínas y de los ácidos nucleicos.

amonite Miembro de un clado de tetrápodos que fue el invertebrado predador dominante durante millones de años, hasta la finalización del período cretáceo.

AMP cíclico (cAMP) Monofosfato cíclico de adenosina, molécula de forma anular producida a partir del ATP, que es una frecuente molécula señal intracelular (segundo mensajero) en las células eucariontes (por ejemplo, en las células endocrinas de los vertebrados). También es un regulador de algunos operones bacterianos.

amplificación Refuerzo de la energía del estímulo que de otra manera sería muy débil para ser transportado al sistema nervioso.

amplificador o potenciador Segmento de DNA que contiene múltiples elementos de control que pueden estar localizados muy lejos del gen que regulan.

anaeróbico Que carece de oxígeno; se refiere a un organismo, ambiente o proceso celular que carece de oxígeno y que puede ser envenenado por éste.

anaerobio facultativo Organismo que produce ATP por respiración aeróbica en presencia de oxígeno, pero que en condiciones anaeróbicas cambia a la fermentación.

anaerobio obligado Organismo que no puede utilizar el oxígeno y que es intoxicado por el oxígeno.

anafase Cuarta etapa de la mitosis, en la que las cromátidas de cada cromosoma se han separado y los cromosomas hijos se desplazan hacia los polos de la célula.

análisis de viabilidad de población (PVA) Método para predecir si una población va a persistir o no.

analogía Semejanza entre dos especies que se debe a la evolución convergente y no a la descendencia de un ancestro común con el mismo rasgo.

anatomía Estudio de la estructura de un organismo.

andrógeno Cualquier hormona esteroidea, como la testosterona, que estimula el desarrollo y el mantenimiento del sistema reproductor masculino y las características sexuales secundarias.

anemia drepanocítica Enfermedad genética humana causada por un alelo recesivo que pro-

duce la sustitución de un solo aminoácido en la proteína hemoglobina; se caracteriza por glóbulos rojos deformados que pueden ocasionar numerosos síntomas.

aneuploidía Aberración cromosómica en la que uno o más cromosomas están presentes en copias excesivas o son deficientes en número.

anfibio Miembro de la clase de tetrápodos Amphibia, que incluye a las salamandras, sapos y cecilias.

anfioxo Miembro del subfilo Cephalocordata, cordados marinos con forma de hoja que carecen de esqueleto.

angiosperma Planta con flores, que forma semillas dentro de una cámara protectora que se denomina ovario.

angiospermas basales Linajes más primitivos de las plantas con flores, incluidos *Amborella*, nenúfares, anís estrellado y parientes.

angiotensina II Hormona que estimula la constricción de las arteriolas precapilares y aumenta la reabsorción de NaCl y agua en los túbulos proximales del riñón, aumentando la presión y el volumen sanguíneo.

anhidrobiosis Capacidad de sobrevivir en un estado de dormancia cuando se seca el hábitat de un organismo.

Animalia Reino constituido por eucariontes multicelulares que ingieren su alimento.

anión Ion cargado negativamente.

antera En una angiosperma, el saco de polen terminal de un estambre, donde los granos de polen constituyen los gametos masculinos

anteridio En las plantas, el gametangio masculino, una cámara húmeda en la que se desarrollan los gametos.

anterior Referencia al extremo cefálico de un animal con simetría bilateral.

anticodón Triplete de bases especializado situado en un extremo de una molécula de tRNA que reconoce un codón complementario particular en una molécula de mRNA.

anticoncepción Prevención del embarazo.
anticuerpo Proteína secretada por células plasmáticas (células B diferenciadas) que se une a un antígeno particular y lo marca para eliminarlo; también se denomina inmunoglobulina. Todas las moléculas de anticuerpo tienen la misma estructura en forma de Y.
Su forma monomérica está constituida por dos cadenas pesadas idénticas y dos cadenas livianas idénticas unidas por puentes disulfuro.

anticuerpo monoclonal Cualquiera de una preparación de anticuerpos que han sido producidos por un único clon de células cultivadas, y por esa razón son todos específicos para el mismo epítopo.

antígeno Macromolécula que provoca una respuesta inmunitaria en los linfocitos.

antiparalelo La distribución opuesta del esqueleto azúcar-fosfato en la doble hélice del DNA.

antocero Pequeña planta herbácea no vascular que es miembro del filo Anthocerophyta.

antropoide Miembro de un grupo de primates constituido por los simios (gibón, orangután, gorila, chimpancé, y bonobo), monos y humanos.

anual Planta con flores que completa la totali-

dad de su ciclo de vida en un año o en una única temporada de crecimiento.

aparato de Golgi Orgánulo en células eucariontes que consiste en pilas de sacos membranosos aplanados que modifican, almacenan, y vehiculizan productos del retículo endoplasmático.

aparato yuxtaglomerular (AYG) Tejido especializado que libera la enzima renina cuando la presión sanguínea o el volumen sanguíneo disminuye en la arteriola aferente que provee de sangre al glomérulo.

apéndice Extensión pequeña, en forma de dedo, del ciego de los vertebrados; contiene una masa de glóbulos blancos que contribu-

yen a la inmunidad.

apicomplexo Protozoo parásito. Algunos apicomplexos producen enfermedades en el hombre.

apomixis Producción asexual de semillas.

apoplasto En las plantas, la continuidad de las paredes celulares más los espacios extracelulares.

apoptosis Cambios que se producen en una célula cuando sufre la muerte celular programada y que son iniciados por señales que desencadenan la activación de una cascada de proteínas suicidas en la célula destinada a morir.

aprendizaje Cambio de conducta que resulta de la experiencia.

aprendizaje asociativo Capacidad adquirida de asociar un estímulo con otro, también denominado condicionamiento clásico.

aprendizaje espacial Modificación de la conducta basada en la estructura espacial del medio ambiente.

aprendizaje social Modificación de la conducta a través de la observación de otros individuos.

aptitud Contribución que un individuo realiza al conjunto de genes de la nueva generación, en relación a la contribución de otros individuos.

aptitud inclusiva Efecto total que tiene un individuo sobre la proliferación de sus genes produciendo su propia descendencia y proveyendo la ayuda que permita a otros parientes cercanos aumentar la producción de su descendencia.

aptitud relativa Contribución de un genotipo a la próxima generación comparado con la contribución de genotipos alternativos en el mismo locus.

árbol filogenético Diagrama ramificado que representa una hipótesis sobre relaciones evolutivas.

árbol ultramétrico Árbol filogenético en el cual las longitudes de las ramas reflejan las mediciones del tiempo geológico.

arcosaurio Miembro del grupo de los reptiles que incluye a los cocodrilos, aligatores, dinosaurios y aves.

Archaea Uno de los dos dominios procarióticos, el otro es Bacteria.

área crítica de biodiversidad Área relativamente pequeña con una concentración excepcional de especies endémicas y un gran número de especies amenazadas y en peligro.

arquegonio En las plantas, el gametangio femenino, una cámara húmeda en la que se desarrollan los gametos. arquenterón Cavidad revestida por el endodermo, formada durante el proceso de gastrulación, que se desarrolla para formar el tracto digestivo de un animal.

arrecife de coral Ecosistema tropical, de aguas cálidas, dominado por las estructuras esqueléticas duras secretadas primariamente por los cnidarios residentes.

arroyo Cuerpo de agua que fluye, generalmente pequeño, frío y claro.

arteria Vaso que transporta la sangre desde el corazón hacia los órganos de todo el cuerpo. arteria renal Vaso sanguíneo que aporta la san-

gre al riñón.

arteriola Vaso que transporta la sangre entre una arteria y un lecho capilar.

arteriola aferente Vaso sanguíneo que aporta sangre a la nefrona.

arteriola eferente Vaso sanguíneo que drena una nefrona.

artrópodo Celomado segmentado con un exoesqueleto quitinoso, apéndices articulados, y un cuerpo formado por diferentes grupos de segmentos.

asa de Henle Asa de gran longitud, contorneada en forma de horquilla, con una rama descendente y otra ascendente, de los túbulos renales en el riñón de los vertebrados; tiene funciones en la reabsorción de agua y sales.

asco Cápsula de esporas en forma de bolsa localizada en la punta de una hifa dicariótica de un ascomiceto.

ascocarpo Cuerpo con fruto de un hongo con bolsa.

ascomiceto Véase hongo con bolsa.

aspartato Aminoácido que funciona como un neurotransmisor del SNC.

áster Distribución radial de microtúbulos cortos que se extiende de cada centrosoma hacia la membrana plasmática de la célula en la que se está produciendo la mitosis.

astrocito Célula de la glía que proporciona soporte estructural y metabólico a las neuro-

ateroesclerosis Enfermedad cardiovascular en la que las denominadas placas ateroscleróticas se desarrollan y crecen en la pared interna de las arterias, reduciendo sus diámetros internos

átomo La unidad más pequeña de la materia que conserva las propiedades de un elemento.

ATP (adenosina trifosfato) Nucléosido trifosfato que contiene adenina, que libera energía libre cuando se hidrolizan sus enlaces fosfato. Esta energía se utiliza para impulsar reacciones endergónicas en las células.

ATP sintasa Grupo de varias proteínas de membrana que se encuentran en las crestas de las mitocondrias (y en la membrana plasmática de las bacterias), que actúan mediante un mecanismo quimiosmótico junto con las cadenas de transporte de electrones adyacentes, utilizando la energía de un gradiente de concentración de iones hidrógeno para producir ATP. La ATP sintasa proporciona una entrada a través de la cual los iones de hidrógeno se difunden dentro de la matriz de una mitocondria.

aurícula Cámara que recibe la sangre de retorno al corazón en los vertebrados.

autoincompatibilidad Capacidad de una planta

con semilla de rechazar su propio polen y algunas veces el polen de individuos estrechamente emparentados.

autopoliploide Individuo que tiene más de dos juegos de cromosomas, todos derivados de una única especie.

autosoma Cromosoma que no participa directamente en la determinación del sexo, en oposición a los cromosomas sexuales.

autótrofo Organismo que obtiene su alimento de móleculas orgánicas sin necesidad de alimentarse de otros organismos o sustancias derivadas de otros organismos. Los autótrofos utilizan la energía del sol o de la oxidación de sustancias inorgánicas para sintetizar moléculas orgánicas a partir de las inorgánicas

auxina Término que se refiere primariamente al ácido indolacético (AIA), una hormona vegetal natural que tiene una variedad de efectos, entre ellos la elongación celular, la formación de la raíz, el crecimiento secundario y el crecimiento del fruto.

avirulento Término que describe a un agente patógeno que puede dañar solo moderadamente, pero no matar, a la planta huésped.

axón Prolongación o extensión característicamente larga de una neurona, que conduce los impulsos nerviosos alejándose del cuerpo celular en dirección a las células diana.

bacteria Uno de los dos dominios procarióticos, siendo el otro Archaea.

bacterias fijadoras de nitrógeno Microorganismos que reabastacen los minerales nitrogenados en el suelo transformando el nitrógeno en amonio.

bacteriófago Virus que infecta bacterias; también denominado fago.

bacteroides Forma de *Rhizobium* contenida en las vesículas formadas por las células de la raíz de un nódulo radical.

báculo Hueso localizado en el pene de los roedores, mapaches, morsas, ballenas, y otros mamíferos que contribuye a la rigidez del pene

banda A Región ancha que corresponde a la longitud de los filamentos gruesos de las miofibrillas.

banda de Caspary Anillo de cera impermeable al agua en las células endodérmicas de las plantas que bloquea el flujo pasivo de agua y solutos hacia la estela por medio de paredes celulares.

banda I Área cerca del ángulo del sarcómero donde hay solamente filamentos delgados.

banda preprofásica Microtúbulos en la corteza (citoplasma exterior) de una célula que están concentrados formando un anillo.

barrera hematoencefálica Distribución capilar especializada en el cerebro que restringe el pasaje de la mayoría de las sustancias dentro del cerebro, impidiendo de esa manera fluctuaciones dramáticas en el medio ambiente cerebral.

barrera postcigótica Cualquiera de los varios mecanismos aislantes de varias especies que impide que los híbridos provenientes de dos especies diferentes se desarrollen en adultos viables y fértiles.

barrera precigótica Barrera reproductiva que impide el apareamiento entre especies o evi-

ta la fecundación de los óvulos si se intenta un cruzamiento interespecífico.

base Sustancia que reduce la concentración de iones hidrógenos de una solución.

basidio Apéndice reproductivo que produce esporas sexuales en las branquias de los hongos en forma de clava.

basidiocarpo Elaborado cuerpo fructífero del micelio dicariótico de un hongo en forma de clava

 basidiomiceto Véase hongo en forma de clava.
 bastón Uno de los dos tipos de fotorreceptores de la retina de los vertebrados; sensible al blanco y negro, posibilita la visión nocturna.

bentos Comunidad de organismos que viven en la zona béntica de un bioma acuático.

bienal Planta con flores que necesita dos años para completar su ciclo de vida.

bilaterio Miembro del clado Bilateria, animales con simetría bilateral.

bilis Mezcla de sustancias que se produce en el hígado, se almacena en la vesícula biliar, y actúa como detergente en el intestino para contribuir a la digestión y absorción de las grasas.

binomial Nombre latinizado, en dos partes, de una especie, que consta del género y un epíteto específico.

bioenergética Flujo de energía a través de un animal, tomando en consideración la energía almacenada en los alimentos que consume, la energía utilizada para las funciones básicas, actividad, crecimiento, reproducción y regulación, y la energía que se pierde al ambiente como calor o en los desechos.

biogeografía Estudio de la distribución pasada y presente de las especies.

bioinformática Utilización de la capacidad de las computadoras, programas y modelos matemáticos, para procesar e integrar la información biológica de numerosos conjuntos de datos.

biología Estudio científico de la vida.

biología de la conservación Estudio integrado de la ecología, biología evolutiva, fisiología, biología molecular, genética y biología conductista, en un esfuerzo para mantener la diversidad biológica en todos los niveles.

biología de sistemas Enfoque para estudiar la biología cuyo objetivo es modelar la conducta dinámica de todos los sistemas bioló-

bioma Uno de los principales ecosistemas del mundo, clasificado según la vegetación predominante y caracterizado por las adapataciones de los organismos a dicho ambiente particular.

bioma oceánico pelágico La mayor parte de las aguas del océano alejadas de la costa, constantemente mezcladas por las corrientes oceánicas.

biomanipulación Técnica para restaurar los lagos eutróficos que reduce las poblaciones de algas mediante la manipulación de los consumidores de mayor nivel de la comunidad en lugar de cambiar los niveles de nutrientes o de adicionar tratamientos químicos.

biomasa Peso seco de la materia orgánica que comprende un grupo de organismos en un hábitat particular.

biopelícula o película biológica Colonia de pro-

cariontes que recubren una superficie y que establecen una cooperación metabólica.

biorremediación Utilización de organismos vivos para desintoxicar y restaurar ecosistemas polutos y degradados.

biosfera Porción total de la Tierra habitada por vida; suma de todos los ecosistemas del planeta.

biota Todos los organismos que son parte de un ecosistema.

biotecnología Manipulación de organismos vivos o de sus componentes para la fabricación de productos útiles.

biótico Relativo a los organismos vivos del medio ambiente.

blastocele Cavidad llena de líquido que se forma en el centro de la blástula embrionaria.

blastocisto Estadio embrionario en los mamíferos; formación hueca redondeada de células que se produce una semana después de la fecundación en los seres humanos.

blastodermo Capa embrionaria de células en división que se apoyan sobre el vitelo no dividido de gran tamaño.

blastómero Pequeña célula de un embrión en etapa precoz.

blastoporo Abertura del arquenteron en la gástrula que se desarrolla formando la boca en los prostostomas y el ano en los deuterostomas

blástula Formación hueca redondeada de células que señala el estadio final de la segmentación durante la etapa inicial del desarrollo embrionario.

bloqueo lento de la polispermia Formación de la envoltura de fecundación y otras modificaciones en la superficie del óvulo que impiden la fusión del óvulo con más de un espermatozoide.

bloqueo rápido de la polispermia Despolarización de la membrana del óvulo 1 a 3 segundos después de que el espermatozoide se une a la capa vitelina. La reacción impide que espermatozoides adicionales se fusionen con la membrana plasmática del óvulo.

bolo Bola lubricada de alimento ya masticado.
bomba de protones Mecanismo de transporte
activo en las membranas celulares que utiliza ATP para forzar la salida de iones hidrógeno de una célula, generando un potencial
de membrana en dicho proceso.

bomba de sodio-potasio Proteína de transporte especial en la membrana plasmática de las células animales que transporta el sodio afuera de la célula y el potasio adentro de la célula, en contra de sus gradientes de concentración.

bomba electrógena Proteína de transporte iónico que genera un voltaje a través de una membrana

bosque de coníferas Bioma terrestre caracterizado por inviernos largos y fríos, dominado por coníferas.

bosque templado deciduo, bosque templado caducifolio Bioma localizado en regiones de altitud media donde hay suficiente humedad para sostener el crecimiento de grandes árboles deciduos, de hojas anchas.

bóveda o dosel Capa superior de vegetación en un bioma terrestre.

branquia Extensión localizada de la superficie

corporal de varios animales acuáticos, especializada para el intercambio de gases.

braquiópodo Lofoforado marino con una concha dividida en una mitad dorsal y ventral. Los braquiópodos son denominados también conchas lámpara.

brasinoesteroides Hormonas esteroideas de las plantas que tienen una variedad de acciones, que incluyen el alargamiento celular, el retraso de la abscisión de las hojas, y la promoción de la diferenciación del xilema.

briofita Un musgo ó hepática; una planta no vascular que habita en la tierra pero carece de muchas de las adaptaciones terrestres de las plantas vasculares.

bronquio Uno de los dos tubos respiratorios que se ramifican desde la tráquea hacia los pulmones.

bronquíolo Una de las ramas delgadas de los bronquios que transporta el aire a los alvéolos.

buffer Sustancia que se presenta en sus formas ácida y básica en una solución y que minimiza los cambios en el pH cuando se agregan ácidos o bases extraños a la solución.

bulbo raquídeo La parte más inferior del cerebro de los vertebrados, comúnmente denominada médula oblongada; ensanchamiento del cerebro posterior, dorsal al cordón espinal anterior, que controla las funciones autónomas, homeostáticas, entre ellas la respiración, la actividad de corazón y los vasos sanguíneos, la deglución, la digestión y los vómitos.

cadena alimentaria Ruta a lo largo de la cual los alimentos son transferidos desde un nivel trófico hacia otro nivel trófico, comenzando con los productores de alimentos.

cadena de transporte de electrones Secuencia de móleculas (proteínas de membrana) transportadoras de electrones por las que se impulsan electrones durante las reacciones redox que liberan energía utilizada para sintetizar ATP.

cadena liviana Uno de los dos tipos de cadenas polipeptídicas que constituyen la molécula de anticuerpo y la del receptor de células B, que consta de una región variable, que forma parte del sitio de unión del antígeno, y una región constante.

cadena molde Cadena de DNA que proporciona el molde para ordenar la secuencia de nucleótidos en un transcrito de RNA.

cadena pesada Una de los dos tipos de cadenas polipeptídicas que constituyen una molécula de anticuerpo y una célula B receptora; consta de una región variable, que contribuye al sitio de unión con el antígeno, y una región constante.

cadherinas Importante clase de moléculas de adhesión célula a célula.

caja homeótica (homeo box) Secuencia de 180 nucleótidos dentro de genes homeóticos y algunos otros genes del desarrollo que está ampliamente conservada en los animales. Secuencias similares se encuentranen las plantas y en los procariontes.

caja TATA Secuencia promotora de DNA esencial para formar el complejo de iniciación de la transcripción.

- calcitonina Hormona segregada por la glándula tiroides que disminuye los niveles de calcio en la sangre, promoviendo el depósito de calcio en el hueso y la excreción de calcio en los riñones.
- caliptra Capa protectora de tejido gametofítico que recubre total o parcialmente una cápsula inmadura en numerosos musgos.
- calor Cantidad total de energía cinética causada por el movimiento molecular en un cuerpo de materia. El calor es energía en su forma más azarosa.
- calor de vaporización Cantidad de calor que un líquido debe absorber para que 1 g de líquido sea transformado al estado gaseoso.
- calor específico Cantidad de calor que debe ser absorbida o perdida para que 1 g de sustancia modifique su temperatura en 1 °C.
- caloría (cal) Cantidad de energía calórica necesaria para aumentar la temperatura de 1 g de agua en 1 °C. La Caloría (con una C mayúscula), habitualmente utilizada para indicar el contenido de energía de un alimento, es una kilocaloría.
- callo Una masa de células indiferenciadas en división, en el extremo cortado de un brote.
- cambio de fase Desplazamiento de una fase de desarrollo a otra.
- cámbium de corcho Cilindro de tejido meristemático en plantas madereras que reemplaza la epidermis con células de corcho más gruesas y duras.
- cámbium vascular Cilindro de tejido meristemático en las plantas leñosas que añade capas de tejido vascular secundario denominado xilema secundario (madera) y floema secundario.
- canal alimentario Tracto digestivo que consiste en un tubo que se extiende desde la boca hasta el ano.
- canal iónico regulado por ligando Poro proteico en la membrana plasmática que se abre o se cierra en respuesta a una señal química, permitiendo o bloqueando el flujo de iones específicos.
- canal iónico regulado por voltaje Canal iónico especializado que se abre o cierra en respuesta a cambios en el potencial de membrana.
- canal iónico Canal proteico en la membrana de una célula que permite el pasaje de iones específicos a favor de su gradiente de concentración.
- canal iónico regulado Canal regulado para un ion específico. Cuando los canales iónicos se abren o se cierran, el potencial de membrana de la célula se altera.
- canal regulado Canal proteico en la membrana celular que se abre o cierra en respuesta a un estímulo particular.
- canales iónicos mecanosensitivos Poro proteico en la membrana plasmática de una célula que se abre cuando la membrana se deforma mecánicamente, permitiendo el pasaje de ciertos iones.
- **capa de hidratación** Esfera de moléculas de agua alrededor de cada ion disuelto.
- capa de valencia Capa de energía más externa de un átomo, que contiene los electrones de valencia que participan de las reacciones químicas del átomo.

- capa superficial del suelo Mezcla de partículas derivadas de rocas, organismos vivos y humus.
- **capacidad de carga** Tamaño máximo de la población que puede ser soportado por los recursos disponibles, simbolizado como *K*.
- capacidad ecológica Base actual de recursos de un país.
- capacidad vital Máxima cantidad de aire que un sistema respiratorio puede inhalar y exhalar.
- capas germinales Las tres principales capas que forman los diferentes tejidos y órganos del cuerpo de un animal.
- capilar Vaso sanguíneo microscópico que penetra en los tejidos y está constituido por una única capa de células endoteliales que permite el intercambio entre la sangre y el líquido intersticial.
- capilares peritubulares Red de vasos sanguíneos delgados que rodea a los túbulos proximales y distales del riñón.
- cápside Cubierta proteica que encierra el genoma viral. Puede tener forma de bastón, poliédrica, o formas aún más complejas.
- cápsula de Bowman Receptáculo en forma de copa en el riñón de los vertebrados que es el segmento inicial expandido de la nefrona, donde ingresa el filtrado desde la sangre.
- cápsula (1) Capa adherente que rodea las paredes celulares de algunos procariontes, protegiendo la superficie celular y algunas veces contribuyendo a adherir las células a la superficie. (2) Esporangio de una briófita (musgos y hepáticas).
- carácter Característica hereditaria observable. carácter cuantitativo Característica hereditaria que varía continuamente a lo largo de un rango, más que de una manera cualitativa (o ésto, o aquéllo).
- carácter derivado compartido Novedad evolutiva que se desarrolla en un clado particular.
- carácter primitivo compartido Carácter que se presenta en especies afuera de un taxón particular.
- carga crítica Cantidad de nutriente agregado, generalmente nitrógeno o fósforo, que puede ser absorbido por las plantas sin dañar la integridad del ecosistema.
- cariogamia Fusión de núcleos de dos células, como parte de la singamia.
- cariotipo Presentación de los pares de cromosomas de una célula ordenados por tamaño y
- carnívoro Un animal, como el tiburón, el halcón o la araña, que come a otros animales.
- carotenoide Pigmento accesorio, amarillo o anaranjado, presente en el cloroplasto de las plantas. Absorbiendo las longitudes de onda de la luz que no puede absorber la clorofila, los carotenoides amplían el espectro de colores que pueden promover la fotosíntesis.
- carpelo Órgano reproductor de una flor que produce el óvulo, formado por el estigma, el estilo y el ovario.
- cartílago Tipo de tejido conectivo flexible con abundancia de fibras de colágeno embebidas en condroitín sulfato.
- casquete 5' Extremo 5' de una molécula de premRNA modificada mediante la adición de un casquete de nucléotido de guanina. catalizador Agente químico que modifica la ve-

- · locidad de una reacción sin ser consumido por la reacción.
- catastrofismo Hipótesis de Georges Cuvier por la que cada frontera entre estratos corresponde temporalmente a una catástrofe, como una inundación o sequía, que destruyó muchas de las especies que vivían allí en ese momento.
- catecolamina Cualquiera de una clase de compuestos, incluyendo la adrenalina y noradrenalina, que son sintetizados a partir del aminoácido tirosina.
- catión Un ion con carga positiva, producido por la pérdida de uno o más electrones.
- causa próxima o causalidad inmediata En la conducta animal, una pregunta focalizada en los estímulos del medio ambiente, si es que hay alguno, que desencadenan un acto de comportamiento particular, así como también en los mecanismos genéticos, fisiológicos y anatómicos subyacentes a dicho comportamiento.
- causalidad final En la conducta animal, una pregunta que se focaliza en la significación evolutiva de un acto de comportamiento.
- cavidad abdominal Cavidad corporal en los mamíferos que alberga principalmente partes de los sistemas digestivo, excretor y reproductor. Está separada de la cavidad torácica por el diafragma.
- cavidad corporal Espacio que contiene líquido entre el tracto digestivo y la pared del cuerpo.
- cavidad del manto Cámara llena de agua donde se encuentran las branquias, el ano y los poros excretores de un molusco.
- cavidad gastrovascular Extensa bolsa que sirve como sitio de digestión extracelular y vía de pasaje para dispersar materiales a través de la mayor parte del cuerpo de un animal.
- cavidad oral La boca de un animal.
- cavidad torácica Cavidad corporal en los mamíferos que alberga los pulmones y el corazón. Está rodeada en parte por las costillas y separada de la cavidad abdominal inferior por el diafragma.
- CD4 Proteína de superficie, presente en la mayoría de las células T helper, que se une a las moléculas MHC de clase II en las células presentadoras de antígeno, facilitando la interacción entre el linfocito T y la célula presentadora de antígeno.
- CD8 Proteína de superficie, presente en la mayoría de las células citotóxicas, que se une a las moléculas MHC de clase I en las células blanco, facilitando la interacción entre los linfocitos T y la célula blanco.
- **cebador** Polinucleótido con un extremo 3' libre, unido mediante apareamiento complementarios de bases a la cadena del molde, que es elongado durante la replicación del DNA.
- **cefalización** Tendencia evolutiva hacia la concentración del equipamiento sensorial en el extremo anterior del cuerpo.
- celoma Cavidad del cuerpo completamente recubierta por el mesodermo.
- celomado Animal que posee un celoma verdadero (cavidad corporal llena de líquido recubierta por tejido completamente derivado del mesodermo).
- **célula** Unidad estructural y funcional fundamental de la vida.

- célula acompañante Tipo de célula vegetal que está conectada a un miembro del tubo criboso por medio de varios plasmodesmos y cuyo núcleo y ribosomas pueden servir para uno o más de los miembros del tubo criboso adyacentes.
- **célula amacrina** Neurona de la retina que contribuye a integrar la información antes de enviarla al cerebro.
- **célula bipolar** Neurona que hace sinapsis con el axón de un bastoncillo o de un cono en la retina del ojo.
- célula de la vaina fascicular Tipo de célula fotosintética distribuida en vainas estrechamente empaquetadas alrededor de las venas de una hoja.
- **célula de Leydig** Célula que produce testosterona y otros andrógenos y está situada entre los túbulos seminíferos del testículo.
- célula de memoria Uno de un clon de linfocitos de larga vida, formados durante la respuesta inmunitaria primaria, que permanece en un órgano linfoide hasta que es activado por la exposición al mismo antígeno que desencadenó su formación. Las células de memoria activadas generan la respuesta inmunitaria secundaria.
- célula de Schwann Tipo de célula glial que forma vainas aislantes de mielina alrededor de los axones de las neuronas en el sistema nervioso periférico.
- célula de transferencia placentaria Célula vegetal que facilita la transferencia de nutrientes desde el progenitor al embrión.
- célula de transferencia Célula acompañante con numerosas invaginaciones de su pared, lo que incrementa la superficie celular y facilita la transferencia de solutos entre el apoplasto y el simplasto.
- célula del colénquima Tipo de célula vegetal flexible que forma hebras o cilindros que sostienen las partes jovenes de la planta sin restringir su crecimiento.
- célula dendrítica Célula presentadora de antígenos, localizada principalmente en los tejidos linfáticos y en la piel, que es particularmente eficiente en presentar antígenos a las células T helper vírgenes, iniciando de esa manera una respuesta inmunitaria primaria.
- **célula diploide** Célula que contiene dos juegos de cromosomas (2n), cada juego heredado de uno de los progenitores.
- célula efectora Célula muscular o glandular que lleva a cabo las respuestas del cuerpo a los estímulos; responde a señales del cerebro o de otro centro de procesamiento del sistema pervioso.
- célula esclerenquimática Tipo de célula vegetal rígida, de soporte, que generalmente carece de protoplastos y posee paredes secundarias gruesas fortalecidas por lignina en su madurez
- célula eucarionte Tipo de célula con un núcleo y orgánulos delimitados por membranas, presente en protistas, plantas, hongos y animales; también denominada eucariota.
- **célula ganglionar** Tipo de neurona en la retina que hace sinapsis con las células bipolares y transmite los potenciales de acción al cerebro por los axones del nervio óptico.
- **célula haploide** Célula que contiene solamente un juego de cromosomas (n).

- **célula horizontal** Neurona de la retina que contribuye a integrar información antes de enviarla al cerebro.
- célula madre Cualquier célula relativamente no especializada que puede dividirse mediante una división simple en una célula hija idéntica y un célula hija más especializada, que puede experimentar una diferenciación adicional.
- **célula mesófila** Célula fotosintética distribuida laxamente, localizada entre la vaina fascicular y la superficie de la hoja.
- célula natural killer (NK) Tipo de glóbulo blanco que puede matar células tumorales y células infectadas por virus; un importante componente de la inmunidad innata.
- célula neurosecretora Célula nerviosa especializada que libera una hormona en la corriente sanguínea en respuesta a señales provenientes de otras células nerviosas; localizada en el hipotálamo y en la médula suprarrenal.
- célula parenquimatosa Tipo de célula vegetal relativamente poco especializada, que lleva a cabo la mayor parte del metabolismo, sintetiza y almacena productos orgánicos, y se desarrolla en un tipo celular más diferenciado.
- célula pilosa o pilórica Tipo de mecanorreceptor que detecta ondas de sonido y otras formas de movimiento en el agua o en el aire.
- célula plasmática Célula efectora de la inmunidad humoral que secreta anticuerpos; se origiana en linfocitos B estimulados por antígenos.
- **célula postsináptica** La célula diana en una sínapsis.
- célula presentadora del antígeno Célula que ingiere bacterias y virus y los destruye, produciendo fragmentos peptídicos que se unen a las moléculas del MHC clase II y son subsiguientemente presentados en la superficie de la célula a las células T helper. Los macrófagos, las células dendríticas y las células B son las principales células presentadoras de antígenos.
- **célula presináptica** Célula transmisora en una sinapsis
- célula procarionte Tipo de célula que carece de un núcleo y de órganulos rodeados por membrana; se encuentra solamente en los dominios Bacteria y Archaea.
- **célula somática** Cualquier célula de un organismo multicelular excepto un espermatozoide o un óvulo.
- **célula T citotóxica** Tipo de linfocito que, al activarse, mata las células infectadas, las células cancerosas y las células trasplantadas.
- célula T helper Tipo de célula T que, cuando es activada, secreta citocinas que promueven la respuesta de las células B (respuesta humoral) y de las células T citotóxicas (respuesta mediada por células) a los antígenos.
- células derivadas Células nuevas que son desplazadas de un meristema apical y continúan dividiéndose hasta que las células que producen se tornan especializadas.
- **células guardianas** Las dos células que flanquean el poro estomático y regulan la abertura y cierre del poro.
- **celulosa** Polisacárido estructural de las paredes celulares, constituido por monómeros de

- glucosa unidos por enlaces glucosídicos b-
- cenocítico Se refiere a una condición multinucleada que resulta de la división repetida de los núcleos sin división citoplasmática.
- centríolo Estructura de la célula animal compuesta por cilindros de tripletes de microtúbulos distribuidos en un patrón 9 + 0. Una célula animal tiene habitualmente un par de centríolos que participan en la división celular.
- centro de reacción Complejo de proteínas asociadas con dos moléculas de clorofila *a* especial y un aceptor primario de electrones. Localizado en la región central de un fotosistema, este complejo desencadena las reacciones luminosas de la fotosíntesis. Excitada por la energía de la luz, una de las moléculas de clorofila cede un electrón al aceptor primario de electrones, que a su vez transfiere un electrón a la cadena de transporte de electrones.
- centro respiratorio Centro cerebral que dirige la actividad de los órganos que participan en la respiración.
- **centrómero** Región centralizada que une a las dos cromátidas hijas.
- centrosoma Material presente en el citoplasma de todas las células eucariontes, importante durante la división celular; centro organizador de los microtúbulos.
- **cerebelo** Parte del encéfalo posterior de los vertebrados, localizado en la región dorsal; sus funciones son la coordinación de los movimientos involuntarios y el equilibrio.
- cerebro Porción dorsal del encéfalo anterior de los vertebrados, compuesto por los hemisferios derecho e izquierdo; centro integrador de la memoria, el aprendizaje, las emociones y otras funciones altamente complejas del sistema nervioso central.
- cerebro anterior Una de las tres regiones ancestrales y embrionarias del cerebro de los vertebrados; se desarrolla para formar el tálamo, el hipotálamo y el cerebro.
- cerebro medio Uno de las tres regiones ancestrales y embrionarias del cerebro de los vertebrados; se desarrolla en los centros de retransmisión e integración sensorial que envían la información sensorial al cerebro.
- cerebro posterior Una de las tres regiones ancestrales y embriológicas del cerebro de los vertebrados; se desarrolla formando el bulbo raquídeo, el puente o protuberancia y el cerebelo.
- **cérvix** Cuello del útero, que se abre dentro de la vagina.
- **ciclina** Proteína reguladora cuya concentración fluctúa cíclicamente.
- ciclo biogeoquímico Uno de los varios circuitos nutritivos, en el que participan tanto componentes bióticos como abióticos de los ecosistemas.
- ciclo cardíaco Alternancia de contracciones y relajaciones del corazón.
- **ciclo celular** Secuencia ordenada de eventos en una célula eucarionte, desde su origen en la división de una célula progenitora hasta su propia división en dos células, compuesto de las fases M, G₁, S y G₂.
- ciclo de Calvin La segunda de las dos etapas

principales de la fotosíntesis (a continuación de las reacciones luminosas), que implica la fijación del ${\rm CO_2}$ atmosférico y la reducción del carbono fijado en hidrato de carbono.

ciclo del ácido cítrico Ciclo químico que comprende ocho pasos en el que se completa la degradación metabólica de las moléculas de glucosa en dióxido de carbono; se produce dentro de la mitocondria; constituye la segunda etapa importante en la respiración celular.

ciclo estral Tipo de ciclo reproductivo en todas las hembras de mamíferos excepto en los primates superiores, en el cual el endometrio no preñado es reabsorbido en lugar de ser eliminado, y la respuesta sexual se produce solamente durante la mitad del ciclo en el estro.

ciclo lisogénico Ciclo de replicación de un fago en el cual el genoma viral se incorpora en los cromosomas bacterianos del húesped como un profago, y no mata al huésped.

ciclo lítico Tipo de ciclo de replicación viral (fago) por el que se liberan nuevos fagos por lisis (y muerte) de la célula huésped.

ciclo menstrual Tipo de ciclo reproductivo de las hembras de los primates superiores, en el cual el endometrio no preñado se elimina en forma de descarga sanguinolenta a través del cuello uterino dentro de la vagina.

ciclo ovárico Repetición cíclica de la fase folicular, ovulación y fase luteínica en el ovario de los mamíferos, reguladas por medio de hormonas.

ciclo uterino Cambios que se producen en el útero durante el ciclo reproductivo de la mujer; también denominado ciclo menstrual.

ciclo vital Secuencia de estados en la historia reproductiva de un organismo que se producen de generación en generación.

ciego Evaginación ciega de un órgano hueco como el intestino.

ciencia del descubrimiento Proceso de inquisitoria científica que se focaliza en la descripción de la naturaleza.

cigoto Producto diploide de la unión de los gametos haploides durante la concepción; óvulo fecundado.

ciliado Tipo de protozoo que se mueve mediante un cilio.

cilíndrica Forma de columna de un tipo de célula epitelial.

cilindro vascular Cilindro central de tejido vascular en una raíz.

cilio Pequeño apéndice celular especializado en la locomoción, formado por un núcleo de nueve dobletes de microtúbulos externos y dos microtúbulos únicos internos envueltos en una extensión de la membrana plasmática.

cinasa dependiente de ciclina (Cdk) Proteincinasa que se activa solamente cuando se une a una ciclina particular.

cinesis Cambio en la velocidad de la actividad o dirección en respuesta a un estímulo.

cinetocoro Región especializada en el centrómero que une a cada cromátida hija con el huso mitótico.

cinetoplástido Un protista, como *Trypanosoma*, que tiene una única mitocondria de gran tamaño que contiene DNA extranuclear.

circuito pulmocutáneo Ruta circulatoria que dirige la sangre hacia la piel y los pulmones.

circuito pulmonar Rama del sistema circulatorio que perfunde a los pulmones.

circuito sistémico Rama del sistema circulatorio que perfunde a todos los órganos del cuerpo y luego regresa con la sangre pobre en oxígeno a la aurícula derecha mediante las venas.

circulación branquial Flujo de la sangre a través de las branquias.

circulación doble Esquema de circulación con circuitos pulmonares y sistémicos separados, que asegura un flujo sanguíneo vigoroso para todos los órganos.

circulación sistémica systemic circulation Movimiento de la sangre a través del circuito sistémico.

cis Distribución de dos átomos distintos al carbono, cada uno de los cuales se une a uno de los carbonos por un doble enlace carbono-carbono, en el cual los dos átomos distintos al carbono están del mismo lado en relación con el doble enlace.

citocina Cualquiera de un grupo de proteínas * segregadas por numerosos tipos de células, incluyendo macrófagos y células T helper, que regulan la función de los linfocitos y otras células del sistema inmunitario.

citocinesis División del citoplasma para formar dos células hijas separadas, inmediatamente después de la mitosis.

citocininas Clase de hormonas relacionadas con las plantas que retardan el envejecimiento y actúan junto con la auxina para estimular la división celular, influenciar las vías de diferenciación y controlar la dominancia apical.

citocromo Proteína que contiene hierro, componente de las cadenas de transporte de electrones en las mitocondrias y los cloroplastos.

citoesqueleto Red de microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios que se ramifican a través de todo el citoplasma y tienen una variedad de funciones mecánicas y de transporte.

citoplasma Todo el contenido de la célula, excluyendo al núcleo, limitado por la membrana plasmática.

citosol Porción semifluida del citoplasma.

cladística Análisis acerca de cómo las especies pueden ser agrupadas en clados.

clado Grupo de especies que incluye una especie ancestral y sus descendientes.

cladograma Diagrama que presenta patrones de características compartidas entre diferentes especies.

clase En la clasificación, categoría taxonómica por encima del orden.

clima Condiciones predominantes del tiempo en una localidad.

climógrafo Representación gráfica de la temperatura y las precipitaciones en una región particular.

clina o gradiente Variación graduada en un rasgo en forma paralela a un gradiente en el ambiente.

clítoris Órgano en la mujer que se llena de sangre y se pone erecto durante la excitación sexual.

cloaca Abertura común de los tractos digestivo,

urinario y reproductivo que se encuentra en muchos vertebrados no mamíferos, pero en algunos pocos mamíferos.

clon (1) Linaje de individuos o células genéticamente idénticas. (2) En un uso popular, un único organismo individual que es genéticamente idéntico a otro individuo. (3) Como verbo (clonar), hacer una o más réplicas genéticas de una célula o individuo. Véase también clonación génica.

clonación génica Producción de múltiples copias de un gen.

clonación Utilización de una célula somática de un organismo multicelular para producir uno o más individuos genéticamente idénti-

clorofila Pigmento verde localizado en los cloroplastos de las plantas. La clorofila *a* puede participar directamente de las reacciones luminosas, que transforman la energía solar en energía química.

clorofila a Tipo de pigmento fotosintético azul verdoso que participa directamente en las

reacciones luminosas.

clorofila *b* Tipo de pigmento fostosintético accesorio amarillo verdoso que transfiere la energía a la clorofila *a*.

cloroplasto Orgánulo que se encuentra solamente en las plantas y en protistas fotosintéticos, que absorbe la luz del sol y la utiliza para impulsar la síntesis de compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y agua.

cnidocito Célula especializada a partir de la cual se ha denominado al filo Cnidaria; presenta una cápsula que contiene un delgado filamento enrollado, que cuando se descarga, funciona como defensa y captura de la presa

coanocito Célula alimentaria flagelada que se encuentra en las esponjas. Tiene un anillo en forma de collar que atrapa las partículas de alimento alrededor de la base de su flagelo.

cóclea Órgano espiral complejo de la audición, que contiene al órgano de Corti.

código de tripletes Conjunto de palabras de tres nucleótidos de largo que especifican los aminoácidos para las cadenas polipeptídicas.

codominancia Situación en la que los fenotipos de los dos alelos son exhibidos en el heterocigota.

codón Secuencia de tres nucleótidos de DNA o mRNA que especifica un aminoácido particular o una señal de terminación; unidad básica del código genético.

coeficiente de parentesco Probabilidad de que un gen particular presente en un individuo sea también heredado de un progenitor o ancestro común en un segundo individuo.

coenzima Molécula orgánica que sirve como cofactor. La mayoría de las vitaminas funcionan como coenzimas en reacciones metabólicas importantes.

coevolución Influencia evolutiva mutua entre dos especies diferentes que interactúan entre sí y que recíprocamente influyen en las adaptaciones de la otra.

cofactor Cualquier molécula no proteica o ion necesario para el funcionamiento apropiado de una enzima. Los cofactores pueden estar permanentemente unidos al sitio activo de la enzima o se pueden unir laxamente con el sustrato durante la catálisis.

cofia de la raíz o caliptra Cono de células en el extremo de la raíz de una planta que protege

al meristema apical.

cognición Capacidad del sistema nervioso de un animal de percibir, almacenar, procesar y utilizar la información obtenida mediante sus receptores sensitivos.

cohesión Unión de moléculas semejantes que permanecen juntas, frecuentemente median-

te puentes de hidrógeno.

cohorte Grupo de individuos de la misma edad, desde que nace hasta que todos mueren.

coito Introducción del pene en la vagina, también denominado acto sexual.

cola de poliadenilato (cola de poli-A) Extremo 3' modificado de una molécula de RNA que consiste en la adición de 50 a 250 nucleótidos de adenina.

colágeno Glucoproteína de la matriz extracelular de las células animales que forma fibras resistentes, que se encuentran extensamente en el tejido conectivo y el hueso; es la proteína más abundante en el reino animal.

coleóptilo Cubierta del brote joven del embrión de una semilla de gramínea.

coleorriza Cubierta de la raíz joven del embrión de una semilla de gramínea.

colesterol Esteroide que es un componente esencial de las membranas de las células animales y que actúa como molécula precursora para la síntesis de otros esteroides de importancia biológica.

coloide Mezcla de líquido y partículas que (debido a su mayor tamaño) permanecen sus-

pendidas en ese líquido.

colon Véase intestino grueso.

colonia Colección de células de la misma especie replicadas en forma autónoma.

coloración aposemática Coloración brillante de los animales con defensas físicas o químicas efectivas, que actúa como una advertencia para los predadores.

coloración críptica Camuflaje, que hace que una presa potencial se vuelve difícil distinguir contra la coloración del fondo.

comensalismo Relación simbiótica en la que un organismo se beneficia pero el otro ni se be-

neficiado ni se perjudica.

competencia interespecífica Competencia por los recursos entre las plantas, entre los animales, o entre descomponedores, cuando hay escasez de recursos.

complejo captador de luz Complejo de proteínas asociado con moléculas de pigmentos (incluyendo clorofila *a*, clorofila *b*, y carotenoides) que captura la energía de la luz y la transfiere a los pigmentos del centro de reacción de un fotosistema.

complejo de ataque a la membrana (MAC)

Complejo molecular que consiste en un
conjunto de proteínas del complemento que
forma un poro en la membrana de las células bacterianas y trasplantadas, ocasionando
la muerte celular por lisis.

complejo de iniciación de la transcripción Ensamblaje completo de los factores de la transcripción y la RNA polimerasa unidos al

promotor.

complejo enzima-sustrato Complejo temporario formado cuando una enzima se une a su(s) molécula(s) de sustrato(s).

complejo mayor de histocompatibilidad (MHC)
Familia de genes que codifican un conjunto
grande de proteínas de superficie de las células denominadas moléculas MHC. Las móleculas MHC de clase I y clase II tienen funciones en la presentación del antígeno a los
linfocitos T. Las moléculas MHC extrañas,
de tejidos trasplantados, pueden desencadenar una respuesta de los linfocitos T que llevan al rechazo del trasplante.

complejo troponina Proteínas reguladoras que controlan la posición de la tropomiosina en

el filamento delgado.

comportamiento innato Comportamiento que está fijo en el desarrollo y bajo un control genético estricto. El comportamiento innato se exhibe en virtualmente la misma forma en todos los individuos de una población, a pesar de diferencias ambientales internas y externas durante el desarrollo y a lo largo de su vida.

compuesto Sustancia que consta de dos o más elementos en una proporción fija.

compuesto iónico Compuesto que resulta de la formación de un enlace iónico; también denominado sal.

comunicación Comportamiento animal que implica la transmisión y recepción de señales, y respuestas a ellas.

comunidad Todos los organismos que habitan un área particular; un conjunto de poblaciones de especies diferentes que viven juntas, lo suficientemente cerca como para establecer interacciones potenciales.

concepción Fecundación de un óvulo por un espermatozoide en los seres humanos.

concepto biológico de especies Definición de las especies como una población o grupo de poblaciones cuyos miembros tienen el potencial de reproducirse en la naturaleza y producir descendencia viable y fértil, pero que no son capaces de producir descendencia viable y fértil con miembros de otras poblaciones

concepto ecológico de especie Definición de las especies en términos de sus roles ecológicos (nichos).

concepto morfológico de especie Definición de las especies por criterios anatómicos mensurables

concepto paleontológico de especie Definición de las especies basada en las diferencias morfológicas conocidas solamente a partir del registro fósil.

concha Caparazón dura de ciertos protistas, incluyendo a los foraminíferos y radiolarios, o el endoesqueleto rígido de un erizo de mar o del dólar de arena.

condicionamiento clásico Tipo de aprendizaje asociativo; asociación de un estímulo generalmente irrelevante con una respuesta fija de comportamiento.

condicionamiento operante Tipo de aprendizaje asociativo en el cual un animal aprende a asociar uno de sus propios comportamientos con una recompensa o castigo y luego tiende a repetir o a evitar dicha conducta; también denominado aprendizaje por ensayo y error

condón Vaina delgada, de látex o de membrana natural, que se adapta sobre el pene para recolectar el semen.

condrictio Miembro de la clase Chondrichtyes, vertebrados con esqueletos constituidos principalmente por cartílago, como los tiburones y las rayas.

condrocito Célula del cartílago que secreta colá-

geno y condroitín sulfato.

conducción saltatoria Transmisión rápida de un impulso nervioso a lo largo de un axón, resultante del salto del potencial de acción de un nódulo de Ranvier al otro, pasando por alto las regiones en la vaina de mielina de la membrana.

conducción Transferencia directa de movimiento térmico (calor) entre moléculas de objetos en contacto directo uno con otro.

conducta agonística Tipo de comportamiento que incluye cierto tipo de competencia, que determina qué competidor obtiene el acceso al mismo recurso, como alimentos o parejas.

conducta Todo lo que un animal hace y cómo lo hace, incluyendo actividades musculares como la caza de la presa, y ciertos procesos no musculares como la secreción de hormonas que atraen a la pareja, y el aprendizaje.

conducto colector Lugar en el riñón donde se colecta el filtrado de los túbulos renales; a partir de allí se denomina orina a dicho filtrado.

conducto deferente Conducto del sistema reproductor masculino por el que se desplaza el semen desde el epidídimo hasta la uretra.

conducto eyaculatorio Sección más corta de la ruta eyaculatoria en los mamíferos formado por la convergencia del conducto deferente y el conducto de la vesícula seminal. El conducto eyaculatorio transporta los espermatozoides desde el conducto deferente hasta la uretra.

conductos semicirculares Cámara con tres partes del oído interno cuya función es mantener el equilibrio.

conformista Caracterización de un animal con respecto a las variables ambientales. Un conformista permite que algunas condiciones en su cuerpo se modifiquen ante ciertos cambios externos.

conidios Esporas asexuales, desnudas, producidas en los extremos de hifas especializadas en los ascomicetos.

conffera Gimnosperma cuya estructura reproductiva es el cono. Las confferas comprendes a los pinos, abetos y secuoyas.

conjugación En los procariontes, transferencia directa del DNA entre dos células que se unen temporariamente. En los ciliados, proceso sexual por el cual dos células intercambian micronúcleos haploides.

conjuntiva Membrana mucosa que contribuye a mantener al ojo húmedo; reviste la superficie interna del párpado y cubre el frente del globo ocular, con excepción de la córnea.

cono Uno de los tipos de fotorreceptores en el ojo de los vertebrados; detecta los colores durante el día

cono axónico Región cónica del axón de la neurona donde se une con el cuerpo celular; la región característica donde se generan las señales nerviosas.

- cono de crecimiento Región sensible en el extremo adelantado de un axón en crecimiento.
- conodonte Antiguo linaje de vertebrados sin mandíbula que aparecieron durante el período cámbrico.
- **conodonto** Vertebrado precoz, de cuerpo blando, con ojos prominentes y elementos dentarios.
- consumidor primario Herbívoro; organismo en el nivel trófico de un ecosistema que come plantas o algas.
- consumidor secundario Miembro del nivel trófico de un ecosistema que consiste en carnívoros que se alimentan de herbívoros.
- consumidor terciario Miembro del nivel trófico de un ecosistema que consiste en carnívoros que comen principalmente a otros carnívoros.
- convección Movimiento en masa de aire o líquido caliente hacia o desde la superficie de un cuerpo u objeto.
- cooperatividad Interacción de las subunidades constitutivas de una proteína por la cual un cambio conformacional en una subunidad se transmite a todas las otras.
- **copépodo** Perteneciente a un grupo de pequeños crustáceos que son miembros importantes de las comunidades de plancton marino y de agua dulce.
- copia de la elección de pareja Comportamiento en el cual los individuos de una población copian la elección de pareja de otros, aparentemente como resultado del aprendizaje social.
- corazón Bomba muscular que utiliza la energía metabólica para elevar la presión hidrostática de la sangre. La sangre fluye entonces a favor de un gradiente de presiones a través de los vasos sanguíneos por los que eventualmente retorna al corazón.
- corazón miogénico Tipo de corazón, como el de los animales vertebrados, en el cual el marcapaso está formado por tejidos musculares especializados y localizado dentro del mismo corazón.
- corazón neurogénico Tipo de corazón, como el de los insectos, en el cual los marcapasos se originan en nervios motores que provienen del exterior del corazón.
- cordado Miembro del filo Chordata, animales que en algún punto de su desarrollo presentan una notocorda, un cordón nervioso hueco y dorsal, aberturas o hendiduras faríngeas, y una cola muscular post anal.
- cordón nervioso Distribución de neuronas similar a un cable, característica de animales con simetría bilateral y cefalización.
- corion La más externa de las cuatro membranas extraembrionarias; contribuye a la formación de la placenta en los mamíferos.
- **córnea** Porción frontal transparente de la esclerótica, que admite la entrada de la luz en el ojo de los vertebrados.
- coroides Capa interna delgada, pigmentada, del ojo de los vertebrados.
- corpúsculo de Barr Objeto denso localizado a la largo de la cara interna de la envoltura nuclear en las células femeninas de los mamíferos, que representa un cromosoma X inactivado.

- corredor de movimiento Series de pequeños focos, o una banda estrecha, de hábitat de calidad (utilizable por organismos), que conecta parches de hábitat de calidad que de otra manera estaría aislados.
- correpresor Pequeña molécula que colabora con una proteína represora para desactivar a un operón.
- corriente citoplasmática Flujo circular de citoplasma, en el que participan filamentos de actina y miosina, que aceleran la distribución de los materiales en las células.
- corte y empalme alternativo del RNA Tipo de regulación a nivel del procesamiento del RNA en la que diferentes moléculas de mRNA son producidas a partir del mismo transcrito primario, dependiendo de cuáles segmentos de RNA sean tratados como exones y cúales como intrones.
- corte y empalme del RNA Remoción de las porciones no codificantes (intrones) de la molécula de RNA luego de la síntesis inicial.
- corteza (1) Tejido basal que se encuentra entre el tejido vascular y el tejido dérmico en una raíz o tallo de dicotiledónea. (2) Todos los tejidos exteriores al cámbium vascular, que consisten principalmente en el floema secundario y en las capas de la peridermis.
- corteza cerebral Superficie del cerebro; la parte más grande y compleja del cerebro de los mamíferos, que contiene los cuerpos de las células nerviosas motoras y sensitivas del cerebro; la parte del encéfalo de los vertebrados que más ha cambiado durante la evolución.
- corteza renal Porción más externa del riñón de los vertebrados.
- corteza visual primaria Destino en el lóbulo occipital del cerebro de la mayor parte de los axones que provienen de los núcleos geniculados laterales.
- **corticosteroide** Cualquier hormona esteroide producida y secretada por la corteza suprarrenal.
- cotiledón Hoja seminal de un embrión de angiosperma. Algunas especies tienen un cotiledón, otras dos.
- cotransporte Acoplamiento de la difusión "cuesta abajo" de una substancia al transporte "cuesta arriba" de otra contra su propio gradiente de concentración.
- craniado Cordado con cabeza.
- crecimiento alométrico Variación en las tasas relativas de crecimiento de varias partes del cuerpo, que contribuye a la forma del organismo.
- crecimiento determinado Tipo de crecimiento característico de la mayoría de los animales y algunos órganos de las plantas, en el cual el crecimiento se detiene una vez que se alcanza cierto tamaño.
- crecimiento exponencial de la población Incremento geométrico de una población a medida que crece en un ambiente ideal, ilimitado.
- crecimiento indeterminado Tipo de crecimiento característico de las plantas, en el cual el organismo continúa creciendo mientras vive.
- crecimiento logístico de la población Modelo que describe el crecimiento de la población

- que disminuye cuando el tamaño de la población se aproxima a su capacidad de carga.
- crecimiento poblacional cero (CPC) Período de estabilidad en el tamaño de la población, cuando la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad son iguales.
- **crecimiento primario** Crecimiento producido por los meristemas apicales, que alargan los tallos y las raíces.
- crecimiento secundario Crecimiento producido por meristemas laterales, que engrosa las raíces y brotes de las plantas leñosas.
- cresta Plegamiento de la membrana interna de una mitocondria que contiene la cadena de transporte de electrones y las enzimas que catalizan la síntesis de ATP.
- cresta neural Banda de células a lo largo del borde donde el tubo neural se invagina a partir del ectodermo. Las células migran a varias partes del embrión y forman las células pigmentarias de la piel, los huesos del cráneo, los dientes, las glándulas suprarrenales, y partes del sistema nervioso periférico.
- cristalino Estructura del ojo que focaliza los rayos de luz en la retina.
- cristalografía de rayos X Técnica que depende de la difracción de un haz de rayos X por los átomos individuales de una mólecula para estudiar la estructura tridimensional de la molécula.
- cromátidas hermanas Formas replicadas de un cromosoma unidas entre sí por el centrómero y eventualmente separadas durante la mitosis o la meiosis II.
- cromatina Complejo de DNA y proteínas que constituye el cromosoma eucariótico. Cuando la célula no se está dividiendo la cromatina existe en forma de una masa de fibras muy delgadas y muy largas, que no es visible con el microscopio óptico.
- cromosoma Estructura en forma de filamento que se encuentra en el núcleo y contiene los genes. Cada cromosoma consiste en una molécula muy larga de DNA con sus proteínas asociadas. Véase cromatina.
- cromosoma artificial de la levadura Vector que combina lo esencial de un cromosoma eucariótico –un origen de la replicación del DNA, un centrómero, y dos telómeros– con un DNA extraño.
 - cromosoma bacteriano artificial (BAC) Versión artificial de un cromosoma bacteriano que permite insertar segmentos de DNA de 100 000 a 500 000 pares de bases.
 - cromosoma recombinante Cromosoma creado cuando el entrecruzamiento combina el DNA de dos progenitores en un solo cromosoma.
 - cromosoma sexual Uno de los pares de cromosomas responsables de la determinación del sexo de un individuo.
 - cromosomas homólogos Pares de cromosomas del mismo largo, posición del centrómero, y patrones de tinción, que contienen genes para los mismos caracteres en los loci correspondientes. Un cromosoma homólogo es heredado del organismo del padre, el otro de la madre.
 - crustáceo Miembro del subfilo de artrópodos

que incluye a las langostas, cangrejos, cento-

llas, langostinos y percebes.

cruzamiento de prueba Cruza de un organismo de genotipo desconocido con un individuo homocigota recesivo para determinar el genotipo desconocido. La relación de los fenotipos en la descendencia determina el genotipo desconocido.

cuadrado de Punnett Diagrama utilizado en el estudio de la herencia para mostrar los resultados de la fecundación aleatoria en los

cruzamientos genéticos.

cuboidea Forma cúbica de un tipo de célula epitelial.

- cuerda vocal Una de un par de formaciones con aspecto de cuerda situadas en la laringe. El flujo de aire que pasa a través de las cuerdas vocales tensadas las hace vibrar, produciendo sonidos.
- cuerpo basal Orgánulo de una célula eucarionte que consta de una distribución de 9 + 0 tripletes de microtúbulos; puede organizar el ensamblaje de microtúbulos de un cilio o flagelo; estructuralmente es idéntico al cen-
- cuerpo calloso Banda gruesa de fibras nerviosas que conectan los hemisferios cerebrales izquierdo y derecho en los mamíferos placentarios, posibilitando que los hemisferios procesen juntos la información.

cuerpo celular Parte de la neurona que alberga al núcleo y a otros orgánulos.

cuerpo ciliar Porción del ojo de los vertebrados asociada con el cristalino. Produce la sustancia acuosa, clara, denominada humor acuoso, que ocupa la cavidad anterior del ojo.

cuerpo lúteo Tejido secretorio del ovario que se forma a partir del folículo colapsado luego de la ovulación y que produce progesterona.

cuerpo primario de la planta Tejidos producidos por los meristemas apicales, que alargan los tallos y las raíces.

cuerpo secundario de la planta Tejidos producidos por el cámbium vascular y el cámbium de corcho, que engrosan el tallo y las raíces de las plantas leñosas.

cultivo hidropónico Método por el cual se cultivan plantas sin suelo, utilizando soluciones minerales.

cultura Ideas, costumbres, habilidades, rituales y actividades semejantes de un pueblo o grupo que se transmiten a lo largo de sucesivas generaciones.

curva de disociación Gráfico que muestra las cantidades relativas de oxígeno unido a la hemoglobina cuando el pigmento es expuesto a soluciones en las que varía su presión parcial de oxígeno disuelto, el pH, u otras características.

curva de supervivencia Representación gráfica del número de miembros de una cohorte que todavía están vivos en cada edad; una manera de representar la mortalidad específica de cada edad.

curva especies-área Patrón de biodiversidad, primeramente observado por Alexander von Humboldt, que ilustra que cuando más grande es el área geográfica de una comunidad, mayor es el número de especies.

cutícula (1) Cubierta de cera en la superficie de tallos y hojas que actúa como una adaptación para prevenir la desecación en las plantas terrestres. (2) Exoesqueleto de un artrópodo, que consiste en capas de proteína y quitina modificadas de diversas maneras para distintas funciones. (3) Cubierta gruesa que cubre el cuerpo de un nematodo.

chaparral Bioma de tierra achaparrada, con arbustos de hojas perennes, densos y espinosos, que se encuentra en latitudes medias a lo largo de las costas, a cierta distancia de las cuales circulan las corrientes frías océanicas; caracterizado por inviernos moderados y lluviosos y veranos largos, cálidos y secos.

chaperonina Molécula proteica que contribuye al plegamiento apropiado de otras proteínas. dalton Unidad de medida de la masa de los áto-

mos y partículas subatómicas.

datación radiométrica Método que utilizan los paleontólogos para determinar las edades de las rocas y fósiles en una escala de tiempo absoluto, basada en la vida media de los isótopos radiactivos.

datos Observaciones registradas.

decápodo Miembro del grupo de los crustáceos que incluye a las langostas, centollas, cangrejos y langostinos.

deleción (1) Deficiencia en un cromosoma que resulta de la pérdida de un fragmento por ruptura. (2) Pérdida mutacional de uno o más pares de nucleótidos de un gen.

demografía Estudio de la estadística relacionada con los nacimientos y muertes en las pobla-

dendrita Una de las prolongaciones generalmente numerosas, cortas, altamente ramificadas, de una neurona, que conduce los impulsos nerviosos hacia el cuerpo celular.

densidad Número de individuos por unidad de área o volumen.

dependencia de anclaje La exigencia de que para dividirse, una célula debe estar unida al

dependiente de la densidad Referencia a cualquier característica que varíe según un incremento de la densidad de la población.

depresión mayor Enfermedad mental depresiva caracterizada por experimentar un ánimo disminuido la mayor parte del tiempo.

deriva genética Fluctuaciones impredecibles en las frecuencias de alelos entre una generación y la siguiente, causadas por el tamaño finito de una población.

desarrollo del deuterostoma En los animales, un tipo de desarrollo que se distingue por la formación del ano a partir del blastoporo; también caracterizado con frecuencia por el desarrollo enterocélico de la cavidad del cuerpo y la segmentación radial.

desarrollo del protostoma En los animales, un modo de desarrollo caracterizado por el desarrollo de la boca a partir del blastoporo; también caracterizado muchas veces por el desarrollo esquizocélico de la cavidad corporal y por la segmentación helicoidal.

desarrollo sostenible o sustentable Prosperidad a largo plazo de las sociedades humanas y los ecosistemas que las sostienen.

descendencia con modificación Frase inicial de Darwin para el proceso general de evolu-

descomponedor Cualquiera de los hongos sa-

prófitas y procariontes que absorbe nutrientes de material orgánico muerto tal como cadáveres, hojarasca y desechos de organismos vivientes, y los convierten en formas inorgánicas

desetiolación Modificaciones que experimenta el vástago de una planta en respuesta a la luz solar; también conocido informalmente como "enverdecimiento".

desierto Bioma terrestre caracterizado por precipitaciones muy escasas.

desmosoma Tipo de unión intercelular en las células animales que funciona como anclaje.

desnaturalización En las proteínas, el proceso por el cual una proteína se desenrolla y pierde su conformación nativa, convirtiéndose de esta manera en biológicamente inactiva. En el DNA, la separación de las dos cadenas de la doble hélice. La desnaturalización se produce bajo condiciones extremas de pH, concentración salina y temperatura.

desnutrición calórica Dieta crónicamente deficitaria en calorías.

desnutrido Referencia a un animal en cuya dieta está faltando uno o más de los nutrientes esenciales.

desoxirribosa Azúcar componente del DNA, que tiene un grupo hidroxilo menos que la ribosa, el azúcar componente del RNA.

desplazamiento de caracteres Tendencia de las características a ser más divergentes en las poblaciones simpátricas de dos especies que en las poblaciones alopátricas de las mismas dos especies.

despolarización Estado eléctrico en una célula excitable durante el cual el interior de la célula se vuelve menos negativo con respecto al exterior, comparado con el potencial de membrana de reposo. Una membrana neuronal está despolarizada si un estímulo disminuye su voltaje desde el potencial de reposo de -70 mV en dirección al voltaje cero.

determinación Restricción progresiva al potencial de desarrollo, que ocasiona que el destino posible de cada célula se vuelve más limitado a medida que el embrión se desarro-

determinantes citoplasmáticos Sustancias maternas en el óvulo que influyen en el curso del desarrollo temprano por medio de la regulación de la expresión de genes que afectan el destino del desarrollo de las células.

detritívoro Consumidor que obtiene su energía a partir del material orgánico sin vida; un descomponedor.

detrito Materia orgánica muerta.

deuteromiceto Clasificación tradicional para un hongo con estadío sexual no conocido. Cuando se descubre un estadío sexual de un supuesto deuteromiceto, la especie esse asigna a un filo. También se lo llama hongo imperfecto.

diabetes mellitus Desorden endocrino caracterizado por la incapacidad de mantener la homeostasis de la glucosa. La diabetes tipo I es el resultado de la destrucción autoinmune de las células secretoras de insulina; el tratamiento generalmente requiere invecciones de insulina varias veces al día. El tipo II resulta más comúnmente de una respuesta reducida de las células diana a la insulina; la

obesidad y la falta de ejercicio son factores de riesgo.

diacilglicerol (DAG) Segundo mensajero producido por la escición de cierta clase de fosfolípido en la membrana plasmática.

diafragma (1) Capa de músculos que forma la pared inferior de la cavidad torácica en los mamíferos; participa en la ventilación de los pulmones. (2) Membrana de goma con forma de cúpula que se coloca en la parte superior de la vagina antes del acto sexual. Constituye una barrera física para bloquear el paso de los espermatozoides.

diápsido Miembro de un clado amniota caracterizado por un par de orificios en cada lado del cráneo, incluyendo lepidosaurios y arco-

saurios.

diástole Etapa del ciclo cardíaco durante el cual el músculo cardíaco se relaja, permitiendo que las cámaras cardíacas se llenen con sangre.

diatomea Alga fotosintética unicelular con una única pared celular vítrea que contiene sílice.

dicariótico Referencia a un micelio de un hongo con dos núcleos haploides por célula, cada uno proveniente de uno de los progenitores.

dicotiledóneas Término tradicionalmente utilizado para referirse a plantas con flores que tienen dos hojas embrionarias en las semillas, o cotiledones. Evidencia molecular reciente indica que las dicotiledóneas no forman un clado (véase eucotiledóneas).

diferenciación celular Divergencia estructural y funcional de las células a medida que se van especializando, durante el desarrollo de un organismo multicelular; depende del control

de la expresión del gen.

difusión Tendencia espontánea de una sustancia a moverse a favor de su gradiente de concentración, desde una zona de mayor concentración a una de menor concentración.

difusión facilitada Pasaje espontáneo de iones y moléculas, unidos a proteínas transportadoras específicas, a través de una membrana biológica, a favor de sus gradientes de concentración.

digestión Proceso de degradar los alimentos en moléculas suficientemente pequeñas para que el cuerpo las absorba.

digestión extracelular Degradación de los alimentos fuera de las células.

digestión intracelular Unión de vacuolas alimentarias y lisosomas que permiten que se produzca la digestión química en el citoplasma de una célula.

dihíbrido Organismo heterocigota con respecto a dos genes de interés. Toda la descendencia de una cruza entre progenitores doblemente homocigotas para diferentes alelos son dihíbridos. Por ejemplo, padres con los genotipos *AABB* y *aabb* producen un dihíbrido con genotipo *AaBb*.

dimorfismo sexual Caso especial de polimorfismo basado en la distinción de las características sexuales secundarias de los machos y

las hembras.

dinámica de la población Estudio de cómo las interacciones complejas entre los factores bióticos y abióticos influyen en las variaciones del tamaño de una población.

dineína Protéina contráctil de gran tamaño formada por los brazos laterales de los dobletes de microtúbulos en los cilios y flagelos.

dinoflagelado Miembro de un grupo de algas fotosintéticas predominantemente unicelulares con dos flagelos situados en surcos perpendiculares en las placas de celulosa que recubren la célula.

dinosaurio Miembro de un grupo extremadamente diverso de antiguos reptiles, que varían en la forma del cuerpo, tamaño y hábi-

dioica Término típicamente utilizado para describir especies de angiospermas en las cuales las flores con carpelos y estambres están en plantas separadas.

diploblástico Que tiene dos capas germinales. diplomonado Protista que tiene mitocondrias modificadas, dos núcleos de igual tamaño, y múltiples flagelos.

disacárido Azúcar doble, que consiste en dos monosacáridos unidos por reacción de deshidratación.

discos intercalares Unión especial entre las células musculares cardíacas que permite un acoplamiento eléctrico directo entre las células

distribución Distribución geográfica de individuos dentro de los límites geográficos de una población.

distribución en mosaico (en parches) Variación localizada en las condiciones ambientales en un ecosistema, ordenado espacialmente en un complejo de áreas discretas que pueden estar caracterizadas por grupos diferentes de especies o procesos del ecosistema.

distribución etaria Número relativo de individuos de cada edad en una población.

distribución poblacional Patrón de espaciamiento de los individuos dentro de los límites geográficos de una población.

distrofia muscular de Duchenne Enfermedad genética humana causada por un alelo recesivo ligado al sexo; se caracteriza por debilidad progresiva y pérdida de tejido muscular.

diversidad de especies Número y abundancia relativa de especies en una comunidad biológica.

división celular Reproducción de las células. división entérica Redes complejas de neuronas en el tracto digestivo, páncreas y vesícula biliar, normalmente reguladas por las divisiones simpática y parasimpática del sistema nervioso autónomo.

división parasimpática Una de las tres divisiones del sistema nervioso autónomo; generalmente facilita las actividades del cuerpo que obtienen y conservan energía, como la digestión y la reducción de la frecuencia cardíaca.

división simpática Una de las tres divisiones del sistema nervioso autónomo de los vertebrados; generalmente incrementa el gasto de energía y prepara el cuerpo para la acción.

DNA complementario (cDNA) Molécula de DNA sintetizada in vitro utilizando mRNA como molde y la enzima transcriptasa inversa. Una molécula de cDNA corresponde por lo tanto a un gen, pero carece de los intrones presentes en el DNA del genoma.

DNA ligasa Enzima de unión esencial para la

replicación del DNA; cataliza el enlace covalente del extremo 3' de un fragmento nuevo de DNA con el extremo 5' de una cadena en crecimiento.

DNA polimerasa Enzima que cataliza el alargamiento del nuevo DNA en la horquilla de replicación mediante la adición de nucleótidos a la cadena existente.

DNA recombinante Molécula de DNA sintetizada *in vitro* con segmentos de fuentes diferentes

DNA repetitivo Secuencias nucleotídicas, generalmente no codificantes, que están presentes en muchas copias en un genoma eucariótico. Las unidades repetidas pueden ser cortas y distribuidas en tándem (en serie) o largas y dispersadas en el genoma.

doble hélice Forma que adopta el DNA nativo, que se refiere a sus dos cadenas de polinucleótidos adyacentes unidas en forma heli-

coidal.

dominancia apical Concentración del crecimiento en el extremo de un brote vegetal, donde una yema terminal inhibe parcialmente el crecimiento de la yema lateral.

dominancia completa Situación en la que los fenotipos del heterocigota y del homocigota

dominante son indistinguibles.

dominancia incompleta Situación en la cual el fenotipo de los heterocigotas es intermedio entre los fenotipos de individuos homocigotas para algún alelo.

dominio (1) Categoría taxonómica por encima del nivel de reino. Los tres dominios son Archaea, Bacteria y Eukarya. (2) Parte de una proteína que se pliega independientemente.

dopamina Amina biógena estrechamente relacionada con la adrenalina y noradrenalina.

dormancia o estado latente Condición caracterizada por una tasa metabólica extremadamente baja y una detención del crecimiento y del desarrollo.

dorsal Concerniente al dorso (parte superior) de un animal con simetría bilateral.

duodeno Primera sección del intestino delgado, donde el quimo ácido del estómago se mezcla con los jugos digestivos del páncreas, hígado, vesícula biliar y células glandulares de la pared intestinal.

duplicación Aberración en la estructura cromosómica debida a la fusión con un fragmento proveniente de un cromosoma homólogo, dicha porción del cromosoma está duplicada

duramen Capas más antiguas del xilema secundario, cercanas al centro del tallo o de la raíz, que ya no transportan la savia del xilema.

ecdisona Hormona esteroidea, secretada por las glándulas prototorácicas, que desencadena la muda (écdisis) en los artrópodos.

ecdisozoo Miembro de un grupo de filos animales con desarrollo de protostoma que algunos taxónomos sostienen la hipótesis de que forman un clado, que incluye muchos animales que realizan el proceso de muda o écdisis

ecología Estudio de cómo interactúan los organismos con su medio ambiente.

ecología conductista Estudio científico del comportamiento animal, incluído su control, de-

sarrollo, evolución y cómo contribuye al éxito reproductivo y de supervivencia.

ecología de la comunidad Estudio de cómo las interacciones entre las especies afectan la estructura y organización de la comunidad.

ecología de poblaciones Estudio de las poblaciones en relación a su medio ambiente, incluyendo las influencias ambientales en la densidad y distribución de la población, estructura etaria, y variaciones en el tamaño de la población.

ecología de restauración Ciencia orientada a objetivos que aplica los principios ecológicos en un esfuerzo de que los ecosistemas degradados retornen a las condiciones más similares posibles a su estado natural antes de la degradación.

ecología del ecosistema Estudio del flujo de energía y el ciclo de los compuestos químicos entre los diversos factores bióticos y

abióticos de un ecosistema.

- ecología del organismo Rama de la ecología que se ocupa de las maneras morfológicas, fisiológicas, y conductuales en las cuales los organismos individuales superan los desafíos que les presentan sus ambientes biótico y abiótico.
- ecología del paisaje Estudio del uso de los patrones del paisaje en el pasado, el presente y el futuro, así como también el manejo de un ecosistema y la biodiversidad de ecosistemas interactuantes.
- ecosistema Todos los organismos en un área determinada, así como también los factores abióticos con los que ellos interactúan; una comunidad y su ambiente físico.

ecotono Transición de un tipo de hábitat o ecosistema a otro, como la transición de un selya a una pradera.

ectodermo La más externa de las tres capas germinales primarias de los embriones animales; origina la cubierta exterior y, en algunos filos, el sistema nervioso, el oído interno y el cristalino del ojo.

ectomicorriza Tipo de micorriza en la cual el micelio forma una densa vaina, o manto, sobre la superficie de la raíz. Las hifas se extienden desde el manto hacia el suelo, aumentando considerablemente la superficie para la absorción de agua y minerales.

ectoparásito Parásito que se alimenta sobre la superficie externa del huésped.

ectoprocto Lofoforado colonial sésil, llamado comúnmente briozoario.

ectotérmico Referencia a organismos que no producen suficiente calor metabólico como para tener un efecto en la temperatura corporal.

ectotermo Un animal como por ejemplo un reptil (excluyendo las aves), un pez o un anfibio, que debe utilizar la energía del ambiente y adaptaciones de su comportamiento para regular su temperatura corporal.

efecto Bohr Disminución en la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno, ocasionada por un descenso del pH; facilita la liberación del oxígeno a partir de la hemoglobina en la proximidad de tejidos activos.

efecto cuello de botella Deriva genética resultante de la reducción de una población, típicamente por un desastre natural, de manera que la población sobreviviente ya no es más genéticamente representativa de la población original.

efecto fundador Deriva genética que se produce cuando unos pocos individuos quedan aislados de una población más grande, con el resultado de que el acervo génico de la nueva población no refleja a la población original.

efecto invernadero Calentamiento del planeta Tierra causado por la acumulación atmosférica de dióxido de carbono, que absorbe la radiación infrarroja reflejada y refleja parte de ella de regreso a la Tierra.

eficiencia de producción Fracción de energía almacenada en los alimentos que no es utilizada para la respiración.

eficiencia trófica Porcentaje de la producción transferida desde un nivel trófico al próxi-

electrocardiograma (ECG) Registro de los impulsos eléctricos que se desplazan a través del músculo cardíaco durante el ciclo cardíaco

electroforesis en gel Separación de ácidos nucleicos o proteínas, en base a su tamaño y carga eléctrica, mediante la medición de la velocidad de desplazamiento a través de un campo eléctrico en un gel.

electrón Partícula subatómica con una única carga negativa. Uno o más electrones se mueven alrededor del núcleo del átomo.

electrón de valencia Electrón en el orbital más externo.

electronegatividad Atracción de un átomo por los electrones de un enlace covalente.

electroporación Técnica para introducir DNA recombinante dentro de las células aplicando un breve pulso eléctrico a una solución que contiene células. La electricidad crea orificios temporarios en las membranas plasmáticas de las células, a través de los cuales puede entrar el DNA.

elemento Cualquier sustancia que no puede ser degradada a ninguna otra sustancia.

elemento de control Segmento del DNA no codificante que contribuye a regular la transcripción de un gen mediante la unión a proteínas denominadas factores de transcripción

elemento de vaso Célula corta, ancha, que transporta agua, y se encuentra en el xilema de la mayoría de las angiospermas y en unas pocas plantas vasculares que no florecen.

Muertos al alcanzar la madurez, los elementos de vaso se alinean en forma término-terminal para formar conductos denominados

elemento esencial En las plantas, un elemento químico necesario para el crecimiento de la planta a partir de una semilla hasta completar su ciclo de vida, produciendo otra generación de semillas.

elemento transponible Segmento de DNA que puede moverse dentro del genoma de una célula por medio de un intermediario de DNA o de RNA

eliminación Pasaje de material no digerido afuera del compartimiento digestivo.

embarazo Condición en la cual se lleva uno o más embriones dentro del útero.

embriofito Otro nombre para las plantas terres-

tres, que reconoce que las plantas terrestres comparten un rasgo común derivado de un embrión dependiente multicelular.

embrión Nuevo individuo en desarrollo.

emigración Movimiento de los individuos afuera de una población.

empalmosoma o espliceosoma Complejo de ensamblaje complejo que interactúa con los extremos de un intrón de RNA durante el corte y empalme del RNA, liberando el intrón y uniendo los dos exones adyacentes.

enantiómero Una de dos moléculas que son imágenes especulares una de la otra.

endocitosis Captación celular de macromoléculas y otras sustancias formadas por partículas mediante regiones localizadas de la membrana plasmática que rodean a la sustancia y se invaginan para formar una vesícula intracelular.

endocitosis mediada por receptor Movimiento de moléculas específicas dentro de la célula mediante la invaginación de vesículas membranosas que contienen proteínas con sitios receptores específicos de las moléculas que están incorporando; permite a una célula adquirir cantidades en masa de sustancias específicas.

endodermis La capa más interna de la corteza en las raíces de las plantas; un cilindro de grosor igual a una célula que forma los límites entre la corteza y el cilindro vascular.

endodermo La más interna de las tres capas germinales primarias en el embrión animal; recubre al arquenteron y da origen al hígado, el páncreas, los pulmones y el revestimiento interno del tubo digestivo.

endoesqueleto Esqueleto duro, oculto entre los tejidos blandos de un animal, como las espículas de las esponjas, las placas de los equinodermos, y los esqueletos óseos de los vertebrados.

endometrio Revestimiento interno del útero, que está ricamente nutrido por vasos sanguíneos.

endomicorriza Tipo de micorriza que, a diferencia de la ectomicorriza, no tiene un manto denso envainando la raíz. En cambio, las hifas microscópicas del hongo se extienden desde la raíz dentro del suelo.

endoparásito Parásito que vive dentro de un huésped.

endorfina Cualquiera de varias hormonas producidas en el cerebro y la hipófisis anterior que inhiben la percepción del dolor.

endosimbiosis en serie Modelo del origen de los eucariontes que consiste en una secuencia de eventos endosimbióticos por el cual las motocondrias, los cloroplastos, y tal vez otras estructuras celulares se derivan de procariontes pequeños que han sido engullidos por células de mayor tamaño.

endosimbiosis secundaria Proceso en la evolución eucarionte por la cual una célula eucariótica heterotrófica engulle una célula eucariótica fotosintética, la cual sobrevive en una relación simbiótica dentro de la célula heterotrófica.

endospermo Tejido rico en nutrientes formado por la unión de una célula espermática con dos núcleos polares durante una fecundación doble, que proporciona nutrición al embrión en desarrollo en las semillas de las angiospermas.

endospora Célula resistente, con una gruesa cubierta, producida en una célula bacteriana expuesta a condiciones desfavorables.

endotelio La capa más interna de células escamosas simples que revisten a los vasos sanguíneos; la única estructura constituyente de los capilares.

endotérmico Referencia a organismos con cuerpos que se calientan por el calor que genera el metabolismo. Este calor se utiliza habitualmente para mantener una temperatura corporal relativamente estable, más elevada que la del ambiente externo.

endotermo Un animal, como un ave o un mamífero, que utiliza el calor metabólico para regular la temperatura del cuerpo.

endotoxina Componente tóxico de la membrana externa de ciertas bacterias gramnegativas que se libera solamente cuando la bacteria muere.

energía Capacidad de realizar un trabajo (mover materia en contra de una fuerza que se opone).

energía cinética Energía del movimiento, que está directamente relacionada con la velocidad de dicho movimiento. La materia que se mueve realiza un trabajo impartiendo el movimiento a otra materia.

energía de activación *Véase* energía libre de activación.

energía libre de activación Cantidad de energía que los reactivos deben absorber antes de que comience una reacción química; también denominada energía de activación.

energía libre Porción de energía de un sistema que puede realizar un trabajo cuando la temperatura y la presión son uniformes en la totalidad del sistema. La variación en la energía libre de un sistema se calcula mediante la ecuación DG = DH - TDS, donde T es la temperatura absoluta.

energía potencial Energía almacenada por la materia como resultado de su ubicación u ordenamiento espacial.

energía química Energía almacenada en las uniones químicas de las moléculas; una forma de energía potencial.

energía térmica Véase calor.

enfermedad autoinmunitaria Trastorno inmunológico en el cual el sistema inmunitario reacciona contra sí mismo.

enfermedad cardiovascular Enfermedades del corazón y de los vasos sanguíneos.

enfermedad de Alzheimer Demencia asociada con la edad (deterioro mental) caracterizado por confusión, pérdida de memoria y otros síntomas

enfermedad de Huntington Enfermedad genética humana causada por un alelo dominante; caracterizada por movimientos no controlados del cuerpo y degeneración del sistema nervioso; habitualmente fatal 10 a 20 años después del comienzo de los síntomas.

enfermedad de Parkinson Trastorno motor causado por una enfermedad cerebral progresiva y caracterizado por la dificultad en iniciar los movimientos, lentitud en el movimiento, y rigidez.

enfermedad de Tay-Sachs Enfermedad genética

humana causada por un alelo recesivo para una enzima disfuncional, que produce la acumulación de ciertos lípidos en el cerebro. Generalmente se manifiestan convulsiones, ceguera y degeneración del rendimiento motor y mental a los pocos meses después del nacimiento.

enfriamiento por evaporación Propiedad de un líquido por la cual la superficie se torna más fría durante la evaporación, a causa de una pérdida de moléculas altamente cinéticas hacia el estado gaseoso.

enlace covalente Tipo de enlace químico fuerte por el cual dos átomos comparten uno o

más electrones de valencia.

enlace covalente no polar Tipo de enlace covalente en el cual los electrones son compartidos equitativamente entre dos átomos de electronegatividad similar.

enlace covalente polar Enlace covalente entre átomos que difieren en su electronegatividad. Los electrones compartidos son atraídos más cerca del átomo más electronegativo, haciéndolo más ligeramente negativo y al otro átomo ligeramente positivo.

enlace de hidrógeno Tipo de enlace químico débil formado cuando el atómo de hidrógeno levemente positivo de un enlace covalente polar en una molécula es atraído hacia el átomo levemente negativo de un enlace covalente polar de otra molécula.

enlace glucosídico Enlace covalente formado entre dos monosacáridos mediante una reacción de deshidratación.

enlace iónico Enlace químico que resulta de la atracción entre iones con cargas opuestas.

enlace peptídico Enlace covalente entre dos unidades de aminoácidos, que se forma mediante una reacción de deshidratación.

enlace químico Atracción entre dos átomos, que resulta de compartir electrones de sus órbitas más externas, o de la presencia de cargas opuestas en ambos átomos. Los átomos unidos consiguen completar los electrones de sus orbitales más externos.

ensayo de micromatrices de DNA Método para detectar y medir la expresión de miles de genes al mismo tiempo. Minúsculas cantidades de una gran cantidad de fragmentos de DNA de cadena simple, que representan diferentes genes, se fijan a un portaobjetos de vidrio. Estos fragmentos, que idealmente representan todos los genes de un organismo, son analizados mediante hibridación con varias muestras de moléculas de cDNA.

enterocelo Patrón de formación de la cavidad del cuerpo común en el desarrollo del deuterostoma, en el cual el mesodermo se desarrolla a partir de la pared del arquenteron y se ahueca, formando la cavidad del cuerpo.

entrecruzamiento Intercambio recíproco de material genético entre cromátidas no hermanas durante la profase I de la meiosis.

entropía Medición cuantitativa del desorden o aleatoridad, simbolizada con una *S*.

envoltura nuclear Membrana en los eucariontes que encierra al núcleo, separándolo del citoplasma.

envoltura o cubierta vitelina Hinchazón de la capa vitelina por afuera de la membrana plasmática.

envoltura viral Membrana que recubre la cápside que a su vez encierra al genoma viral.

enzima Proteína que actúa como catalizador, un agente químico que modifica la velocidad de una reacción sin ser consumida por la reacción.

enzima de restricción Enzima de degradación que reconoce y corta el DNA (inclusive el de ciertos fagos) que es extraño a la bacteria.

eosinófilo Tipo de glóbulo blanco con baja actividad fagocitaria que se piensa que desempeña un papel en la defensa contra gusanos parásitos liberando enzimas tóxicas para estos invasores.

epéndimo Cavidad estrecha en el centro de la médula espinal que se continúa con los ventrículos cerebrales llenos de líquido cefalorraquídeo.

epicótilo En el embrión de una angiosperma, el eje embrionario por arriba del punto de unión del cotiledón (o de los cotiledones).

epidermis (1) Sistema de tejido dérmico de las plantas no madereras, que habitualmente consiste en una capa simple de células estrechamente compactadas. (2) La cubierta externa de los animales.

epidídimo Túbulo enrollado localizado en la adyacencia del testículo donde se almacenan

los espermatozoides.

epífita Planta que se alimenta a sí misma, pero que crece en la superficie de otra planta que la sostiene, generalmente en las ramas o troncos de los árboles tropicales.

epiglotis Hoja cartilaginosa que bloquea el techo de la faringe, la glotis, durante la deglución, lo que impide la entrada de alimentos o líquidos en el sistema respiratorio.

episoma Elemento genético que puede existir como plásmido o como una parte del cromosoma bacteriano.

epistasis Tipo de interacción genética por la cual un gen altera los efectos fenotípicos de otro gen que es heredado independiente-

epitálamo Región del cerebro, derivada del diencéfalo, que contiene varias agrupaciones de capilares que producen líquido cefalorraquídeo.

epitelio de transporte Una o más capas de células epiteliales especializadas que regulan los movimientos de los solutos.

epitelio estratificado Epitelio que consiste en más de una capa de células en el cual algunas, pero no todas las células, están en contacto con la lámina basal.

epitelio glandular Epitelio que absorbe o secreta soluciones químicas.

epitelio simple Epitelio que consiste de una única capa de células que se apoyan todas en la lámina basal.

epíteto específico Segunda parte de un binomio, que se refiere a la especie dentro de un género.

epítopo Pequeña región accesible de un antígeno a la cual se une un receptor antigénico o anticuerpo; también se denomina determinante antigénico.

equilibrio de Hardy-Weinberg Condición que describe una población que no evoluciona (una que está en equilibrio genético).

equilibrio puntual En la teoría evolutiva, perío-

dos prolongados de aparente estasis (sin cambios) interrumpidos por períodos relativamente breves de cambio súbito.

equilibrio químico En una reacción química reversible, el punto en el cual la velocidad de la reacción directa es igual a la velocidad de la reacción inversa.

equinodermo Deuterostoma marino de movimiento lento o sésil con un sistema vascular de agua y, en los adultos, anatomía radial. Los equinodermos incluyen estrellas de mar, estrellas serpiente, erizos de mar, estrellas de plumas, y pepinos de mar.

eritrocito Glóbulo rojo que contiene hemoglobina, cuya función es el transporte de oxíge-

no en el sistema circulatorio.

eritropoyetina (EPO) Hormona producida en el riñón cuando los tejidos del cuerpo no reciben suficiente oxígeno. Esta hormona estimula la producción de eritrocitos.

escala de Celsius Escala de temperatura (°C) igual a 5/9 (°F - 32) que mide el punto de congelación del agua a 0 °C y el punto de ebullición del agua a 100 °C

escamosa Forma aplanada, semejante a una teja, de un tipo de célula epitelial.

escarcha permanente Estrato permanentemente congelado por debajo de la tundra ártica.

esclereida Célula esclerenquimática corta e irregular, que se encuentra en la cáscara de las nueces y en la testa de las semillas, dispersa a lo largo del parénquima de algunas plantas.

esclerótica Capa de tejido conectivo más externa, blanca y resistente, que forma el globo

del ojo en los vertebrados.

escroto Bolsa de piel por afuera del abdomen que alberga al testículo; su función es enfriar los espermatozoides, manteniéndolos viables.

escutelo Tipo especial de cotiledón que se encuentra en la familia de las hierbas.

esfínter Válvula en forma de anillo constituida por músculos modificados en un tubo muscular, como el tracto digestivo; cierra el tubo como un nudo corredizo.

esfínter pilórico En el tracto digestivo de los vertebrados, un anillo muscular que regula el pasaje del alimento desde el estómago hacia el intestino delgado.

esófago Canal que conduce la comida, mediante peristalsis, desde la faringe al estómago.

especiación Origen de nuevas especies en la evolución.

especiación alopátrica Una forma de especiación inducida que se produce cuando una población ancestral resulta segregada por una barrera geográfica, o cuando es dividida en dos o más subplobaciones aisladas geográficamente.

especiación simpátrica Modo de especiación que se produce como resultado de un cambio radical en el genoma de una subpoblación, aislando reproductivamente a la subpoblación de la población progenitora.

especie Grupo cuyos miembros poseen características anatómicas similares y tienen la ca-

pacidad de cruzarse.

especie clave Especie que no es necesariamente abundante en una comunidad, pero que ejerce un fuerte control de la estructura de la comunidad por la naturaleza de su papel o nicho ecológico.

especie en peligro Especie que está en peligro de extinción en la totalidad o en una porción significativa de su rango.

especie introducida Especie trasladada por el ser humano, tanto intencionalmente como accidentalmente, de su localización original a una nueva región geográfica; también denominada especie exótica.

especie invasora Especie que se desarrolla y mantiene afuera de su rango original; generalmente introducida por el ser humano.

especies amenazadas Especies que se considera que estarán en peligro en un futuro predeci-

especies dominantes Aquellas especies en una comunidad que tienen la mayor abundancia o la biomasa más elevada. Estas especies ejercen un control poderoso sobre la aparición y distribución de las otras especies.

especies endémicas Especies confinadas a un área geográfica específica, relativamente pe-

espectro de absorción El rango de la capacidad de un pigmento para absorber varias longitudes de onda de la luz.

espectro de acción Gráfico que ilustra la eficacia relativa de diferentes longitudes de onda de radiación para impulsar un proceso particular.

espectro electromagnético Espectro de radiación completo que abarca desde longitudes menores a un nanómetro hasta más de un kilómetro.

espectrofotómetro Instrumento que mide las proporciones de luz de diferentes longitudes de onda absorbidas y transmitidas por un solución de pigmento.

espermatogénesis Producción continua y prolífica de espermatozoides maduros en los testículos.

espermatogonia Células madre que dan origen al espermatozoide.

espermatozoide Gameto masculino.

espermoteca Saco del sistema reproductor femenino donde son almacenados los esper-

espongocele Cavidad central de una esponja. espora En el ciclo vital de una planta o alga que experimenta una alternancia de generaciones, la célula haploide producida meióticamente que se divide por mitosis y genera un individuo multicelular, el gametofito, sin fusionarse con otra célula.

esporangio Cápsula en los hongos y plantas en la cual se produce la meiosis y se desarrollan esporas haploides.

esporocito Célula diploide, también conocida como célula madre de las esporas, que se di-

vide por meiosis y genera esporas haploides. esporofilo Hoja especializada en la reproduc-

esporofito En organismos que experimentan una alternancia de generaciones, la forma diploide multicelular que resulta de la unión de gametos y las esporas haploides producidas meióticamente que crece en la generación del gametofito.

esporopolenina Polímero duradero que recubre los cigotos expuestos de las algas caroficeas y forma paredes de esporas vegetales, impidiéndoles que se sequen.

esporozoíto Célula infecciosa diminuta que representa una etapa del ciclo de vida del apicomplexo.

esqueleto hidrostático Sistema esquelético compuesto de líquido mantenido bajo presión en un compartimiento corporal cerrado; el esqueleto principal de la mayoría de los cnidarios, gusanos planos, nematodos y anélidos.

esquizocelia Patrón de formación de la cavidad del cuerpo común en el desarrollo de los protostomas, por el cual inicialmente se separan masas sólidas de mesodermo, formando la cavidad del cuerpo.

esquizofrenia Trastorno mental severo caracterizado por episodios psicóticos en los cuales los paciente pierden la capacidad de distinguir la realidad de las alucinaciones.

estambre Órgano reproductivo productor de polen de una flor, que consta de una antera

y un filamento.

estatocisto Tipo de mecanorreceptor cuya función es el equilibrio de los invertebrados por medio del uso de estatolitos, que estimulan células pilosas en relación con la gravedad.

estatolito (1) En las plantas, un plástido especializado que contiene densos granos de almidón y que puede desempeñar un papel en la detección de la gravedad. (2) En los invertebrados, un grano u otros gránulos densos que se establecen en respuesta a la gravedad, y que se encuentran en órganos sensoriales cuya función es el equilibrio.

estela Tejido vascular de un tallo o raíz.

estenohalino Referencia a organismos que no pueden tolerar cambios sustanciales en la osmolaridad externa.

esteroide Tipo de lípido caracterizado por un esqueleto de carbono que consiste en cuatro anillos con varios grupos funcionales uni-

estigma Parte pegajosa del carpelo de una flor, que atrapa los granos de polen.

estilo El tronco del carpelo de una flor, con el ovario en la base y el estigma en el extremo superior.

estímulo signo Estímulo sensorial externo que desencadena un patrón de acción fijo.

estípite Estructura similar a un tallo en un alga

estirpe celular Los ancestros de una célula.

estivación Sopor de verano; un estado fisiológico que se caracteriza por un metabolismo lento e inactividad, y que permite la supervivencia durante largos períodos de temperatura elevada y disminución del aporte de agua.

estoma Poro microscópico rodeado por células guardianas en la epidermis de las hojas y tallos que permite el intercambio gaseoso entre el medio ambiente y el interior de la

estómago Órgano del sistema digestivo que almacena alimentos y realiza los pasos preliminares de la digestión.

estría primitiva Depresión en la superficie de un embrión de ave temprano, a lo largo del futuro eje longitudinal del cuerpo.

estribo El tercero de los tres huesecillos del oído medio

estro Período de actividad sexual asociado con la ovulación.

- estróbilos Término técnico para agrupaciones de esporofilos conocidas comúnmente como conos, que se encuentran en la mayoría de las gimnospermas y en algunas plantas vasculares sin semillas.
- estrógeno Cualquier hormona esteroidea, como el estradiol, que estimula el desarrollo y mantenimiento del sistema reproductor femenino y las características sexuales secundarias.
- estroma Líquido de los cloroplastos rodeado por la membrana tilacoidal; participa en la síntesis de moléculas orgánicas a partir de dióxido de carbono y agua.
- estromatolito Estructura semejante a una roca compuesta de capas de procariontes y sedimento.
- estructura cuaternaria Forma particular de un complejo definida por el ordenamiento tridimensional característico de sus unidades constituyentes, cada uno de ellos un polipéptido.
- estructura primaria Nivel de la estructura de una proteína que se refiere a la secuencia espécifica de aminoácidos.
- estructura secundaria Enrollamiento o plegamiento localizado, repetitivo, del esqueleto polipeptídico de una proteína causado por la formación de puentes de hidrógeno entre las uniones peptídicas.
- estructura terciaria Disposición tridimensional de una molécula proteica producida por interacciones de cadenas laterales que participan en interacciones hidrófobas, enlaces iónicos, enlaces de hidrógeno, y puentes disulfuro.
- estructura trófica Relaciones diferentes de alimentación en un ecosistema, que determinan la ruta del flujo de energía y el patrón de ciclado químico.
- **estructuras homólogas-**Estructuras en diferentes especies que son similares a causa de ancestros comunes.
- **estuario** Área donde una corriente de agua fresca o río se mezcla con el océano.
- etileno La única hormona vegetal gaseosa. Entre sus varios efectos se encuentra la respuesta al estrés mecánico, la muerte celular programada, la abscisión de las hojas y la maduración del fruto.
- etiolación Adaptaciones morfológicas de las plantas para crecer en la oscuridad.
- etología Estudio del comportamiento animal en condiciones naturales.
- etología cognitiva Estudio científico de la cognición; estudio de la conexión entre el procesamiento de datos por el sistema nervioso y la conducta del animal.
- eucromatina La forma más abierta, desenrollada de la cromatina eucariótica que está disponible para la transcripción.
- eudicotiledóneas Clado constituido por la gran mayoría de las plantas con flores que tienen dos hojas embrionarias de las semillas, o cotiledones.
- euglénido Protista, como Euglena o sus parientes, caracterizado por un bolsillo anterior, o cámara, desde la cual emergen uno o dos flagelos.
- **Eukarya** Dominio que incluye todos los organismos eucariontes.

- eumetazoario Miembro del clado Eumatozoa, animales con tejidos verdaderos (todos los animales, excepto las esponjas).
- eurihalino Referencia a los organismos que pueden tolerar cambios sustanciales en la osmolaridad externa.
- euriptérido Carnívoro extincto queliceriforme también denominado escorpión de agua.
- euterio Mamífero placentatio cuyas crías completan su desarrollo embrionario dentro del útero, unidos a la madre a través de la placenta.
- eutroficación Proceso por el cual los nutrientes, particularmente el fósforo y el nitrógeno, se tornan altamente concentrados en un cuerpo de agua, lo que conduce a un elevado crecimiento de organismos como las algas. La eutroficación cultural se refiere a situaciones donde los nutrientes agregados al cuerpo de agua se originan principalmente de fuentes humanas, como el drenaje o alcantarillado agrícola.
- evaporación Eliminación de la energía calórica de la superficie de un líquido que está perdiendo algunas de sus moléculas.
- evapotranspiración real Cantidad de agua transpirada anualmente por las plantas y evaporada del suelo, generalmente medida en milímetros
- evapotranspiración Evaporación de agua desde el suelo más la transpiración de agua por las plantas.
- evolución Todos los cambios que han transformado la vida en la Tierra desde sus comienzos más tempranos hasta la diversidad que la caracteriza hoy en día.
- evolución en mosaico Evolución de diferentes características de organismos a diferentes velocidades.
- exclusión competitiva Concepto de que cuando las poblaciones de dos especies similares compiten por los mismos recursos limitados, una población utilizará los recursos más eficientemente y tendrá una ventaja reproductiva que eventualmente la conducirá a la eliminación de la otra población.
- **excreción** Eliminación de productos de desecho del metabolismo que contienen nitrógeno.
- exocitosis Secreción celular de macromoléculas mediante la fusión de vesículas con la membrana plasmática.
- exoenzima Enzima hidrolítica poderosa secretada por un hongo fuera de su cuerpo para digerir el alimento.
- exoesqueleto Recubrimiento duro en la superficie de un animal, como la concha de un molusco o la cutícula de un artrópodo, que proporciona protección y puntos de inserción para los músculos.
- exón Región codificante de un gen eucariótico. Los exones, que tienen expresión, están separados unos de otros por medio de intro-
- exotoxina Proteína tóxica que es secretada por un procarionte y que produce síntomas específicos aún en la ausencia del procarionte.
- expansinas Enzimas vegetales que rompen los enlaces cruzados (enlaces de hidrógeno) entre las miofibrillas de celulosa y otros constituyentes de la pared celular, haciendo más laxa la estructura de la pared.

- **expectativa de vida al nacer** Predicción de la duración promedio de la vida al nacer.
- experimento controlado Experimento en el cual un grupo experimental se compara con un grupo control que se diferencia solamente en el factor que se está estudiando.
- explosión cámbrica Estallido de origen evolutivo cuando la mayoría de los principales planes corporales de los animales aparecieron en un tiempo relativamente breve de la historia geológica; se produjo en el registro fósil hace aproximadamente 542 a 525 millones de años.
- expresión génica diferencial Expresión de diferentes conjuntos de genes por células con el mismo genoma.
- extensión convergente Mecanismo de desplazamiento celular en el cual las células de una capa de tejido se redistribuyen de manera tal que la capa de células se torna más delgada y al mismo tiempo más larga.
- exteroceptor Receptor sensorial que detecta estímulos situados afuera del cuerpo, como el calor, la luz, la presión, y los compuestos químicos.
- extremo cohesivo o pegajoso Extremo monocatenario de un fragmento de restricción del DNA de doble cadena.
- extremófilo Procarionte que vive en un ambiente extremo. Los extremófilos incluyen a los metanógenos, los halófilos extremos y los termófilos extremos.
- eyaculación Propulsión del semen desde el epidídimo por medio de la musculatura del conducto deferente, conducto eyaculatorio y uretra
- facilitador Especie que tiene un efecto positivo en la supervivencia y reproducción de otras especies en una comunidad y que contribuye a la estructura de la comunidad.
- factor de crecimiento Proteína que debe estarpresente en el medio ambiente extracelular (medio de cultivo o cuerpo de un animal) para el crecimiento y desarrollo normal de ciertos tipos de células; un regulador local que actúa en las células de las proximidades estimulando la proliferación y diferenciación celular.
- factor de crecimiento símil insulina Hormona producida por el hígado cuya secreción es estimulada por la hormona de crecimiento. Estimula directamente el crecimiento del hueso y el cartílago.
- factor de transcripción Proteína reguladora que se une al DNA y estimula la transcripción de genes específicos.
- factor F Factor de fertilidad en las bacterias; segmento del DNA que confiere la capacidad de formar pili para la conjugación y funciones relacionadas necesarias para la transferencia del DNA del donante al receptor. Puede existir como plásmido o estar integrado al cromosoma bacteriano.
- factor natriurético auricular (FNA) Hormona peptídica que se opone al sistema renina-angiotensina-aldosterona (SRAA).
- **factor Rh** Antígeno proteico de la superficie de los glóbulos rojos designado Rh positivo. Si una madre Rh negativa es expuesta a sangre de un feto Rh positivo, produce anticuerpos anti-Rh de la clase IgG.

- fago Virus que infecta una bacteria; también denominado bacteriófago.
- fago templado Fago que es capaz de reproducirse mediante ciclo lítico como lisogénico.
- fago virulento Fago que se reproduce solamente mediante un ciclo lítico.
- fagocitosis Tipo de endocitosis de sustancias de gran tamaño, formadas por partículas, llevada a cabo principalmente por macrófagos, neutrófilos y células dendríticas.
- familia En la clasificación, la categoría taxonómica por encima de género.
- familia multigénica Colección de genes con secuencias idénticas o similares, presumiblemente de origen común.
- faringe Área de la garganta de los vertebrados por donde pasa el aire y los alimentos; en los gusanos aplanados, el tubo muscular que protruye desde la cara ventral del gusano y termina en la boca.
- fascículo vascular Banda de tejidos vasculares (tanto xilema como floema) en el tallo o en la hoja.
- fase de flujo menstrual Porción del ciclo uterino (menstrual) cuando se produce el sangrado menstrual.
- fase folicular Parte del ciclo ovárico durante el cual los folículos crecen y los ovocitos maduran.
- fase G₀ Estadío donde no se produce división celular, de una célula que acaba de abandonar el ciclo celular.
- fase G₁ Primera fase de crecimiento del ciclo celular, que consiste en la porción de la interfase antes de que comience la síntesis de DNA.
- fase G₂ Segunda fase de crecimiento del ciclo celular, que consiste en la porción de la interfase luego de que se produzca la síntesis de DNA.
- fase luteínica Parte del ciclo ovárico durante el cual células endocrinas del cuerpo lúteo secretan hormonas femeninas.
- fase M Véase fase mitótica (fase M).
- fase mitótica (fase M) Fase del ciclo celular que incluye la mitosis y la citocinesis.
- fase proliferativa Porción del ciclo uterino (menstrual) en la cual el endometrio se regenera y se engrosa.
- fase S Fase de síntesis del ciclo celular; la porción de la interfase durante la cual se replica el DNA.
- fase secretora Aquella porción del ciclo uterino (menstrual) en la que el endometrio continúa engrosándose, se hace más vascularizado, y se desarrollan glándulas que segregan un líquido rico en glucógeno.
- fauna de Ediacara Fósiles animales generalmente aceptados como los más precoces, que datan aproximadamente de 575 millones de
- **fecundación** Unión de los gametos haploides para producir un cigoto diploide.
- fecundación doble Mecanismo de fecundidad en las angiospermas, por el cual dos gametos masculinos se unen con dos células en el saco embrionario para formar el cigoto y el endospermo.
- fecundación externa Fusión de los gametos que los padres han descargado en el ambiente. fecundación interna Reproducción en la cual

- los espermatozoides se depositan cerca o dentro del tracto reproductivo femenino y la fecundación se produce dentro de dicho tracto.
- **fenotipo** Rasgos físicos y psicológicos de un organismo, que están determinados por su constitución genética.
- fermentación Proceso catabólico que produce una cantidad limitada de ATP a partir de la glucosa, sin una cadena de transporte de electrones, y que produce un producto final característico, como el etilalcohol o ácido láctico.
- fermentación ácida láctica Transformación de piruvato en lactato sin liberación de dióxido de carbono.
- **fermentación alcohólica** Conversión del piruvato en dióxido de carbono y alcohol etílico.
- feromona En los animales y los hongos, un pequeño compuesto químico volátil que tiene funciones en la comunicación, y que en los animales actúa en forma bastante similar a una hormona influyendo en la fisiología y la conducta.
- **fertilización in vitro** Fecundación de óvulos en recipientes de laboratorio seguida de la implantación artificial del embrión temprano en el útero de la madre.
- feto Ser humano en desarrollo desde la novena semana de gestación hasta el nacimiento; tiene todas las estructuras principales de un adulto.
- fibra Tipo de célula lignificada que refuerza el xilema de las angiospermas y que tiene funciones de soporte mecánico; una célula esclerenquimática delgada, aguzada en los extremos, que generalmente se presenta formando fascículos.
- fibra colágena Fibra resistente de la matriz extracelular. Las fibras colágenas están hechas de colágeno, no son elásticas, y no se desgarran fácilmente cuando son estiradas a lo largo.
- fibra elástica Hebra alargada constituida por la proteína elastina. Las fibras elásticas proporcionan una cualidad elástica a la matriz extracelular que se complementa con la fuerza no elástica de las fibras colágenas.
- fibra reticular Fibra de colágeno muy delgada y ramificada. Las fibras reticulares forman un apretado tejido que se continúa con las fibras colágenas de la matriz extracelular.
- fibras musculares lentas Células musculares que pueden sostener largas contracciones.
- fibras rápidas o fibras musculares rápidas Células musculares utilizadas para las contracciones rápidas y poderosas.
- fibrina Forma activada de la proteína de la coagulación fibrinógeno, que se agrega en hebras que forman la trama del coágulo.
- fibrinógeno Forma inactiva de una proteína plasmática que es transformada en su forma activa fibrina, que se agrega en hebras que forman la estructura subyacente del coágulo sanguíneo.
- **fibroblasto** Tipo de célula en el tejido conectivo laxo que secreta los ingredientes proteicos de las fibras extracelulares.
- fibronectina Glucoproteína que contribuye a la adherencia de las células a la matriz extracelular.

- fibrosis quística Desorden genético del ser humano causado por un alelo recesivo para una proteína del canal de cloruro; se caracteriza por una secreción excesiva de moco y una consecuente vulnerabilidad a las infecciones; sin tratamiento es fatal.
- fijación de nitrógeno Asimilación del nitrógeno atmosférico por ciertos procariontes para formar compuestos nitrogenados que pueden ser utilizados directamente por las plantas.
- fijación del carbono Incorporación de carbono a partir del CO_2 en un compuesto orgánico por un organismo autótrofo (una planta, otro organismo fotosintético, o un procarionte quimioautótrofo).
- filamento Tallo de un estambre.
- filamento delgado El más pequeño de los dos miofilamentos que consiste en dos cadenas de actina y dos cadenas de proteína regulatoria enrolladas una alrededor de la otra.
- filamento grueso Filamento compuesto por una distribución escalonada de moléculas de miosina; componente de las miofibrillas en las fibras musculares.
- filamento intermedio Componente del citoesqueleto que incluye a todos los filamentos de un tamaño intermedio entre los microtúbulos y los microfilamentos.
- filo En la clasificación, la categoría taxonómica por encima de la clase,
- filogenia Historia evolutiva de una especie o de un grupo de especies relacionadas.
- filograma Árbol filogenético en el cual la longitud de las ramas refleja el número de cambios genéticos que se han producido en una secuencia particular del DNA o del RNA en los diferentes linajes.
- filtración Extracción de agua y pequeños solutos, incluyendo desechos metabólicos, de los líquidos corporales, en el sistema excretor.
- filtrado Líquido extraído por el sistema excretor de los fluídos corporales. El sistema excretor produce orina a partir del filtrado, luego de extraer del filtrado los solutos valiosos y concentrarlo.
- fimbria Apéndice corto procariótico, semejante a un pelo, con funciones de adherencia a un sustrato o a otras células.
- fisiología Estudio de las funciones de un organismo.
- fisión Separación de un progenitor en dos o más individuos de aproximadamente igual
- fisión binaria Tipo de división celular por la cual los procariontes se reproducen. Cada célula hija dividida recibe una copia del único cromosoma parental.
- fitoalexina Antibiótico producido por las plantas, que destruye los microorganismos o inhibe su crecimiento.
- fitocromos Una clase de receptores de luz en las plantas. Absorben principalmente luz roja, estos fotorreceptores regulan muchas respuestas vegetales, incluyendo la germinación de las semillas y la evitación de la sombra.
- fitoplancton Algas y bacterias fotosintéticas que derivan pasivamente en la zona pelágica de un medio ambiente acuático.
- fitorremediación Tecnología emergente no destructiva que busca recuperar a bajo costo las

áreas contaminadas aprovechando la notable capacidad de ciertas especies vegetales de extraer del suelo metales pesados y otros contaminante y de concentrarlos en porciones fácilmente recolectables de la planta.

fláccida Una pared celular es fláccida con respecto a sus alrededores cuando no hay ten-

dencia del agua a ingresar.

flagelo Apéndice celular largo especializado en la locomoción. Los flagelos de los procariontes y eucariontes difieren tanto en su estructura como en su función.

floema Tejido de las plantas vasculares que consiste en células vivas dispuestas en tubos alargados que transportan hidratos de carbono y otros nutrientes orgánicos a través de la planta.

flor En una angiosperma, un tallo corto con hasta cuatro conjuntos de hojas modificadas, que poseen las estructuras para las funciones de la reproducción sexual.

flor completa Flor que posee los cuatro órganos florales básicos: sépalos, pétalos, estambres

y carpelos.

- flor incompleta Flor en la cual uno o más de los cuatro órganos florales básicos (sépalos, pétalos, estambres o carpelos) están ausentes o no son funcionantes.
- florígeno Señal de florecimiento, no identificada todavía químicamente, que podría ser una hormona o podría tratarse de una modificación de las concentraciones relativas de múltiples hormonas.

fluidófago Animal que se alimenta de los líquidos ricos en nutrientes de otro organismo

flujo cíclico de electrones Recorrido del flujo de electrones durante las reacciones luminosas de la fotosíntesis que involucra solamente al fotosistema I y que produce ATP pero no NADH u oxígeno.

flujo de masa o de presión Movimiento del agua debido a una diferencia de presiones

entre dos localidades.

flujo electrónico no cíclico Ruta del flujo de electrones durante las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis en el que participan ambos fotosistemas y produce ATP, NADPH y oxígeno. El flujo electrónico neto es desde el agua hasta el NADP+.

flujo génico Adiciones o sustracciones genéticas a una población que resultan del movimiento de gametos o individuos fértiles.

folículo Estructura microscópica en el ovario que contiene el óvulo en desarrollo y secreta

estrógenos.

- foraminífero Protista acuático que secreta una concha dura que contiene carbonato de calcio y que extiende seudópodos a través de poros en la concha.
- formación reticular Sistema de neuronas, que contiene más de 90 núcleos independientes, que atraviesa la parte central del tallo cerebral.
- **fórmula estructural** Tipo de notación molecular en la cual los átomos constituyentes están unidos por líneas que representan los enlaces covalentes.
- **fórmula molecular** Tipo de notación molecular que indica solamente la cantidad de los átomos constituyentes.

- forónidos Un lofoforado marino que habita en un tubo.
- **forrajear** Conducta necesaria para reconocer, buscar, capturar y consumir el alimento.
- fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilasa Enzima que añade dióxido de carbono al fosfoenolpiruvato (PEP) para formar oxalacetato.
- fosfolípido Molécula constituyente de la bicapa interna de las membranas biológicas, que tiene una cabeza polar, hidrófila, y una cola no polar, hidrófoba.
- **fosforilación a nivel de sustrato** Formación de ATP mediante la transferencia directa de un grupo fosfato al ADP a partir de un sustrato intermedio en el catabolismo.
- fosforilación oxidativa Producción de ATP utilizando la energía derivada de las reacciones redox de la cadena de transporte de electrones.
- **fosforilada** Referencia a una molécula que ha recibido un grupo fosfato.
- **fósil** Remanente preservado o impresión de un organismo que vivió en el pasado.
- fotoautrótofo Organismo que aprovecha la energía de la luz para impulsar la síntesis de compuestos orgánicos a partir del dióxido de carbono.
- fotofosforilación Proceso de generación de ATP a partir del ADP mediante una fuerza motriz protónica producida por la membrana tilacoidal del cloroplasto durante las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis.
- **fotoheterotrótofo** Organismo que utiliza la luz para generar ATP pero que debe obtener carbono en forma orgánica.
- fotomorfogénesis Efectos de la luz en la morfología de las plantas.
- fotón Un cuanto, o cantidad discreta, de energía luminosa.
- fotoperiodismo Respuesta fisiológica al fotoperíodo, la duración relativa de la noche y el día. Un ejemplo de fotoperiodismo es la floración
- fotopsina Uno de la familia de pigmentos visuales de los conos del ojo de los vertebrados, que absorbe luz brillante y coloreada.
- **fotorreceptor** Receptor electromagnético que detecta la radiación conocida como luz visible.
- fotorreceptores de luz azul Una clase de fotorreceptores en las plantas. La luz azul desencadena una variedad de respuestas, como el fototropismo y retrasa el alargamiento del hipocótilo
- fotorrespiración Vía metabólica que consume oxígeno, libera dióxido de carbono, no genera ATP, y disminuye la producción fotosintética; se produce generalmente en días cálidos, secos y brillantes, cuando los estomas se cierran y la concentración de oxígeno en las hojas supera la del dióxido de carbono.
- fotosíntesis Transformación de la energía de la luz en energía química que es almacenada como glucosa u otros compuestos orgánicos; se produce en las plantas, algas y ciertos procariontes.
- fotosistema Unidad de captación de la luz localizada en la membrana tilacoidal del cloroplasto, constituida por un centro de reacción rodeado por numerosos complejos co-

lectores de la luz. Hay dos tipos de fotosistemas, I y II; cada uno de ellos absorbe mejor la luz a diferentes longitudes de onda.

fotosistema I Una de las dos unidades de captación de la luz localizada en la membrana tilacoidal del cloroplasto; tiene dos moléculas de clorofila *a* P700 como centro de reacción.

fotosistema II Una de las dos unidades de captación de la luz localizada en la membrana tilacoidal del cloroplasto; tiene dos moléculas de clorofila *a* P680 como centro de reacción.

fototropismo Crecimiento del vástago de una planta acercándose o alejándose de la luz.

- **fóvea** Centro de la focalización del ojo y lugar de la retina donde los fotorreceptores están altamente concentrados.
- FPM Factor promotor de la maduración (factor promotor de la fase M); complejo proteico requerido para que una célula progrese de la interfase tardía a la mitosis. La forma activa consiste en una ciclina y una proteincinasa.
- fraccionamiento celular Ruptura de la célula y separación de sus orgánulos mediante centrifugación.
- fragmentación Medio de reproducción asexual por el cual un progenitor único se divide en partes que se regeneran en nuevos individuos completos.
- fragmento de Okazaki Pequeño segmento de DNA sintetizado sobre la cadena molde durante la replicación del DNA. Varios fragmentos de Okazaki constituyen la hebra retrasada del DNA recientemente sintetizado.
- fragmento de restricción Segmento del DNA que resulta del corte del DNA por una enzima de restricción.
- fragmoplasto Alineación de elementos del citoesqueleto y vesículas derivadas del aparato de Golgi a través de la línea media de una célula vegetal en división.
- frecuencia cardíaca Frecuencia de la contracción cardíaca.
- **fruto** Ovario maduro de una flor que protege semillas en estado latente o dormancia y contribuye a su diseminación.
- fruto agregado Fruto derivado de una única flor que tiene más de un carpelo.
- fruto múltiple Fruto derivado de una inflorescencia, grupo de flores estrechamente agrupadas.
- fruto simple Fruto derivado de un único carpelo o varios carpelos fusionados.
- fuente de hidratos de carbono Órgano vegetal en el cual los hidratos de carbono se producen por fotosíntesis o por degradación del almidón. Las hojas maduras son la fuente primaria de hidratos de carbono de las plantas.
- fuerza motriz protónica Energía potencial almacenada en forma de un gradiente electroquímico, generado por el bombeo de iones hidrógeno a través de las membranas biológicas durante la quimioosmosis.
- Fungi Reino eucariótico que incluye organismos que absorben nutrientes luego de descomponer material orgánico.
- fusión de protoplastos Fusión de dos protoplastos de diferentes especies vegetales que de otra manera serían reproductivamente incompatibles.

- gametangio Estructuras vegetales multicelulares en las cuales se forman los gametos. Los gametangios femeninos se denominan arquegonios, y los gametangios masculinos se denominan anteridios.
- gameto Célula haploide, como un óvulo o un espermatozoide. Los gametos se unen durante la reproducción sexual para producir un cigoto diploide.
- gametofito En los organismos que experimentan una alternancia de generaciones, forma haploide multicelular que produce mitóticamente gametos haploides que se unen y crecen en la generación del esporofito.
- gametoforo Estructura madura, productora de gametos, del cuerpo del gametofito de un musgo.
- gametogénesis Proceso por el cual se producen los gametos en cuerpo de los mamíferos.
- ganglio Agrupación (grupo funcional) de cuerpos de células nerviosos en un sistema nervioso centralizado.
- ganglio linfático Órgano localizado en el trayecto de un vaso linfático. Los ganglios linfáticos filtran la linfa y contribuyen a atacar a los virus y bacterias.
- gasto cardíaco Volumen de sangre bombeada por minuto por el ventrículo izquierdo del corazón.
- gástrula Estado embrionario de tres capas, con forma de copa.
- **gastrulación** Formación de la gástrula a partir de la blástula.
- gemación Medio asexual de propagación por el cual se forman excrecencias del progenitor que se desprenden para vivir independientemente, otras permanecen adheridas para formar eventualmente extensas colonias.
- gen Unidad discreta de información hereditaria que consiste en una secuencia de nucleótidos específica en el DNA (o en el RNA, en algunos virus).
- gen de efecto materno Gen que cuando muta en la madre, produce un fenotipo mutante en la descendencia, independientemente del genotipo.
- gen de identidad del meristema Gen vegetal que promueve el cambio del crecimiento vegetativo a la floración.
- gen de polaridad del huevo Otro nombre para un gen de efecto materno, que contribuye a controlar la orientación (polaridad) del huevo.
- gen de segmentación Gen del embrión que dirige la formación efectiva de los segmentos luego de que los ejes del embrión están definidos.
- gen homeótico Cualquiera de los genes que controlan el plan corporal general de los animales y plantas, controlando el destino de desarrollo de grupos de células.
- gen ligado al sexo Gen localizado en un cromosoma sexual.
- gen p53 El "ángel guardián del genoma", un gen que se expresa cuando el DNA de una célula se daña. Su producto, la proteína p53, funciona como factor de transcripción para varios genes.
- gen ras Gen que codifica la proteína Ras, una proteína G que desencadena una señal de crecimiento a partir de un receptor del fac-

- tor de crecimiento en la membrana plasmática produciendo una cascada de proteincinasas que finalmente produce la estimulación del ciclo celular. Muchos oncongenes ras tienen una mutación puntual que produce una versión hiperactiva de la proteína Ras que puede conducir a una división celular excesiva.
- gen regulador Gen que codifica una proteína, como por ejemplo un represor, que controla la transcripción de otro gen o grupo de genes
- gen supresor de tumores Gen cuyos productos proteicos inhiben la división celular, impidiendo de esa manera el crecimiento celular descontrolado (cáncer).
- generación F₁ La primera generación filial, o híbrida, en la descendencia de una serie de cruzamientos genéticos.
- **generación F**₂ Descendencia obtenida por el cruzamiento de la generación híbrida F₁.
- **generación P** Individuos progenitores de los cuales deriva la descendencia en estudios de la herencia; P proviene del inglés *parental* o progenitor.
- género Categoría taxonómica por encima del nivel de las especies, designada por la primera palabra del nombre científico de una especie expresado mediante dos palabras.
- genes de identidad de los órganos Genes homeóticos de las plantas que utilizan la información posicional para determinar cuáles hojas emergentes se desarrollan en cuál tipo de órganos florales.
- genes ligados Genes localizados suficientemente cerca dentro de un cromosoma como para ser heredados en conjunto.
- genes ortólogos Genes homólogos que se transmiten en línea recta de una generación a la próxima, pero que terminan en diferentes acervos génicos debido a la especiación.
- genes parálogos Genes homólogos que se encuentran en el mismo genoma debido a la duplicación de genes.
- **genética** Estudio científico de la herencia y de las variaciones hereditarias.
- genética de poblaciones Estudio de cómo las poblaciones se modifican genéticamente en el curso del tiempo.
- **genoma** Conjunto completo de los genes de un organismo; material genético de un organismo.
- **genómica** Estudio del conjunto total de los genes y sus interacciones.
- genoteca de cDNA Biblioteca limitada de genes que utiliza DNA complementario. La genoteca contiene solamente los genes que fueron transcritos en las células examinadas.
- genoteca genómica Conjunto de miles de segmentos de DNA de un genoma, cada uno transportado por un plásmido, fago, u otro vector de clonación.
- **genotipo** Constitución genética, o conjunto de alelos, de un organismo.
- gestación Embarazo; estado de portación del hijo en desarrollo dentro del tracto reproductor femenino.
- giberelinas Clase de hormonas vegetales relacionadas que estimulan el crecimiento del tallo y las hojas, desencadenan la germinación de las semillas y la interrupción del estado la-

- tente o dormancia de la yema, y estimulan el desarrollo del fruto junto con la auxina.
- gimnosperma Planta vascular que posee semillas desnudas, estos es, semillas no encerradas en una cámara especializada.
- glande del pene Extremo superior del pene. glándula bulbouretral Una de un par de glándulas ubicadas cerca de la base del pene en el hombre que segregan un líquido que lubrica y neutraliza los ácidos en la uretra durante la excitación sexual.
- glándula endocrina Glándula sin conductos que secreta hormonas directamente al del líquido intersticial, a partir del cual difunden hacia el torrente sanguíneo.
- glándula paratiroides Una de las cuatro pequeñas glándulas endocrinas, embebidas en la superficie de la glándula tiroides, que secretan la hormona paratiroidea.
- glándula pineal Pequeña glándula localizada en la superficie dorsal del cerebro anterior de los vertebrados que secreta la hormona melatonina.
- glándula prostática Glándula en el hombre que secreta un componente neutralizante del ácido en el semen.
- glándula suprarrenal Una de las dos glándulas endocrinas localizadas en la adyacencia de los riñones en los mamíferos. Las células endocrinas en la porción externa (corteza) responden al estímulo de la ACTH segregando hormonas esteroides que mantienen la homeostasis durante el estrés prolongado. Las células neurosecretoras de la porción central (médula) segregan adrenalina y noradrenalina en respuesta a impulsos nerviosos desencadenados por el estrés de corto plazo.
- glándula tiroides Glándula endocrina, situada en la superficie ventral de la tráquea, que secreta dos hormonas que contienen yodo, la triyodotironina (T₃) y la tiroxina (T₄), y la calcitonina.
- glándulas de Bartholin Glándulas próximas a la abertura vaginal de una mujer que segregan un líquido lubricante durante la excitación sexual.
- glándulas mamarias Glándulas exocrinas que segregan leche para alimentar al lactante. Estas glándulas son características de los mamíferos.
- glándulas salivares Glándulas exocrinas asociadas con la cavidad oral. Las secreciones de las glándulas salivales contienen sustancias para lubricar el alimento, adherir las porciones masticadas en un bolo alimentario, y comenzar el proceso de la digestión química.
- glía radial En un embrión, células de soporte que forman guías a lo largo de los cuales las neuronas recién formadas migran desde el tubo neural; pueden actuar también como células madre que dan origen a las neuronas y otras células de la glía.
- glía Células de sostén que son esenciales para la integridad estructural del sistema nervioso y para el funcionamiento normal de las neuro-
- **gliceraldehído-3-fosfato (G3P)** Hidrato de carbono producido directamente a partir del ciclo de Calvin.
- glicina Aminoácido que tiene funciones de neurotransmisor en el SNC.

- glóbulo blanco Célula sanguínea cuya función es la defensa del cuerpo contra las infecciones y las células cancerosas; también se la denomina leucocito.
- **glóbulo rojo** Célula sanguínea que contiene hemoglobina, que transporta el O_2 ; también denominada eritrocito.
- glomeromiceto Miembro del filo de hongos Glomeromycota, caracterizado por formar un tipo de ramificación diferente de endomicorrizas (relaciones simbióticas con las raíces de las plantas) denominadas micorrizas arbusculares.
- **glomérulo** Bola de capilares rodeados por la cápsula de Bowman en la nefrona y que sirve como sitio de filtración en el riñón de los vertebrados.
- glucagón Hormona secretada por las células alfa del páncreas que aumenta los niveles de glucosa en sangre. Promueve la degradación del glucógeno y la liberación de glucosa por parte del hígado.

glucocorticoide Hormona esteroidea secretada por la corteza suprarrenal que influye en el metabolismo de la glucosa y en la función inmunitaria.

inmunitaria.

- glucógeno Polisacárido de almacenamiento de la glucosa extensamente ramificado que se encuentra en el hígado y en el músculo de los animales; el equivalente animal del almidón.
- **glucolípido** Lípido unido en forma covalente a un hidrato de carbono.
- glucólisis Degradación de la glucosa en piruvato. La glucólisis es la única vía metabólica que se produce en todas las células vivas, sirviendo de punto inicial para la fermentación o la respiración aeróbica.
- **glucoproteína** Proteína unida en forma covalente a un hidrato de carbono.
- **glutamato** Aminoácido que tiene funciones de neurotransmisor en el SNC.
- **gnatostoma** Miembro del subgrupo de vertebrados que poseen mandíbulas.
- gónadas Órganos sexuales masculinos y femeninos; órganos que producen los gametos en la mayoría de los animales.
- gonadotrofina coriónica humana (HCG) Hormona secretada por el corion que mantiene el cuerpo lúteo del ovario durante los primeros tres meses del embarazo.
- **gonadotrofina** Hormona que estimula las actividades del testículo y los ovarios. La hormona foliculoestimulante y luteinizante son gonadotrofinas.
- gradiente de concentración Aumento o disminución de la densidad de una sustancia química en un área. Las células generalmente mantienen gradientes de concentración de iones a través de sus membranas. Cuando existe un gradiente, los iones u otras sustancias químicas implicadas tienden a moverse desde donde se encuentran más concentradas hacia donde están menos concentradas.
- gradiente electroquímico Gradiente de difusión de un ion, que representa un tipo de energía potencial que considera tanto la diferencia de concentración del ion a través de la membrana como su tendencia a desplazarse en relación al potencial de membrana.
- grado Grupo de especies animales que compar-

- ten el mismo nivel de complejidad de organización.
- **gradualismo** Visión de la historia de la Tierra que atribuye los cambios profundos como el producto acumulativo de procesos lentos pero continuos.
- gramnegativas Descripción de un grupo de bacterias con una pared celular que es estructuralmente más compleja y contiene menos peptidoglucanos que la pared de las bacterias grampositivas. Las bacterias gramnegativas son con frecuencia más tóxicas que las grampositivas.
- **grampón** o **sistema de anclaje** Estructura semejante a una raíz que ancla a un alga marina.
- grampositivas Descripción de un grupo de bacterias con una pared celular que es estructuralmente menos compleja y contiene más peptidoglucanos que la pared de las bacterias gramnegativas. Las bacterias grampositivas son con frecuencia menos tóxicas que las gramnegativas.
- granos de polen Estructuras que contienen el gameto masculino de las plantas con semillas.
- gránulos corticales Vesículas localizadas inmediatamente por debajo de la membrana plasmática de un óvulo que sufre exocitosis durante una reacción cortical.
- granum (plural, grana) Porción apilada de la membrana tilacoidal en el cloroplasto. Los grana funcionan en las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis.
- grasa (triacilglicerol) Compuesto biológico que consiste en tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol.
- grasa parda En algunos mamíferos, tejido localizado en el cuello y entre los hombros, que está especializado para una producción rápida de calor.
- **gravitropismo** Respuesta de una planta o animal a la gravedad.
- **grupo amino** Grupo funcional que consiste en un átomo de nitrógeno unido a dos átomos de hidrógeno.
- grupo carbonilo Grupo funcional presente en los aldehídos y cetonas que consiste en un átomo de carbono unido mediante un doble enlace a un átomo de oxígeno.
- grupo carboxilo Grupo funcional presente en los ácidos orgánicos que consiste en un único átomo de carbono unido mediante un doble enlace a un átomo de oxígeno y unido también a un grupo hidroxilo.
- grupo externo Especie o grupo de especies que están estrechamente relacionadas con el grupo de especies en estudio, pero que claramente no están tan estrechamente relacionadas como lo están uno con el otro cualquiera de los miembros de los grupos de estudio.
- **grupo fosfato** Grupo funcional importante en la transferencia de energía.
- grupo funcional Configuración específica de átomos generalmente unidos al esqueleto de carbono de moléculas orgánicas y que participan habitualmente en las reacciones químicas.
- grupo hidroxilo Grupo funcional que consiste en un átomo de hidrógeno unido a un átomo de oxígeno por un enlace covalente po-

- lar. Las moléculas que poseen este grupo son solubles en agua y se denominan alcoholes.
- **grupo interno** En un estudio cladístico de las relaciones evolutivas entre los taxones de organismos, el grupo de taxones que está siendo analizado actualmente.
- grupo sulfhidrilo Grupo funcional que consiste en un átomo de azufre unido a un átomo de hidrógeno (–SH).
- grupos sanguíneos ABO Clases de sangre humana determinadas genéticamente que se basan en la presencia o ausencia de los hidratos de carbono A y B en la superficie de los glóbulos rojos. Los fenotipos de los grupos sanguíneos ABO, también denominados tipos de sangre, son A, B, AB y O.
- **gutación** Exudación de gotitas de agua, causada por la presión de la raíz en ciertas plantas.
- habituación Tipo muy simple de aprendizaje que implica una pérdida de la respuesta a los estímulos que proporcionan poca o ninguna información.
- halófilo extremo Procarionte que vive en un medio altamente salino, como el Gran Lago Salado (Great Salk Lake) o el Mar Muerto.
- haustorio En ciertos hongos simbióticos, hifas especializadas que pueden penetrar los tejidos de los organismos huésped.
- hebra adelantada Nueva cadena continua de DNA complementario sintetizada a lo largo de la cadena que le sirve de molde en la dirección obligatoria 5' Æ 3'.
- hebra retrasada Cadena de DNA sintetizada en forma discontinua que se alarga en una dirección que se aleja de la horquilla de replicación
- heces Desechos del tracto digestivo.
- helicasa Enzima que desenrolla la doble hélice del DNA en las horquillas de replicación.
- hélice alfa (hélice o) Formación helicoidal que constituye una forma de la estructura secundaria de las proteínas, que se origina en una estructura específica de un enlace de hidrógeno.
- hemisferio cerebral El lado derecho o izquierdo del cerebro de los vertebrados.
- hemocianina Tipo de pigmento respiratorio que utiliza cobre como su componente de unión al oxígeno. La hemocianina se encuentra en la hemolinfa de los artrópodos y muchos moluscos.
- hemofilia Enfermedad genética humana causada por un alelo recesivo ligado al sexo; caracterizada por un sangrado excesivo luego de una herida.
- hemoglobina Proteína que contiene hierro, localizada en los glóbulos rojos, que se une al oxígeno de manera reversible.
- hemolinfa En los invertebrados con un sistema circulatorio abierto, el líquido corporal que baña los tejidos.
- hendidura sináptica Espacio estrecho que separa el botón sináptico de una neurona transmisora del la neurona receptora o célula efectora.
- hendiduras faríngeas En los embriones de cordados, surcos que separan una serie de bolsas a lo largo de los lados de la faringe, y que pueden desarrollarse en las aberturas faringeas.

- hepática Pequeña planta no vascular, herbácea, que es un miembro del filo Hepatophyta.
- herbáceo Referencia a plantas no leñosas. herbívoro Animal heterótrofo que se alimenta de plantas.
- herencia Transmisión de rasgos de una generación a la otra.
- herencia epigenética Herencia de rasgos transmitidos por mecanismos que no implican directamente a la secuencia de nucleótidos.
- **herencia poligénica** Efecto aditivo de dos o mas loci genéticos sobre un solo carácter fenotípico.
- hermafrodita Individuo que funciona como macho y como hembra en la reproducción sexual, produciendo tanto espermatozoides como óvulos.
- hermafroditismo Condición en la que un individuo presenta ambas gonadas, masculina y femenina, y funciona como macho y como hembra en la reproducción sexual, produciendo tanto espermatozoides como óvulos.
- hermafroditismo secuencial Patrón reproductivo por el cual un individuo cambia de sexo durante su vida.
- **herviborismo** Interacción por la cual un herbívoro come partes de una planta o un alga.
- heterocarion Micelio fúngico formado por la fusión de dos hifas que tienen genéticamente diferentes núcleos.
- heterocigosidad promedio Porcentaje promedio de los loci que son heterocigotas en los miembros de la población.
- **heterocigota** Que tiene dos alelos diferentes para un mismo gen.
- heterocisto Célula especializada que participan de la fijación de nitrógeno en algunas cianobacterias filamentosas
- heterocromatina Cromatina eucariótica no transcripta que es tan altamente compacta que es visible con un microscopio óptico durante la interfase.
- heterocronía Cambio evolutivo en el desarrollo temporal o en la velocidad de desarrollo de un organismo.
- heteromorfas Referencia a una condición en el ciclo de vida de todas las plantas vivientes y ciertas algas en la que las generaciones de esporofitos y gametofitos se diferencian en su morfología.
- heterospórica Término que se refiere a una especie vegetal que tiene dos clases de esporas: microesporas que se desarrollan en gametofitos masculinos y megaesporas que se desarrollan en gametofitos femeninos.
- heterótrofo Organismo que obtiene las moléculas de alimento orgánico por medio de la ingestión de otros organismos o a sus productos intermedios.
- **hexápodo** Insecto o artrópodo de seis patas y sin alas estrechamente relacionado.
- hibernación Estado fisiológico que permite la supervivencia durante largos períodos de temperaturas frías y reducción de los aportes alimentarios, por el cual el metabolismo disminuye, el sistema respiratorio y el corazón se enlentecen, y la temperatura corporal se mantiene a un nivel inferior al normal.
- hibridación En genética, el apareamiento, o cruzamiento, de dos variedades diferentes. hibridación de ácido nucleico Apareamiento de

- bases entre un gen y una secuencia complementaria en otra molécula de ácido nucleico.
- hibridación genética Producción de un nuevo genoma por medio de la transferencia de parte del genoma de un organismo a otro organismo.
- hidrato de carbono Azúcar (monosacárido) o alguno de sus dímeros (disacáridos) o polímeros (polisacáridos).
- hidrocarburo Molécula orgánica que contiene solamente carbono e hidrógeno.
- hidrófilo Que tiene afinidad por el agua. hidrófobo Que tiene aversión por el agua; con tendencia a coalescer y formar gotitas en el
- hidrólisis Proceso químico que rompe, o escinde, moléculas mediante la adición de agua.
- hidrólisis enzimática Proceso de la digestión que escinde macromoléculas de los alimentos mediante la adición enzimática de agua.
- hifa Filamento que colectivamente constituye el cuerpo de un hongo.
- hígado El órgano de mayor tamaño en el cuerpo de los vertebrados. El hígado tiene diversas funciones, como producir la bilis, preparar los residuos nitrogenados para su eliminación y desintoxicar a la sangre de los tóxicos químicos.
- himen Membrana que cubre parcialmente la abertura vaginal en la mujer. El himen se rompe por la relación sexual o por otra actividad vigorosa.
- hiperpolarización Estado eléctrico en el cual el interior de la célula es más negativo en relación con el exterior, comparado con el potencial de membrana en reposo. Una membrana neuronal está hiperpolarizada si un estímulo incrementa su voltaje desde el potencial de reposo de –70 mV, disminuyendo la posibilidad de que la neurona transmita un impulso nervioso.
- hipertensión Presión arterial elevada crónica. hipertónica Al comparar dos soluciones, se refiere a aquélla que tiene mayor concentración de solutos.
- hipocótilo En un embrión de angiosperma, el eje embrionario por debajo del punto de inserción del cotiledón (de los cotiledones) y por encima de la radícula.
- hipófisis Glándula endocrina situada en la base del hipotálamo; consta de un lóbulo posterior (neurohipófisis), que almacena y libera dos hormonas producidas por el hipotálamo, y un lóbulo anterior (adenohipófisis), que produce y secreta varias hormonas que regulan diversas funciones corporales.
- hipófisis anterior También denominada adenohipófisis; porción de la hipófisis que se desarrolla a partir de tejido no nervioso; está formada por células endocrinas que sintetizan y secretan varias hormonas tróficas y no tróficas.
- hipófisis posterior También denominada neurohipófisis; una extensión del hipotálamo compuesta de tejido nervioso que secreta oxitocina y hormona antidiurética producidas en el hipotálamo; un sitio de almacenamiento temporario para estas hormonas.
- hipotálamo Parte ventral del cerebro anterior de los vertebrados; tiene como funciones mantener la homeostasis, especialmente coordinando los sistemas endocrino y nervioso; se-

- creta hormonas de la hipófisis posterior y los factores liberadores que regulan la hipófisis anterior.
- **hipótesis** Respuesta tentativa a un pregunta bien encuadrada.
- hipótesis de "Tierra bola de nieve" Hipotésis según la cual los glaciares cubrieron las masas de tierra del planeta desde un polo hasta el otro, hace 750 a 570 millones de años, confinando la vida a áreas muy limitadas.
- hipótesis de estabilidad dinámica Idea de que las cadenas alimentarias largas son menos estables que las cadenas cortas.
- hipótesis de perturbación intermedia Concepto que sostiene que los niveles moderados de disturbios pueden promover una mayor diversidad de especies que los niveles bajos o altos de disturbios.
- hipótesis de un gen-un polipétido Premisa que postula que un gen es un segmento de DNA que codifica para un polipéptido.
- hipotésis del mundo verde Conjetura de que los herbívoros terrestres consumen relativamente pequeñas biomasas de plantas, porque se mantienen bajo control por una variedad de factores, incluyendo predadores, parásitos y enfermedades.
- hipótesis del remache Concepto propuesto por Paul y Anne Ehrlich, por el cual varias o la mayoría de las especies de una comunidad están estrechamente asociadas con las otras especies en una red de vida. De acuerdo con este modelo, un aumento o disminución en una especie de la comunidad afecta a muchas otras especies.
- hipótesis energética Concepto de que la longitud de una cadena alimentaria está limitada por la ineficiencia de la transferencia de energía a lo largo de la cadena.
- hipótesis individualista Concepto propuesto por H. A. Gleason, que considera que una comunidad vegetal es una agrupación aleatoria de especies que se encuentran en la misma área simplemente porque tienen los mismos requerimientos bióticos.
- hipótesis integrada Concepto propuesto por F. E. Clemens, que sostiene que una comunidad es un conjunto de especies estrechamente vinculadas, mantenidas en una asociación por interacciones bióticas mandatorias que causa que la comunidad funcione como una unidad integrada, como una especie de superorganismo.
- **hipotónica** Comparando dos soluciones, se refiere a aquélla que tiene menor concentración de solutos.
- histamina Sustancia liberada por las células mastoideas que causa la dilatación de los vasos sanguíneos que se vuelven más permeables durante una respuesta inflamatoria.
- histona Pequeña proteína con una alta proporción de aminoácidos cargados positivamente que se unen al DNA cargado negativamente y que desempeñan un papel clave en la estructura de la cromatina.
- historia de vida Serie de eventos desde el nacimiento, pasando por la reproducción, hasta la muerte.
- HIV (virus de la inmunodeficiencia humana)
 Agente infeccioso que causa el SIDA. El HIV
 es un retrovirus.

- hoja Principal órgano fotosintético de las plantas vasculares.
- hoja plegada beta (β) Una forma de la estructura secundaria de las proteínas en la que la cadena polipeptídica se pliega hacia adelante y hacia atrás. Dos regiones de la cadena se disponen paralelamente a la otra y se mantienen unidas mediante puentes de hidrógeno.
- homeostasis Condición fisiológica del cuerpo en estado de equilibrio.
- homínido Especie en la rama humana del árbol evolutivo; miembro de la familia Hominidae, incluidos el *Homo sapiens* y nuestros ancestros.
- **hominoide** Término que se refiere a los grandes simios y seres humanos.
- homocigota Que tiene dos alelos idénticos para un gen dado.
- **homología** Semejanza en las características que resultan de un ancestro compartido.
- homoplasia Estructura similar (análoga) de una secuencia molecular que ha evolucionado independientemente en dos especies.
- homospórica Término que se refiere a una especie vegetal que tiene una única clase de espora, que se desarrolla en forma característica en un gametofito bisexual.
- hongo con bolsa o ascomycetes Miembro del filo Ascomycota. Los hongos con bolsa tienen un rango de tamaño y complejidad que va desde las levaduras unicelulares a hongos diminutos del tamaño de una hoja hasta los hongos de seta elaborados y las trufas. Aproximadamente la mitad de las hongos con bolsa viven con algas o cianobacterias en asociaciones mutualistas denominadas líquenes
- hongo ectomicorrizógeno Hongo que forma ectomicorrizas con las raíces de las plantas.
- hongo en forma de clava Nombre común para los miembros del filo Basidiomycota. El nombre proviene de la forma semejante a una clava del basidio.
- hongo endomicorrizógeno Hongo que forma endomicorrizas con las raíces de las plantas. hongo imperfecto *Véase* deuteromiceto.
- hongo mucilaginoso celular o moho mucilaginoso Tipo de protista que tiene células amiboides unicelulares y cuerpos reproductores agregados en su ciclo de vida.
- hongo mucilaginoso plasmodial Tipo de protista que tiene células ameboides, células flageladas, y un estado de alimentación plasmodial en su ciclo de vida.
- horizonte Una capa particular del suelo, como la capa superficial.
- hormona En organismos multicelulares, una de las varias clases de señales químicas circulantes que se forman en células especializadas, viajan en los líquidos corporales, y actúan en células dianas específicas para modificar su funcionamiento.
- hormona antidiurética (ADH) Hormona producida en el hipotálamo y liberada desde la hipófisis posterior. Promueve la retención de agua por los riñones formando parte de un esquema elaborado de retroalimentación que contribuye a regular la osmolaridad de la sangre.
- hormona cerebral Hormona producida por células neurosecretoras en el cerebro de los in-

- sectos, que promueve el desarrollo al estimular la secreción de ecdisona por las glándulas prototorácicas.
- hormona de crecimiento (GH) Hormona producida y secretada por la hipófisis anterior que tiene efectos tanto directos (no tróficos) como efectos tróficos sobre una gran variedad de tejidos.
- hormona estimulante de los melanocitos (MSH)
 Hormona producida y secretada por la hipófisis anterior que regula la actividad de las células que contienen pigmento en la piel de algunos vertebrados.
- hormona foliculoestimulante (FSH) Hormona trófica producida y secretada por la hipófisis anterior que estimula la producción de óvulos por los ovarios y espermatozoides por los testículos.
- hormona juvenil Hormona de los artrópodos, secretada por las glándulas de los cuerpos alados, que promueve la retención de las características larvarias.
- hormona luteinizante (LH) Hormona trófica producida y secretada por la hipófisis anterior que estimula la ovulación en las hembras y la producción de andrógenos en los machos.
- hormona paratiroidea (PTH) Hormona secretada por las glándulas paratiroides que aumenta el calcio de la sangre promoviendo la liberación de calcio del hueso y la retención de calcio en los riñones.
- hormona trófica Hormona que tiene como diana otra glándula endocrina.
- horquilla de replicación Región en forma de Y de una molécula de DNA que se está replicando, donde están creciendo las nuevas cadenas
- huella ecológica Método que utiliza múltiples restricciones para estimar la capacidad de carga de la Tierra, calculando la superficie de agua y tierra agregadas en varias categorías de ecosistemas apropiados para que una nación produzca todas los recursos que consume y para que absorba todos los desechos que genera.
- huella genética Colección única de un individuo de fragmentos de restricción de DNA, detectada por electroforesis y sondas de ácidos nucleicos.
- hueso Un tipo de tejido conectivo que consiste en células vivas mantenidas en una matriz rígida de fibras de colágeno embebidas en sales de calcio.
- huésped Participante mayor en una relación simbiótica, que sirve como hogar y base de alimentación al simbionte.
- humor acuoso Líquido similar al plasma, localizado entre el cristalino y la córnea en el ojo de los vertebrados; contribuye a mantener la forma del ojo, proporciona nutrientes y oxígeno a sus tejidos y elimina los desechos.
- humor vítreo Material de aspecto gelatinoso que llena la cavidad posterior del ojo de los vertebrados.
- humus Material orgánico descompuesto que se encuentra en la capa superficial del suelo.
- huso mitótico Ensamblaje de microtúbulos y proteínas asociadas que interviene en los movimientos de los cromosomas durante la mitosis.

- huso muscular Mecanorreceptor estimulado por la distorsión mecánica.
- impronta Tipo de comportamiento aprendido con un componente innato significativo, adquirido durante un período crítico limitado.
- impronta genómica Fenómeno por el cual la expresión de un alelo en la descendencia depende si el alelo es heredado del padre o de la madre.
- incremento biológico Enfoque de la ecología de restauración que utiliza organismos para agregar materiales esenciales a un ecosistema degradado.
- independiente de la densidad Referencia a cualquier característica que no es afectada por la densidad de la población.
- inducción Capacidad de un grupo de células embrionarias de influir en el desarrollo de otro grupo de células.
- inductor o desencadenante Molécula que induce un tipo amplio de respuesta defensiva del huésped.
- inductor Pequeña molécula específica que inactiva al represor en un operón.
- infarto cardíaco Muerte del tejido muscular cardíaco producida por un bloqueo prolongado de una o más arterias coronarias.
- inflorescencia Grupo de flores estrechamente agrupadas en conjunto.
- información posicional Señales a las cuales responden los genes reguladores del desarrollo, que indican la localización de una célula en relación con otras células en una estructura embrionaria.
- ingeniería genética Manipulación directa de los genes con intenciones prácticas.
- ingestión Modo heterotrófico de nutrición en el cual otros organismos o detritos son ingeridos totalmente o en fragmentos.
- inhibición dependiente de la densidad Fenómeno que se observa en células animales normales que causa la detención de la división de las mismas cuando entran en contacto una con la otra.
- inhibición lateral Proceso que agudiza los bordes y aumenta el contraste de una imagen percibida inhibiendo los receptores ubicados lateralmente a aquellos que respondieron a la luz.
- inhibición por retroalimentación Método de control metabólico por el cual el producto final de una vía metabólica actúa como inhibidor de una enzima de dicha vía.
 - inhibidor competitivo Sustancia que disminuye la actividad de una enzima por ocupar el sitio activo en lugar del sustrato, a cuya estructura se asemeja.
 - inhibidor no competitivo Sustancia que reduce la actividad de una enzima al unirse a un sitio alejado del sitio activo, cambiando su conformación de manera tal que no se pueda unir más con el sustrato.
 - iniciales Células que permanecen en un meristema apical como fuente de nuevas células.
 - iniciales de los rayos Células en el cámbium vascular que producen los rayos de xilema y floema, filas radiales constituidas principalmente por células parenquimatosas.
 - iniciales fusiformes Células del cámbium vascular que producen células elongadas como las traqueidas, elementos de vaso, fibras, y miembros del tubo criboso.

injerto La pequeña rama terminal injertada en el patrón cuando se hace un trasplante.

inmigración Llegada de nuevos individuos de otras áreas.

inmunidad activa Inmunidad de larga duración conferida por la acción de las células B y células T de una persona y la memoria resultante de las células B y células T específica para un agente patógeno. La inmunidad activa puede desarrollarse como resultado de una infección natural o una inmunización.

inmunidad adquirida Tipo de defensa mediada por linfocitos B (células B) y linfocitos T (células T). Presenta especificidad, memoria y reconocimiento de lo propio y lo ajeno. También se la denomina inmunidad adaptativa.

inmunidad innata Clase de defensa que está mediada por células fagocíticas, proteínas antimicrobianas, respuesta inflamatoria, y células natural killer (NK). Está presente antes de la exposición a un agente patógeno y es efectiva desde el momento del nacimiento.

inmunidad pasiva Inmunidad de corto plazo conferida por la administración de anticuerpos ya producidos o la transferencia de anticuerpos maternales al feto a un lactante; dura solamente unas pocas semanas o meses porque el sistema inmunitario no ha sido es-

timulado por los antígenos.

inmunización Proceso de generación de un estado de inmunidad mediante medios artificiales. En la inmunización activa, se administra una versión no patógena de un microbio normalmente patógeno, que provoca respuestas de los linfocitos B y linfocitos T y memoria inmunológica. En la inmunización pasiva, se administran anticuerpos específicos de un microbio particular, que confiere una protección inmediata pero temporaria. También se la denomina vacunación.

inmunoglobulina (Ig) Cualquiera de la clase de proteínas que funcionan como anticuerpos. Las inmunoglobulinas se dividen en cinco clases principales que difieren en su distribución en el cuerpo y en las actividades de

eliminación de antígenos.

inositol trifosfato (IP₃) Segundo mensajero que funciona como intermediario entre ciertas hormonas no esteroideas y un tercer mensajero, el aumento en la concentración de Ca²⁺ citoplasmático.

inserción Mutación que implica la adición de uno o más pares de nucleótidos a un gen.

insulina Hormona secretada por las células beta del páncreas que disminuye los niveles de glucosa en sangre. Promueve la captación de glucosa por la mayoría de las células del cuerpo y la síntesis y almacenamiento de glucógeno en el hígado y también estimula la síntesis de proteínas y de grasas.

integración Interpretación de señales sensoriales en los centros de procesamiento neuronal

del sistema nervioso central.

integrina Proteína receptora que forma parte constitutiva de la membrana plasmática que interconecta la matriz extracelular y el citoesqueleto.

integumento Capa de tejido esporofítico que contribuye a la estructura de un óvula de una planta con semilla.

interacción hidrófoba Tipo de enlace químico

débil formado cuando las moléculas que no se mezclan con el agua coalescen para excluir al agua.

interacción interespecífica Relaciones entre las especies de una comunidad.

interacciones de van der Waals Atracciones débiles entre las moléculas o partes de las moléculas que son producidas por fluctuaciones localizadas de cargas.

intercambiador de calor contracorriente Disposición de vasos sanguíneos que contribuye a atrapar el calor en el centro del cuerpo y es importante para reducir la pérdida de calor

en muchos endotermos.

intercambio contracorriente Flujo opuesto de líquidos adyacentes que maximiza las tasas de transferencia; por ejemplo, la sangre en las branquias fluye en dirección opuesta a la del agua que las atraviesa, maximizando así la captación de oxígeno y la eliminación de dióxido de carbono.

intercambio de cationes Proceso por el cual minerales cargados positivamente se tornan disponibles para una planta cuando los iones hidrógeno del suelo desplazan los iones minerales de las partículas de arcilla.

intercambio gaseoso Captación de oxígeno molecular del ambiente y descarga de dióxido

de carbono al ambiente.

interfase Período del ciclo celular durante el cual la célula no se divide. Durante la interfase, la actividad metabólica celular es alta, los cromosomas y los orgánulos se duplican, y el tamaño celular puede aumentar. La interfase constituye el 90% del ciclo celular.

interferencia del RNA (RNAi) Técnica para silenciar la expresión de genes seleccionados en organismos no mamíferos. El método utiliza moléculas sintéticas de RNA de doble cadena que concuerdan con la secuencia de un gen particular para desencadenar la degradación del RNA mensajero del gen.

interferón Proteína que tiene funciones antivirales o de regulación inmunitaria. El interferón a y el interferón b, secretados por las células infectadas por un virus, contribuye a que las células vecinas resistan a la infección viral; el interferón g, secretado por los linfocitos T, contribuye a la activación de los macrófagos.

interneurona Neurona de asociación; célula nerviosa en el sistema nervioso central que hace sinapsis con las neuronas motoras y sensitivas e integra la entrada de impulsos sensitivos y la salida de impulsos motores.

internudo Segmento del tallo de una planta entre los puntos en los que están adheridas las hojas.

interoceptor Receptor sensorial que detecta los estímulos del propio cuerpo, como la presión sanguínea y la posición del cuerpo.

intestino delgado Sección más larga del canal alimentario, sitio principal de la hidrólisis enzimática de las macromoléculas alimentarias y de la absorción de nutrientes.

intestino grueso (colon) Porción tubular del tracto alimentario de los vertebrados, entre el instestino delgado y el ano; tiene como principales funciones la absorción de agua y la formación de las heces.

intrón Secuencia no codificante intercalada en un gen eucarionte.

invaginación Plegamiento hacia adentro de las células.

inversión magnética Inversión de la polaridad del campo magnético terrestre.

inversión Aberración en la estructura cromosómica que resulta de una unión nueva, en una orientación invertida, de un fragmento cromosómico al cromosoma en el cual dicho fragmento se originó.

invertebrado Animal sin columna vertebral. Los invertebrados constituyen el 95% de las es-

pecies animales.

involución Células que se desplazan desde el borde del labio del blastoporo hacia el interior del embrión durante la gastrulación.

ion Átomo que ha obtenido o perdido electrones, adquiriendo de esta manera una carga eléctrica.

ion hidrógeno Protón único con una carga de 1+. La disociación de una molécula de agua (H_2O) conduce a la generación de un ion hidróxido (OH^{\cdot}) y un ion hidrógeno (H^{+}) .

ion hidróxido Molécula de agua que ha perdido

un protón; OH-.

islotes de Langerhans Acúmulo de células endocrinas en el páncreas que producen y secretan las hormonas glucagón (células alfa) e insulina (células beta).

isómero estructural Uno de varios compuestos orgánicos que tienen la misma fórmula molecular pero que se diferencian en el arreglo

covalente de sus átomos.

isómero geométrico Uno de varios compuestos orgánicos que tienen la misma fórmula molecular pero que se diferencian en la distribución espacial de sus átomos.

isómero Uno de los varios compuestos orgánicos con la misma fórmula molecular, pero con diferente estructura, y por esa razón, con propiedades diferentes. Los tres tipos de isómeros son isómeros estructurales, isómeros geométricos y enantiómeros.

isomorfas Referencia a generaciones alternantes en las plantas y en ciertas algas, en las cuales los esporofitos y los gametofitos tienen un aspecto similar, aunque se diferencian en

el número de cromosomas.

isópodo Miembro de uno de los más grandes grupos de crustáceos, que incluyen especies terrestres, de agua dulce, y marinas. Entre los isópodos terrestres se encuentran las cochinillas o piojos de la madera.

isotónico Que tiene la misma concentración de

solutos que otra solución.

isótopo Una de las varias formas atómicas de un elemento, cada una de las cuales contiene un número diferente de neutrones, y por esa razón difieren en su masa atómica.

isótopo radiactivo Isótopo (forma atómica de un elemento químico) inestable; el núcleo decae espontáneamente, liberando partículas detectables y energía.

iteroparidad Historia de vida en la cual los adultos producen un gran número de descendientes a través de muchos años; también conocida como reproducción repetida.

joule (J) Unidad de energía: 1 J = 0,239 cal; 1 cal = 4,184 J.

jugo gástrico Líquido digestivo secretado por el estómago.

kilocaloría (kcal) Mil calorías; la cantidad de

energía calórica requerida para elevar la temperatura de 1 kg de agua en un 1 ∞C. labio dorsal Cara dorsal del blastoporo.

labios mayores Par de gruesos rebordes de grasa que encierran y protegen los labios menores y el vestíbulo.

labios menores Par de pliegues cutáneos delgados que encierran y protegen el vestíbulo. lactancia Producción continua de leche.

lago eutrófico Lago rico en nutrientes y pobre en oxígeno, que tiene una alta tasa de productividad.

lago oligrotrófico Lago profundo, claro, pobre en nutrientes, rico en oxígeno, con poco fitoplancton.

lámina media Delgada capa de material extracelular adhesivo, primariamente pectinas, que se encuentra entre las paredes primarias de las células vegetales jóvenes adyacentes.

lámina nuclear Distribución en forma de red de los filamentos proteicos que mantienen la forma del núcleo.

lámina o limbo (1) Estructura semejante a una hoja de un alga marina que proporciona la mayoría del área de su superficie para la fotosíntesis. (2) Porción aplanada de una hoja típica que no incluye el pecíolo.

laringe Órgano de la voz, que contiene las cuerdas vocales.

larva Forma sexualmente inmadura, de vida independiente, en algunos ciclos de vida animal que puede diferenciarse del adulto en su morfología, nutrición y hábitat.

larva trocófora Estado larvario distintivo observado en ciertos invertebrados, incluyendo algunos anélidos y moluscos.

lateralización Segregación de funciones en la corteza de los hemisferios derecho e izquier-do del cerebro.

lecho capilar Red de capilares que infiltran a todos los órganos y tejidos del cuerpo.

lenticelas Pequeñas áreas sobreelevadas en la corteza de los troncos y raíces que permiten del intercambio gaseoso entre las células vivas y el aire exterior.

lepidosaurio Miembro del grupo de reptiles que incluye a los lagartos, serpientes, y las dos especies de animales de Nueva Zelanda denominados tuátaras.

letal para el embrión Mutación con un fenotipo que lleva a la muerte al embrión o al estado larvario.

leucocito Glóbulo blanco, tiene funciones características en la inmunidad, como la fagocitosis y la producción de anticuerpos.

levadura Hongo unicelular que vive en hábitats líquidos o húmedos y que se reproduce asexualmente mediante división celular simple o por gemación a partir de pequeñas yemas de una célula progenitora.

ley de la distribución independiente Segunda ley de Mendel, que sostiene que cada par de alelos se segrega independientemente durante la formación de los gametos; se aplica cuando los genes de dos caracteres están localizados en diferentes pares de cromosomas homólogos.

ley de la segregación Primera ley de Mendel, que sostiene que cada alelo de un par se separa y se distribuye en un gameto diferente durante la formación de los gametos. licofita Nombre informal para cualquier miembro del filo Lycophyta, que incluye los musgos en clava, los musgos en espiga y los helechos juncales (isoetes).

ligadura de trompas Método de esterilización por el cual se ligan los dos oviductos (trompas de Falopio) de una mujer para impedir que los óvulos alcancen el útero. Se extirpa un segmento de cada oviducto.

ligamento Tipo de tejido fibroso conectivo que une los huesos en las articulaciones.

ligando Molécula que se une específicamente a un sitio receptor de otra molécula.

lignina Material duro embebido en la matriz de celulosa de las paredes celulares de las plantas vasculares cuyas funciones son de una importante adaptación para el sostén de las especies terrestres.

línea genéticamente pura Referencia a las plantas que producen descendencia de la misma variedad cuando son autopolinizadas.

líneas Z Bordes del sarcómero.

linfa Líquido incoloro, derivado del líquido intersticial, que se encuentra en el sistema linfático de los animales vertebrados.

linfocito Tipo de glóbulo blanco que participa en la inmunidad adquirida. Los linfocitos que completan su desarrollo en la médula ósea se denominan células B (linfocitos B) y los que lo completan en el timo se denominan células T (linfocitos T).

linfocito B (célula B) Un tipo de linfocito que se desarrolla hasta la madurez en la médula ósea. Luego de encontrar un antígeno, las células B se diferencian en células plasmáticas secretoras de anticuerpos y células efectoras de la inmunidad humoral.

linfocito T (célula T) Tipo de linfocito, que incluye las células T helper y las células T citotóxicas, que se desarrolla hasta su madurez en el timo. Luego de enfrentarse con el antígeno, las células T son responsables de la inmunidad mediada por células.

lípido Uno de los miembros de una familia de compuestos, que incluyen las grasas, los fosfolípidos, y los esteroides, que son insolubles en agua.

lipoproteína de alta densidad (HDL) Partícula que transporta el colesterol en la sangre, constituida por colesterol y otros lípidos rodeados por una simple capa de fosfolípidos en la cual están embebidas las proteínas. Una partícula HDL trasporta menos colesterol que la lipoproteína relacionada LDL, y puede tener correlación con una disminución del riesgo de oclusión de vasos sanguíneos.

lipoproteína de baja densidad (LDL) Partícula que transporta el colesterol en la sangre, constituida por colesterol y otros lípidos, rodeada por una simple capa de fosfolípidos en la cual están embebidas las proteínas. Una partícula de LDL transporta más colesterol que la lipoproteína relacionada HDL, y los niveles elevados de LDL en la sangre tienen correlación con una tendencia a desarrollar oclusiones de los vasos sanguíneos y enfermedad cardíaca.

liquen Colectivo simbiótico formado por la asociación mutualista entre un hongo y un alga fotosintética o cianobacteria.

líquido cefalorraquídeo Líquido derivado de la

sangre que rodea, protege contra las infecciones, nutre y amortigua mecánicamente al encéfalo y la médula espinal.

líquido intersticial Ambiente interno de los vertebrados, constituido por el líquido que llena los espacios entre las células.

lisosoma Saco de enzimas hidrolíticas, delimitado por membranas, que se encuentra en el citoplasma de las células eucariontes.

lisozima Enzima presente en el sudor, lágrimas y saliva que ataca las paredes de las células bacterianas.

locomoción Movimiento activo de un sitio a otro sitio.

locus (plural, loci) Sitio específico a lo largo de la extensión de un cromosoma, donde se localiza un gen determinado.

lofóforo Pliegue circular en forma de herradura de la pared del cuerpo que posee tentáculos ciliados que rodean la boca.

lofotrocozoo Miembro de un grupo de filos animales con desarrollo del protostoma que algunos taxónomos sostienen la hipótesis de que constituye un clado, caracterizado por lofóforos o larvas trocóforas.

longitud de onda Distancia entre las crestas de las ondas, como aquellas del espectro electromagnético.

luz visible Aquella porción del espectro electromagnético detectada como varios colores por el ojo humano, que abarca un rango de longitud de onda desde 380 nm hasta 750 nm

macroclima Variaciones del clima a gran escala; el clima de una región completa.

macroevolución Cambio evolutivo por encima del nivel de las especies, incluyendo la aparición de desarrollos evolutivos mayores, como el vuelo, que se utilizan para definir taxones más elevados.

macrófago Animal que se alimenta de trozos de comida relativamente grandes.

macrófago Célula fagocitaria presente en muchos tejidos que tiene funciones en la inmunidad natural destruyendo microbios y en la inmunidad adquirida como célula presentadora de antígeno.

macromolécula Molécula gigante formada por la unión de pequeñas moléculas, en general por una reacción de condensación. Los polisacáridos, las proteínas, y los ácidos nucleicos son macromoléculas.

macronutriente Sustancia química que debe obtener un organismo en cantidades relativamente grandes. *Véase también* micronutriente.

magnificación biológica Proceso trófico en el cual las sustancias retenidas se vuelven más concentradas en cada eslabón de la cadena alimentaria.

magnólidas Clado de plantas con flores que evolucionó más tarde que las angiospermas basales, pero antes que las monocotiledóneas y eucotiledóneas. Ejemplos existentes son las magnolias, los laureles, y las plantas de pimienta negra.

mamífero Miembro de la clase Mammalia, amniotas con glándulas mamarias que producen leche.

mandíbula Una del par de apéndices de alimentación semejantes a una mordaza que se

- encuentran en los miriápodos, hexápodos y crustáceos.
- manto Pliegue de tejido en los moluscos que tapiza la masa visceral y puede secretar una concha.
- mapa citogenético Mapa de un cromosoma que localiza los genes con respecto a las características cromosómicas.
- mapa cognitivo Representación en el sistema nervioso de las relaciones espaciales entre los objetos en el medio ambiente del animal.
- mapa de destino Diagrama territorial del desarrollo embrionario que revela el desarrollo futuro de las células y tejidos individuales.
- mapa de ligamiento Mapa genético basado en las frecuencias de recombinación entre marcadores durante el entrecruzamiento de cromosomas homólogos.
- mapa físico Mapa genético en el cual están expresadas las distancias físicas reales entre los genes u otros marcadores genéticos, generalmente como el número de pares de bases a lo largo del DNA.
- mapa genético Lista ordenada de loci (genes u otros marcadores genéticos) a lo largo de un cromosoma.
- marca terrestre Punto de referencia para la orientación durante la navegación.
- marcapaso Región especializada de la aurícula derecha del corazón de los mamíferos que controla la frecuencia de la contracción; también se lo denomina nodo sinoauricular (nodo SA).
- marco de lectura Manera en la que la maquinaria celular de traducción del mRNA agrupa los nucleótidos de mRNA en codones.
- marchitar La pérdida de vigor y lozanía de las hojas y las plantas que se tornan flácidas.
- marsupial Mamífero como el coala, el canguro o la zarigüeya, cuyos hijos completan su desarrollo embrionario dentro de una bolsa materna denominada marsupio.
- martillo El primero de los tres huesecillos del oído medio.
- masa atómica Masa total de un átomo, que es la masa en gramos de un mol del átomo.
- masa celular interna Grupo de células en un blastocisto de mamífero que protruye dentro de un extremo de la cavidad y se desarrolla posteriormente formando el embrión propiamente dicho y algunas de las membranas extraembrionarias.
- masa molecular Suma de las masas de todos los átomos en una molécula; a veces se la denomina peso molecular.
- masa visceral Una de las tres partes principales de un molusco, que contiene la mayoría de los órganos internos.
- mastocito Célula del cuerpo de un vertebrado que produce histamina y otras moléculas que desencadenan la respuesta inflamatoria.
- materia Cualquier cosa que ocupa espacio y tiene masa.
- matriz extracelular (MEC) Sustancia en la cual las células de los tejidos animales están embebidas, consistente en proteínas y polisacáridos.
- matriz mitocondrial Compartimiento de la mitocondria delimitado por la membrana interna que contiene enzimas y sustratos para el ciclo de Krebs.

- mecanorreceptor Receptor sensorial que detecta las deformaciones físicas en el medio ambiente corporal relacionadas con la presión, el tacto, el estiramiento, el movimiento y el sonido
- medialuna gris Región del citoplasma de color gris claro cerca del ecuador del óvulo, en la cara opuesta a la que entra el espermatozoide
- medio respiratorio Fuente de oxígeno. Es típicamente el aire para los animales terrestres y el agua para los organismos acuáticos.
- médula renal Porción más interna del riñón de los vertebrados, por debajo de la corteza renal.
- médula Tejido básico por dentro del tejido vascular en un tallo; en varias raíces monocotiledóneas, células parenquimatosas que forman el núcleo central del cilindro vascular.
- medusa Versión flotante, aplanada, con la boca hacia abajo, del plan corporal de los cnidarios. La forma alternativa es el pólipo.
- megáfilo o macrófilo Hoja con un sistema vascular altamente ramificado, característico de la gran mayoría de las plantas vasculares.
- megapascal (MPa) Unidad de presión equivalente a una presión de 10 atmósferas.
- megaspora Espora de una especie vegetal heterospórica que se desarrolla en un gametofito femenino.
- meiosis Tipo de división celular en dos etapas, en los organismos que se reproducen sexualmente, que produce células con la mitad del número de cromosomas de la célula original
- meiosis I Primera división de un proceso en dos etapas, en los organismos que se reproducen sexualmente, que produce células con la mitad del número de cromosomas de la célula original.
- meiosis II Segunda división de un proceso en dos etapas, en los organismos que se reproducen sexualmente, que produce células con la mitad del número de cromosomas de la célula original.
- melatonina Hormona secretada por la glándula pineal que regula las funciones corporales relacionadas con la duración estacional del
- membrana basal Membrana epitelial sobre la cual se apoyan las células basales.
- membrana del tímpano Otro nombre para el tambor del oído o tímpano.
- membrana mucosa Epitelio húmedo liso que reviste el tracto digestivo y la vía que conduce el aire a los pulmones.
- membrana plasmática Membrana en los límites de cada célula que actúa como una barrera selectiva, regulando de esa manera la composición química de las células.
- membrana vacuolar Membrana que encierra la vacuola central en una célula vegetal, separando al citosol del contenido de la vacuola.
- membranas extraembrionarias Cuatro membranas (saco vitelino, amnios, corion y alantoides) que sostienen al embrión en desarrollo en los mamíferos, en las aves y otros reptiles
- memoria de corto plazo Capacidad para recuperar información, anticipaciones, u objetivos para un momento y luego dejarlos si se transforman en irrelevantes.

- memoria de largo plazo Capacidad de retener, asociar y evocar información sobre la propia
- menopausia Detención de la ovulación y de la menstruación.
- menstruación Desprendimiento de porciones del endometrio durante un ciclo uterino (menstrual).
- meristema apical Tejido embrionario vegetal en el extremo de las raíces y en las yemas de los brotes que proporciona células para que la planta crezca en longitud.
- meristema lateral Meristema que engrosa las raíces y los brotes de las plantas leñosas. El cámbium vascular y el cámbium de corcho son meristemas laterales.
- meristema Tejido vegetal que permanece en estado embrionario tanto tiempo como vive la planta, permitiendo el crecimiento indeterminado.
- mesenterio Membrana que suspende muchos de los órganos de los vertebrados dentro de las cavidades corporales llenas de líquido.
- mesodermo La media de las tres capas germinales primarias de un embrión, que se desarrolla formando la notocorda, el revestimiento del celoma, los músculos, el esqueleto, las gónadas, los riñones, y la mayor parte del sistema circulatorio.
- mesófilo Tejido basal de una hoja, que se interpone entre la epidermis superior e inferior, y que está especializado para la fotosíntesis.
- mesófilo en empalizada Una o más capas de células fotosintéticas elongadas de la parte superior de una hoja; también denominado parénquima en empalizada.
- mesófilo esponjoso Células fotosintéticas distribuidas laxamente que se localizan por debajo de las células mesófilas en empalizada de una hoja.
- mesohilo Región gelatinosa entre las dos capas de células de una esponja.
- metabolismo Totalidad de las reacciones químicas de un organismo, que constituyen las vías anabólica y catabólica.
- metabolismo basal (MB) Tasa metabólica de un endotermo en reposo, en ayunas, y no estre-
- metabolismo basal estándar (MBE) Metabolismo de un ectotermo en reposo, en ayunas, y no estresado.
- metabolismo del ácido crasuláceo (vía CAM)

 Tipo de metabolismo en el cual el dióxido
 de carbono es captado por la noche e incorporado a una variedad de ácidos orgánicos.
- metafase Tercera etapa de la mitosis, en la cual se completa el huso y los cromosomas, unidos a los microtúbulos a nivel de sus cinetocoros, se alinean en la placa metafásica.
- metamorfosis Resurgimiento o desarrollo de la larva de un animal que se transforma en un adulto sexualmente maduro.
- metamorfosis completa Transformación de una larva en un adulto que tiene un aspecto muy diferente, y muchas veces funciona de una manera muy diferente a la larva en su ambiente.
- metamorfosis incompleta Tipo de desarrollo en ciertos insectos, como las langostas, en el cual los jóvenes (denominados ninfas) se parecen a los adultos, pero son más pequeños

y tienen diferentes proporciones del cuerpo. La ninfa pasa por una serie de mudas, pareciéndose cada vez más a un adulto, hasta que alcanza su tamaño completo.

metanefridio En los gusanos anélidos, un tipo de túbulo excretor con aberturas internas llamadas nefrostomas que recolectan los líquidos corporales y aberturas externas denominadas nefridioporos.

metanógeno Microorganismo que obtiene energía utilizando dióxido de carbono para oxidar el hidrógeno, produciendo metano como un producto de desecho.

metapoblación Población subdivida de una única especie.

metástasis Diseminación de células cancerosas a localizaciones distantes de su sitio original.

método de barrera Método anticonceptivo que se basa en una barrera física que impide el pasaje de los espermatozoides. Como ejemplos se incluyen los condones y los diafragmas.

método de marcación y recaptura Técnica de obtención de una muestra utilizada para estimar poblaciones de animales de vida salvaje.

método del ritmo Método de anticoncepción que se basa en renunciar a las relaciones sexuales cuando es más probable que la concepción se produzca; también denominado planeamiento familiar natural.

micelio Red densamente ramificada de hifas en un hongo.

micorriza arbuscular Tipo distintivo de endomicorriza formada por hongos glomeromicetos, en la que las puntas de las hifas del hongo que invaden las raíces de la planta se ramifican en diminutas estructuras en forma de árbol que se denominan arbúsculos.

micorrizas Asociaciones mutualistas de raíces vegetales y hongos.

micosis Término general para una infección por hongos.

micro RNA (miRNA) Pequeña molécula de RNA monocatenaria que se une a una secuencia complementaria en las moléculas de mRNA y dirige las proteínas asociadas a degradar o impedir la traducción del mRNA diana.

microclima Variaciones del clima a muy pequeña escala, como por ejemplo las condiciones climáticas específicas que existan por debajo de un tronco.

microevolución Cambio evolutivo por debajo del nivel de las especies; cambio en la constitución genética de una población de generación a generación.

microfilamento Bastón sólido de proteína actina en el citoplasma de casi todas las células eucariontes, que forma parte del citoesqueleto y que actúa aisladamente o junto con la miosina para llevar a cabo la contracción de la célula.

micrófilo En las licofitas, una pequeña hoja con una vena única no ramificada.

micronutriente Elemento que un organismo necesita en muy pequeñas cantidades y que tiene funciones como componente o cofactor de enzimas. Véase también macronutriente.

micrópilo Poro en el integumento (en los integumentos) de un óvulo.

microscopio electrónico (ME) Microscopio que

focaliza un haz de electrones a través de una pieza, obteniendo un poder de resolución mil veces mayor que el microscopio óptico. Un microscopio electrónico de transmisión (MET) se utiliza para estudiar la estructura interna de secciones delgadas de células. Un microscopio electrónico de barrido (MEB) se utiliza para estudiar los detalles finos de las superficies celulares.

microscopio electrónico de barrido (MEB) Microscopio que utiliza un haz de electrones para barrer o "escanear" la superficie de una muestra con el objeto de estudiar detalles de su topografía.

microscopio electrónico de transmisión (MET) Microscopio que hace pasar un haz de electrones a través de secciones muy delgadas; utilizado principalmente para estudiar la ultraestructura interna de las células.

microscopio óptico (MO) Instrumento óptico con lentes que refractan (desvían) la luz visible para magnificar las imágenes de una muestra.

microspora Espora de una especie vegetal heterospórica que se desarrolla en un gametofito masculino.

microsporidio Parásitos unicelulares de animales y protistas que comparaciones moleculares sugieren que podrían estar estrechamente relacionados con con los hongos zigomicetos.

microtúbulo Bastón hueco de proteína tubulina en el citoplasma de todas las células eucariontes y en los cilios, flagelos y el citoesqueleto.

microvellosidad Una de las muchas proyecciones en forma de dedos de las células epiteliales en la luz del intestino delgado que aumenta el área de su superficie.

miembro del tubo criboso Célula viva que conduce los azúcares y otros nutrientes orgánicos en el floema de las angiospermas. Forman cadenas denominadas tubos cribosos.

mimetismo batesiano Tipo de mimetismo por el cual una especie inofensiva toma un aspecto de especie que es venenosa o peligrosa para los predadores.

mimetismo mulleriano Mimetismo mutuo entre dos especies nocivas, de sabor desagradable. mineral En nutrición, elemento químico dife-

rente al hidrógeno, oxígeno o nitrógeno, que un organismo necesita para el funcionamiento apropiado del cuerpo.

mineralocorticoide Hormona esteroidea secretada por la corteza suprarrenal que regula la homeostasis de agua y sal.

mínima población viable El tamaño más pequeño de una población en el que una especie es capaz de sostener su número y sobrevivir.

miofibrilla Fibrilla colectivamente dispuesta en haces longitudinales en las células musculares (fibras); compuesta de filamentos delgados de actina y una proteína reguladora y filamentos gruesos de miosina.

miofilamentos Los filamentos gruesos y delgados que forman las miofibrillas.

mioglobina Proteína pigmentada, que almacena oxígeno, localizada en las células musculares.

miosina Tipo de filamento proteico que interactúa con los filamentos de actina para causar la contracción celular. miotonía Tensión muscular aumentada.

miriápodo Artrópodo terrestre con muchos segmentos corporales y uno o dos pares de patas por segmento. Los milpiés y ciempiés comprenden las dos clases de miriápodos vivientes.

mitocondria Orgánulo en las células eucariontes que tiene la función de ser el sitio de la respiración celular.

mitosis Proceso de división nuclear en las células eucariontes que se divide convencionalmente en cinco etapas: profase, prometafase, metafase, anafase y telofase. La mitosis conserva el número de cromosomas distribuyendo equitativamente los cromosomas replicados en cada uno de los núcleos hijos.

modelo Representación de una teoría o proceso.

mixótrofo Organismo que es capaz de tanto la fotosíntesis como el heterotrofismo.

modelo ABC Modelo de formación floral que identifica tres clases de genes de identidad de órgano que dirigen la formación de cuatro tipos de órganos de la flor.

modelo ascendente Modelo de organización de una comunidad en el que los nutrientes minerales controlan la organización de la comunidad, porque los nutrientes controlan el número de plantas, que a su vez controla el número de herbívoros, que a su vez controla

el número de predadores.

modelo de los filamentos deslizantes Teoría que
explica cómo se contrae el músculo, basada
en las modificaciones que se producen dentro del sarcómero, la unidad básica de la organización muscular, que sostiene que los filamentos delgados (actina) se deslizan sobre
los filamentos gruesos (miosina), acortando
el sarcómero. El acortamiento de todos los
sarcómeros de una miofibrilla acorta la mio-

modelo de mosaico fluido Modelo actualmente aceptado de la estructura de la membrana celular, que visualiza la membrana como un mosaico de moléculas proteicas individuales que se mueven lateralmente en una doble capa líquida de fosfolípidos.

fibrilla en su totalidad.

modelo de no equilibrio Modelo de comunidades que subraya que no son estables en el curso del tiempo sino que están cambiando constantemente luego de ser afectadas por

modelo de redundancia Concepto propuesto por Henry Gleason y Brian Walker, según el cual la mayoría de las especies en una comunidad no están estrechamente relacionadas con otra (es decir, la red de la vida es muy laxa). De acuerdo con este modelo, un aumento o disminución en una especie de una comunidad tiene poco efecto en las otras especies, que operan en forma independiente.

modelo descendente Modelo de organización de una comunidad en el cual la predación controla la organización de la comunidad porque los predadores controlan los herbívoros, que a su vez controlan las plantas, que a su vez controlan el nivel de nutrientes; también denominado modelo de cascada trófica.

modelo semiconservador Tipo de replicación

del DNA por la cual la doble hélice replicada consta de una cadena derivada de la antigua molécula, y una cadena nueva sintetizada durante la replicación.

moho Hongo que crece rápidamente y se reproduce asexualmente produciendo esporas.

mol (mol) Número de gramos de una sustancia que equivale a su peso molecular en daltons y contiene el número de Avogrado de moléculas.

molaridad Medición común de la concentración de los solutos, que se refiere al número de moles de soluto por litro de solución.

molécula Dos o más átomos que se mantienen unidos por enlaces covalentes.

molécula anfipática Molécula que tiene tanto una región hidrófila como una región hidrófoba.

molécula polar Molécula (como por ejemplo el agua) con cargas opuestas en lados opuestos

moléculas de adhesión celular (CAM) Glucoproteínas que contribuyen a la migración celular y a la estabilidad de la estructura de los tejidos.

moléculas MHC de clase I Conjunto de proteínas de la superficie celular, codificadas por una familia de genes, denominadas complejo mayor de histocompatibilidad. Las moléculas MHC de clase I se encuentran en prácticamente todas las células con núcleo.

moléculas MHC de clase II Conjunto de proteínas de la superficie celular, codificadas por una familia de genes, denominadas complejo mayor de histocompatibilidad. Las moléculas MHC de clase II están restringidas a unos pocos tipos de células especializadas, llamadas comúnmente células presentadoras de antígeno (células dendríticas, macrófagos, y linfocitos B).

monocito Tipo de glóbulo blanco que migra a los tejidos y se desarrolla en un macrófago.

monocotiledóneas Clado constituido por plantas con flores que tienen una hoja embrionaria de la semilla, o cotiledón.

monofilético Concerniente a un grupo de especies que consisten en especies ancestrales y todos sus descendientes; un clado.

monógamo Tipo de relación en la cual un macho tiene como pareja solamente una hembra.

monohíbrido Organismo heterocigota con respecto a un único gen de interés. Toda la descendencia de una cruza entre padres homocigotas para diferentes alelos son monohíbridos. Por ejemplo, padres con genotipos *AA* y *aa* producen un monohíbriod con genotipo *Aa*.

monoica Término típicamente usado para describir especies de angiospermas en la que las flores carpeladas y estaminadas están en la misma planta.

monómero Subunidad que sirve como constituyente de un polímero.

monosacárido El hidrato de carbono más simple, activo en forma aislada, o sirviendo como monómero para los disacáridos y polisacáridos. También conocidos como azúcares simples, las fórmulas moleculares de los monosacáridos son generalmente algún múltiplo de CH₂O.

monosómica Referencia a una célula que tiene solamente una copia de un cromosoma particular, en lugar de las dos copias habituales.

monotrema Mamífero que pone huevos, representado por el ornitorrinco y el equidna.

morfogénesis Desarrollo de la forma y organización del cuerpo.

morfogénica Sustancia, como la proteína Bicoid, que proporciona información posicional en forma de un gradiente de concentración a lo largo de un eje embrionario.

mortalidad infantil Número de niños muertos por cada 1 000 nacidos vivos.

mórula Bola sólida de blastómeros formados por la segmentación temprana.

muda o écdisis Proceso en los artrópodos por el cual el exoesqueleto se desprende a intervalos, permitiendo el crecimiento mediante la producción de un exoesqueleto de mayor tamaño.

muestreo de vellosidades coriónicas (MVC)

Técnica de diagnóstico prenatal en la que se extrae una muesetra pequeña de la porción fetal de la placenta y se la analiza para detectar ciertas anomalías genéticas y congénitas del feto.

multifactorial Referencia a un carácter fenotípico que está influido por genes múltiples y factores ambientales.

músculo cardíaco Tipo de músculo que forma la pared contráctil del corazón. Sus células están unidas por discos intercalares que retransmiten cada latido cardíaco.

músculo esquelético Músculo generalmente responsable de los movimientos voluntarios del cuerpo.

músculo estriado Véase músculo esquelético. músculo liso Tipo de músculo al que le faltan las estriaciones del músculo esquelético y cardíaco debido a la distribución uniforme de los filamentos de miosina en la célula, responsable de actividades involuntarias del cuerpo.

musgo Pequeña planta herbácea no vascular que es un miembro del filo Briophyta.

mutación Cambio en el DNA de un gen, que en última instancia genera diversidad genética.

mutación de aminoácido o sentido erróneo El tipo más común de mutación, la sustitución de un par de bases en la cual el nuevo codón es todavía codificante para un aminoácido.

mutación del marco de lectura Mutación que se produce cuando el número de nucleótidos insertados o delecionados no es un múltiplo de tres, resultando en un agrupamiento inapropiado de los siguientes nucleótidos en los codones.

mutación puntual Cambio en un gen en un solo par de nucleótidos.

mutación sin sentido o terminadora Mutación que cambia un codón para un aminoácido por uno de los tres codones de terminación, dando como resultado una proteína más corta y generalmente no funcional.

mutagénesis in vitro Técnica para descubrir la función de un gen introduciendo modificaciones específicas en la secuencia de un gen clonado, reinsertando el gen mutado en una célula, y estudiando el fenotipo del mutante.

mutágeno Agente químico o físico que interactúa con el DNA y produce una mutación. **mutualismo** Relación simbiótica en la cual ambos participantes se benefician.

NAD+ Nicotinamida adenina dinucleótido, una coenzima presente en todas las células que colabora con las enzimas que transfieren electrones durante las reacciones redox del metabolismo.

NADP+ Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato, un aceptor que temporariamente almacena electrones energizados producidos durante las reacciones de la fase luminosa

nefrona Unidad tubular excretora del riñón de los vertebrados.

nefronas corticales Nefronas localizadas casi completamente en la corteza renal. Estas nefronas tienen un asa de Henle reducida.

nefronas yuxtamedulares Nefronas con asas de Henle bien desarrolladas que se extienden profundamente en la médula renal.

nematocisto Orgánulo punzante, semejante a una cápsula, en un cnidocito.

neocorteza En el cerebro de los mamíferos, la región más externa de la corteza cerebral.

nervio Fascículo semejante a un cable, formado por fibras nerviosas (axones y dendritas), empaquetadas estrechamente con tejido conectivo.

nervio craneal Nervio que sale del encéfalo e inerva un órgano de la cabeza o de la parte superior del cuerpo.

nervio raquídeo En el sistema nervioso periférico de los vertebrados, un nervio que transporta señales hacia o desde la médula espinal

neurohipófisis Véase hipófisis posterior.

neurona Célula nerviosa; la unidad fundamental del sistema nervioso, que tiene estructura y propiedades que le permiten conducir señales aprovechando la carga eléctrica a través de su membrana celular.

neurona motora Célula nerviosa que transmite las señales desde el cerebro o la médula espinal a los músculos o las glándulas.

neurona sensitiva Célula nerviosa que recibe información de los ambientes interno y externo y transmite las señales al sistema nervioso central.

neuropéptido Cadena de aminoácidos relativamente corta que sirve como neurotransmisor

neurotransmisor Mensajero químico liberado desde la terminación sináptica de una neurona en una sinapsis química, que difunde a través de la hendidura sináptica y se une con la célula postsináptica y la estimula.

neutrófilo El más abundante de todos los tipos de glóbulo blanco. Los neutrófilos son fagocíticos y tienden a destruirse a medida que destruyen invasores extraños, limitando su rango de vida a unos pocos días.

neutrón Partícula eléctricamente neutra (una partícula que no tiene carga eléctrica), que se encuentra en el núcleo de un átomo.

nicho Véase nicho ecológico.

nicho ecológico Suma total de los recursos bióticos y abióticos usados por una especie en su medio ambiente.

nitrogenasa Enzima compleja, única en ciertos procariontes, que reduce el N₂ a NH₃.

nivel energético Cualquiera de los diferentes es-

tados de energía potencial de los electrones en un átomo.

no disyunción Error en la meiosis o en la mitosis, en el cual ambos miembros de un par de cromosomas homólogos o ambas cromátidas hermanas no se separan apropiadamente.

nociceptor Clase de dendritas desnudas en la

epidermis de la piel.

nodo auriculoventricular (AV) Región de tejido muscular especializado entre la aurícula derecha y el ventrículo derecho donde los impulsos eléctricos se demoran aproximadamente 0,1 s antes de diseminarse a los ventrículos para causar su contracción.

nodo senoauricular (SA) o marcapaso Región del corazón compuesta de tejido muscular especializado que establece la frecuencia y el tiempo adecuado en que se contraen todas las células cardíacas; marcapaso del corazón.

nódulo Protuberancia en la raíz de una legumbre. Los nódulos están compuestos por células vegetales que contienen bacterias fijadoras del nitrógeno del género Rhizobium.

noradrenalina Hormona química y funcionalmente similar a la adrenalina.

norma de reacción Rango de fenotipos producidos por un único genotipo, debido a las influencias ambientales.

notocorda Cordón flexible, longitudinal, que corre a lo largo del eje dorsal del cuerpo de un animal en la futura posición de la columna vertebral.

nucleasa Enzima que hidroliza el DNA y el RNA en sus nucleótidos componentes.

núcleo (1) Parte central de un átomo, que contiene protones y neutrones. (2) Orgánulo de una célula eucarionte que contiene los cromosomas. (3) Agrupación de neuronas.

núcleo atómico Núcleo central de un átomo, que contiene los protones y los neutrones.

nucleoide Región densa del DNA en una célula procarionte.

nucléolo Estructura especializada del núcleo, formada a partir de varios cromosomas y que se activa en la síntesis de los ribosomas.

núcleos basales Grupo de núcleos situados en la profundidad de la sustancia blanca del ce-

núcleos geniculados laterales Destino en el tálamo de la mayoría de los axones de células ganglionares que forman los nervios ópticos.

núcleos supraquiasmáticos Par de estructuras en el hipotálamo de los mamíferos que fun-

ciona como reloj biológico.

nucleosoma Unidad básica, similar a una cuenta de collar, de DNA compactado en los eucariontes, constituida por un segmento de DNA enrollado alrededor de un núcleo proteico compuesto por dos copias de cada una de los cuatro tipos de histona.

nucléotido Estructura que forma parte de un ácido nucleico, constituida por un hidrato de carbono de cinco carbonos unido en forma covalente a una base nitrogenada y a un

grupo fosfato.

nudo Punto a lo largo del tallo de una planta en el cual están unidas las hojas.

número atómico Número de protones en el núcleo de un átomo, único para cada elemento, que se designa con un subíndice a la izquierda del símbolo del elemento.

número de masa Suma del número de protones y neutrones de un núcleo atómico.

nutriente esencial Sustancia que un organismo debe absorber en una forma preensamblada, porque no puede ser sintetizada a partir de ningún otro material. En los seres humanos, hay vitaminas, minerales, aminoácidos y ácidos grasos esenciales.

nutriente limitante Elemento que debe ser agregado para incrementar la producción en un

área particular.

nutriente mineral Elemento químico esencial absorbido desde el suelo en forma de iones inorgánicos.

oído externo Una de los tres principales regiones del oído en los reptiles, aves, y mamíferos; formado por el conducto auditivo y, en muchas aves y mamíferos, el pabellón de la

oído interno Una de las tres principales regiones del oído de los vertebrados, que incluye la cóclea, el órgano de Corti, y los conduc-

tos semicirculares.

oído medio Una de las tres regiones principales del oído de los vertebrados; cámara que contiene tres pequeños huesos (el martillo, el yunque y el estribo) que conducen las vibraciones desde la membrana del tímpano hasta la ventana oval.

ojo compuesto Tipo de ojo multifacetado de los insectos y crustáceos formado por hasta varios miles de omatidios que focalizan y detectan la luz; especialmente buenos para la detección del movimiento.

ojo de lente única Ojo semejante a una cámara que se encuentra en algunas medusas, policaetos, arañas y muchos moluscos.

oligodendrocito Tipo de célula glial que forma las vainas aislantes de mielina alrededor de los axones y neuronas del sistema nervioso central.

oligoelemento Elemento indispensable para la vida, pero requerido en cantidades extrema-

damente pequeñas.

oligosacarina Tipo de elicitor (molécula que induce una amplia respuesta de defensa en las plantas) que deriva de fragmentos de celulosa liberados por el daño de la pared celular.

omatidio Una de las facetas del ojo compuesto de los artrópodos y algunos gusanos poli-

omnívoro Animal heterotrófico que consume tanto carne como materia vegetal.

oncogén Gen encontrado en los virus como parte del genoma normal que es responsable de desencadenar características cancerosas.

operador En el DNA de los procariontes, una secuencia de nucleótidos cerca del comienzo de un operón al que se puede unir un represor activo. La unión con el represor impide a la RNA polimerasa unirse al promotor y transcribir los genes del operón.

opérculo En los osteoictios acuáticos, una hoja ósea protectora que cubre y protege las

branquias.

operón Unidad de función genética, común en las bacterias y los fagos, que consiste en grupos de genes regulados coordinadamente con funciones relacionadas.

opistoconto Miembro del clado Opisthokonta, organismos que descienden de un ancestro con un flagelo posterior, incluyendo a hongos, animales, y ciertos protistas.

opsina Proteína de membrana unida a una molécula de pigmento que absorbe la luz.

órbita de electrones Nivel energético representado por la distancia de un electrón al núcleo de un átomo.

orbital Espacio tridimensional en el que un electrón se encuentra el 90% del tiempo.

orden En la clasificación, la categoría taxonómica por encima de familia.

organismo genéticamente modificado (OGM) Organismo que ha adquirido uno o más genes por medios artificiales; también conocido como organismo transgénico.

organismo modelo Organismo elegido para estudiar amplios principios biológicos.

organismo Ente vivo individual.

órgano Centro especializado funcional del cuerpo compuesto por varios diferentes tipos de

órgano de Corti Órgano efectivo de la audición del oído de los vertebrados, localizado en el piso del conducto coclear en el oído interno, que contiene las células receptoras (células pilosas) del oído.

órgano vestigial Estructura de importancia marginal, si es que tiene alguna importancia, para el organismo. Los órganos vestigiales son remanentes históricos de estructuras que tuvieron importantes funciones en los ancestros de dicho organismo.

organogénesis Desarrollo de los rudimentos de los órganos a partir de las tres capas germi-

nales.

orgánulo Uno de los varios cuerpos con forma y funciones especializadas, suspendido en el citoplasma de las células eucariontes.

orgasmo Contracciones rítmicas, involuntarias, de ciertas estructuras reproductoras en ambos sexos durante el ciclo de respuesta sexual humana.

origen de la replicación Sitio donde comienza la replicación de una molécula de DNA.

ósculo Abertura de gran tamaño en una esponja que conecta al esponjocelo con el medio ambiente.

osmoconformista Animal que no adapta activamente su osmolaridad interna porque es isoosmótico con su medio ambiente.

osmolaridad Concentración de solutos expresada como molaridad.

osmorregulación Cómo los organismos regulan las concentraciones de solutos y equilibran la ganancia y pérdida de agua.

osmorregulador Animal cuyos líquidos corporales tienen una osmolaridad diferente que el medio ambiente y que deben descargar el exceso de agua si viven en un ambiente hipoosmótico o incorporar agua si viven en un ambiente hiperosmótico.

ósmosis Difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable.

osteictio Miembro de un subgrupo de vertebrados con mandíbulas y la mayoría con esqueletos óseos.

osteoblasto Célula formadora de hueso que deposita colágeno.

osteona Unidad organizativa repetitiva que forma la estructura microscópica del hueso duro de los mamíferos.

ovario (1) En las flores, porción del carpelo en la cual los folículos que contienen los óvulos se desarrollan. (2) En los animales, la estructura que produce los gametos femeninos y las hormonas reproductivas.

oviducto Conducto que comunica el ovario con la vagina en los invertebrados y el ovario con el útero en los vertebrados.

ovíparo Referencia a un tipo de desarrollo en el cual las crías nacen de los huevos depositados fuera del cuerpo de la madre.

ovocito primario Célula diploide, en la profase I o en la meiosis, que puede ser hormonalmente dirigida para desarrollarse en un óvulo.

ovocito secundario Célula haploide que resulta de la meiosis I en la oogénesis, que se transforma en un óvulo luego de la meiosis II.

ovogénesis Proceso en el ovario que resulta en la producción de gametos femeninos.

ovogonia Células madre específicas del ovario. ovomiceto Protista con células flageladas, como el moho del agua, la roya blanca o el moho azul del tabaco, que adquieren su nutrición principalmente como descomponedores o parásitos de las plantas.

ovovivíparo Referencia a un tipo de desarrollo en el cual las crías nacen de los huevos que son retenidos en el útero de la madre.

ovulación Liberación de un óvulo por los ovarios. En los seres humanos, un folículo ovárico libera un óvulo maduro durante cada ciclo uterino (menstrual).

óvulo 1. Estructura que se desarrolla en el ovario de una planta con semilla y que contiene al gametofito femenino. 2. Gameto femenino; huevo haploide, no fecundado, que generalmente es una célula relativamente grande, sin movilidad.

oxidación Pérdida de electrones de una sustancia que participa de una reacción redox.

oxidación beta Secuencia metabólica que degrada los ácidos grasos en fragmentos de dos carbonos que ingresan al ciclo del ácido cítrico como acetil CoA.

óxido nítrico (NO) Gas producido por muchos tipos de células que tiene la función de ser un regulador local, un neurotransmisor, y un agente antibacteriano.

oxitocina Hormona producida por el hipotálamo y liberada por la hipófisis posterior. Produce la contracción de los músculos uterinos y provoca que las glándulas mamarias eyecten leche durante la lactancia.

paisaje Varios ecosistemas diferentes, primariamente terrestres, vinculados por intercambios de energía, materiales y organismos.

paisaje marino Varios ecosistemas diferentes, primariamente acuáticos, vinculados por los intercambios de energía, materiales y organismos.

paleoantropología Estudio de los orígenes y evolución humanas.

paleontología Estudio científico de los fósiles.
páncreas Glándula con funciones de dos tipos:
la porción no endocrina secreta enzimas digestivas y una solución alcalina en el intestino delgado a través de un conducto; la porción endocrina secreta las hormonas insulina y glucagón a la sangre.

Pangea Supercontinente formado cerca del final

de la era Paleozoica cuando los movimientos de las placas juntaron a todas las masas terrestres de la Tierra.

parabasálida Protista como por ejemplo la tricomona, con mitocondrias modificadas.

parabronquio Sitio de intercambio gaseoso en los pulmones de las aves. Los parabronquios permiten el flujo del aire a través de la superficie respiratoria en solamente una dirección.

parafilético Concerniente a un grupo de especies que consiste en una especie ancestral y algunos, aunque no todos, sus descendientes.

pararreptiles o Parareptilia Primer grupo principal de reptiles que surgieron, la mayoría de gran tamaño, herbívoros cuadrúpedos macizos; se extinguieron en el período Triásico tardío.

parasitismo Relación simbiótica en la cual el simbionte (parásito) se beneficia a expensas del huésped viviendo en el huésped (como un endoparásito) o afuera del huésped (como un ectoparásito).

parásito Organismo que se beneficia viviendo en o sobre otro organismo, a expensas del huésped.

parasitoidismo Tipo de parasitismo en el cual un insecto deposita huevos sobre o dentro de un huésped viviente; las larvas luego se alimentan del cuerpo del huésped, eventualmente matándolo.

parazoo Animal perteneciente a un grado de organización que carece de tejidos verdaderos (colecciones de células especializadas aisladas de otros tejidos por medio de membranas); una esponja (filo Porifera).

pared celular Capa protectora externa a la membrana plasmática en las células vegetales, procariontes, hongos, y algunos protistas. En las células vegetales, la pared está formada de fibras de celulosa embebidas en una matriz de polisacáridos y proteínas. La pared celular primaria es delgada y flexible, mientras que la pared celular secundaria es más fuerte y más rígida y es el constituyente principal de la madera.

pared celular primaria Capa relativamente delgada y flexible secretada en primer término por una célula vegetal joven.

pared celular secundaria Matriz fuerte y durarera, generalmente depositada en varias capas laminadas, para la protección y soporte de la célula vegetal.

parsinomia máxima Principio que sostiene que cuando se consideran múltiples explicaciones para una observación, debería investigarse en primer lugar la explicación más simple que es consistente con los hechos.

partenogénesis Tipo de reproducción en el cual las hembras producen descendencia de huevos no fecundados.

partición de recursos División de los recursos ambientales por especies coexistentes de manera que el nicho de cada especie se diferencie por uno o más factores significativos de los nichos de todas las especies coexistentes.

partícula de reconocimiento de la señal (SRP) Complejo de RNA-proteína que reconoce un péptido señal cuando emerge del ribosoma. parto Expulsión de un bebé de la madre; también denominado nacimiento.

patógeno Agente que causa una enfermedad. patrón Planta que proporciona el sistema radicular cuando se realiza un injerto.

patrón de acción fija (PAF) Secuencia de actos de comportamiento que es esencialmente no modificable y que habitualmente se desarrolla hasta completarse una vez que se ha iniciado.

patrón de formación Ordenamiento de células en estructuras específicas de tres dimensiones, una parte esencial de la formación de un organismo y de sus partes individuales durante el desarrollo.

pecíolo Tronco de una hoja, que une la hoja con un nudo del tallo.

pedigrí Diagrama de un árbol familiar mostrando la ocurrencia de caracteres hereditarios en padres y descendientes a través de múltiples generaciones.

pedomorfosis Retención en un organismo adulto de las características juveniles de sus ancestros evolutivos.

pelo radicular Minúscula extensión de una célula epidérmica de la raíz, que crece inmediatamente por detrás del extremo de la raíz y que incrementa la superficie de absorción de agua y minerales.

pelvis renal Cámara en forma de embudo que recibe el filtrado procesado de los tubos colectores del riñón de los vertebrados y que está drenada por el uréter.

pene Estructura copulatoria de los mamíferos machos.

pepsina Enzima presente en el jugo gástrico que comienza la hidrólisis de las proteínas.

pepsinógeno Forma inactiva de la pepsina que es secretada en primer término por células especializadas (células principales) localizadas en los pliegues de la mucosa del estómago.

péptido señal Serie de aminoácidos en un polipéptido que dirige la proteína a una destinación específica en la célula eucarionte.

peptidoglucano Tipo de polímero en las paredes de las células bacterianas constituido por hidratos de carbono modificados entrecruzados con cortos polipéptidos.

percepción Interpretación de las sensaciones por el cerebro.

perenne Planta con flores que vive durante muchos años.

pericarpio Pared engrosada de un fruto. periciclo Capa más externa del cilindro vascular

periciclo Capa m\u00e1s externa del cilindro vascular de un r\u00e1\u00e3, donde se originan las r\u00e1\u00e3ces laterales.

peridermis Cubierta protectora que reemplaza la epidermis en las plantas durante el crecimiento secundario, formado por el corcho y el cámbium de corcho.

período refractario Tiempo breve inmediatamente después de un potencial de acción en el cual la neurona no puede responder a otro estímulo, debido a un aumento de la permeabilidad al potasio.

periodo sensible Fase limitada en el desarrollo individual de un animal cuando puede tener lugar el aprendizaje de conductas particula-

peristaltismo (1) Ondas rítmicas de la contrac-

ción del músculo liso que empujan los alimentos a lo largo del tracto digestivo. (2) Tipo de movimiento en la tierra producido por las ondas rítmicas de las contracciones musculares que se desplazan desde adelante hacia atrás, como sucede en muchos anélidos.

peristoma Parte superior de la cápsula de un musgo (esporangio), con frecuencia especializada para la descarga gradual de esporas.

permeabilidad selectiva Propiedad de las membranas biológicas que permite que algunas sustancias las atraviesen más fácilmente que otras.

peroxisoma peroxisome Pequeño cuerpo que contiene enzimas que transfieren hidrógeno de varios sustratos al oxígeno, produciendo y luego degradando peróxido de hidrógeno.

perturbación Fuerza que modifica una comunidad biológica y generalmente remueve organismos de ella. Los disturbios, como el fuego y las tormentas, desempeñan un papel esencial en la estructuración de muchas comunidades biológicas.

pétalo Hoja modificada de una planta con flores. Los pétalos son generalmente las partes coloridas de la flor que atraen a los insectos

y a otros polinizadores.

pez de aleta lobulada Miembro del subgrupo de vertebrados Sarcopterygii, osteoictios con aletas musculares en forma de bastones, que incluye a los celacantos y peces pulmonados, así como a los ancestros que dieron origen a los tetrápodos.

pez de aleta radiada Miembro de la clase Actinopterygii, osteoictios acuáticos con aletas sostenidas por largos y flexibles rayos, incluyendo el atún, el róbalo y el arenque.

pH Medición de la concentración del ion hidrógeno igual a – log [H*] y que tiene un rango que varía entre los valores 0 a 14.

- pie (1) Porción de un esporofito de una briofita que absorbe azúcares, aminoácidos, agua y minerales a partir del gametofito progenitor a través de células de transferencia. (2) Una de las tres partes principales de un molusco; estructura muscular utilizada habitualmente para la locomoción.
- pies ambulacrales Una de las numerosas extensiones del sistema vascular de agua de los equinodermos. Los pies ambulacrales cumplen funciones en la locomoción, nutrición e intercambio de gases.

pigmento respiratorio Proteína que transporta la mayor parte de oxígeno en la sangre.

píldoras anticonceptivas Anticonceptivos químicos que inhiben la ovulación, retardan el desarrollo del folículo, o alteran el moco cervical de una mujer para impedir que los espermatozoides ingresen al útero.

pilus (plural, pili) Apéndice procarionte largo, semejante a un pelo, cuya función es la adherencia o la transferencia de DNA durante la conjugación.

pinocitosis Tipo de endocitosis en la cual la célula incorpora líquido extracelular y los solutos allí disueltos.

pirimidina Uno de los dos tipos de bases nitrogenadas que se encuentran en los nucleótidos. La citosina (*C*), la timina (T) y el uracilo (U) son pirimidinas.

pistilo Carpelo único o grupo de carpelos fusionados.

placa celular Doble membrana a lo largo de la línea media de una célula vegetal en división, entre las cuales se forma la nueva pared celular durante la citocinesis.

placa cribosa Pared terminal en un miembro del tubo criboso, que facilita el flujo de la savia del floema en los tubos cribosos de las angiospermas.

placa metafásica Plano imaginario durante la metafase en el cual los centrómeros de todos los cromosomas duplicados se localizan a mitad de camino entre los dos polos.

placenta Estructura en el útero grávido para nutrir a un feto vivíparo con el aporte sanguíneo de la madre; formada a partir del revestimiento interno del útero y las membranas embrionarias.

placodermo Miembro de una clase extincta de vertebrados semejantes a peces que tenían mandíbulas y estaban encerrados en una armazón exterior resistente.

plan corporal En los animales, el conjunto de rasgos morfológicos y del desarrollo que define un grado (nivel de complejidad organizacional).

planario Gusano aplanado que vive libremente, que se encuentra en arroyos y lagunas no contaminadas.

plancton Organismos en su mayor parte microscópicos que flotan pasivamente o nadan débilmente cerca de la superficie de los océanos, lagos y lagunas.

planificación familiar natural Método de anticocontracepción que se basa en la abstinencia a las relaciones sexuales cuando es más probable que la concepción se produzca; también denominada método del ritmo.

planta C₃ Planta que utiliza el ciclo de Calvin para los pasos iniciales que incorporan CO₂ en la materia orgánica, formando un compuesto de tres carbonos como primer intermediario estable.

planta C₄ Planta que antes del ciclo de Calvin produce reacciones que incorporan al CO₂ en un compuesto de cuatro carbonos, el producto final de las cuales proporciona el CO₂ para el ciclo de Calvin.

planta CAM Planta que utiliza el metabolismo del ácido crasuláceo, una adaptación de la fotosíntesis en condiciones de aridez, descubierta por primera vez en la familia Crassulaceae. El dióxido de carbono que ingresa en estomas abiertos durante la noche es transformado en ácidos orgánicos, que liberan CO₂ para el ciclo de Calvin durante el día cuando los estomas están cerrados.

planta de día neutro Planta cuya floración no es afectada por el fotoperíodo.

planta de días cortos Planta que florece (generalmente en el verano tardío, otoño o invierno) solamente cuando el período de luz es más corto que una duración crítica.

planta de días largos Planta que florece (generalmente en la primavera tardía o en el comienzo del verano) solamente cuando el período de luz es más largo que una determinada extensión crítica.

planta vascular Planta con tejido vascular. Las plantas vasculares incluyen todas las espe-

cies actuales exceptos musgos, hepáticas y

Plantae o **Plantas** Reino que agrupa a los eucariontes multicelulares que llevan a cabo fotosíntesis.

plantas vasculares sin semilla Nombre colectivo informal para el filo Lycophyta (mohos en clava y sus parientes) y Pteridophyta (helechos y sus parientes).

plaqueta Pequeña célula sanguínea sin núcleo importante en la coagulación de la sangre; derivada de células de gran tamaño en la médula ósea.

plasma Matriz líquida de la sangre en la que están suspendidas las células.

plásmido Pequeño anillo de DNA que transporta genes accesorios separados de aquellos de un cromosoma bacteriano; también se lo encuentra en algunos eucariontes, como las levaduras.

plásmido F Forma de plásmido del factor F plásmido R Plásmido bacteriano que transporta genes que confieren resistencia a ciertos antibióicos.

plásmido T_i Plásmido de una bacteria inductora de tumores que integra un segmento de su DNA en el cromosoma huésped de una planta; frecuentemente utilizado como transportador en ingeniería genética de las plantas.

plasmodesmo Canal abierto en la pared celular de una planta a través del cual hebras del citosol se conectan con una célula adyacente.

plasmodio Masa única de citoplasma que contiene varios núcleos diploides que se forman durante el ciclo de vida de ciertos mohos mucilaginosos.

plasmogamia Fusión del citoplasma de las células de dos individuos; se produce como una

etapa de la singamia.

plasmolisar Retraer y expulsar hacia el exterior de una pared celular, o cuando el protoplasto de una célula vegetal es expulsado hacia el exterior de la pared celular, como resultado de la pérdida de agua.

plasmólisis Fenómeno en las células con pared, por el cual el citoplasma se encoge y la membrana plasmática es expulsada hacia el exterior de la pared celular, cuando la célula pierde agua hacia un ambiente hipertónico.

plasticidad Capacidad de un organismo de alterarse o "moldearse" a sí mismo, en respuesta a condiciones ambientales locales.

 plástido Uno de una familia de orgánulos vegetales estrechamente relacionados que incluye a los cloroplastos, cromoplastos y amiloplastos (leucoplastos).

pleiotropia Capacidad de un único gen de tener múltiples efectos.

pluripotencial Descripción de una célula madre, de un embrión o de un organismo adulto, que puede originar múltiples tipos celulares, aunque no todos.

población Grupo localizado de individuos que pertenecen a la misma especie biológica (que son capaces de cruzarse y producir descendencia fértil).

polaridad Ausencia de simetría. Diferencias estructurales en los extremos opuestos de un organismo o estructura, como en el extremo

de la raíz y el extremo del brote de una planta.

poliandria Sistema de apareamiento polígamo en el que participa una hembra y muchos machos.

polifilético Concerniente a una agrupación de especies derivadas de dos o más formas ancestrales diferentes.

polígamo Tipo de relación en la cual un individuo de un sexo se aparea con varios del otro sexo.

poliginia Sistema de apareamiento polígamo en el que participa un macho y muchas hembras.

polímero Molécula larga formada por la unión de varios monómeros similares o idénticos.

polimorfismo equilibrado Capacidad de la selección natural de mantener la diversidad en una población.

polimorfismo fenotípico Existencia de dos o más morfos (formas discretas) distintos, cada uno representado en una población en frecuencias suficientemente elevadas como para ser destacable.

polimorfismo genético Existencia de dos o más alelos diferentes en un locus dado en el acervo génico de una población.

polimorfismo Coexistencia de dos o más formas distintas en la misma población.

polimorfismos de longitud de los fragmentos de restricción (RFLP) Diferencias en la secuencia del DNA en cromosomas homólogos que pueden resultar en diferentes patrones de longitudes de los fragmentos de restricción (segmentos del DNA resultantes del tratamiento con enzimas de restricción); son útiles como marcadores genéticos para realizar mapas de linaje.

polimorfismos de nucleótido único (SNP) La variación de solamente un par de bases en la

secuencia del genoma.

polinización cruzada En las angiospermas, la transferencia de polen desde una antera de una flor de una planta al estigma de una flor de otra planta de la misma especie.

polinización Transferencia de polen a la parte de un planta con semilla que contiene los óvulos, un proceso que es un requisito pre-

vio para la fecundidad.

polinucleótido Polímero formado por numerosos monómeros de nucleótidos; funciona como un molde para la síntesis de proteínas y, a través de la acción de las mismas, para todas las actividades celulares. Los dos tipos de polinucleótidos son el DNA y el RNA.

polipéptido Polímero (cadena) de varios aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

poliplodía Alteración cromosómica en la cual el organismo posee más de dos juegos completos de cromosomas.

pólipo Variante sésil del plan corporal de un cnidario. La forma alternativa es la medusa.

polirribosoma (polisoma) Agregación de varios ribosomas unidos a una molécula de RNA mensajero.

polisacárido Polímero de hasta más de mil monosacáridos, formado mediante reacciones de deshidratación.

polo animal Región del huevo donde se concentra la menor cantidad de vitelo; es el opuesto al polo vegetal. polo vegetal Porción del huevo donde se concentra la mayor cantidad de vitelo; es el opuesto al polo animal.

portador En genética, un individuo heterocigótico en un locus genético dado, con un alelo normal y otro alelo recesivo potencialmente dañino. El individuo heterocigota es fenotípicamente normal para el carácter determinado por dicho gen, pero puede transmitir el alelo dañino a su descendencia.

posterior Concerniente al extremo de atrás, o de la cola, de un animal con simetría bilateral.

potenciación de largo plazo (PLP) Respuesta acentuada ante un potencial de acción (señal nerviosa) por una neurona receptora.

potencial de acción Cambio rápido del potencial de membrana de una célula excitable causado por un estímulo desencadenante, que provoca la apertura y el cierre selectivos de los canales de sodio y potasio sensibles al voltaje.

potencial de agua Propiedad física que predice la dirección en la cual el agua fluirá, gobernada por la concentración de solutos y la

presión aplicada.

potencial de equilibrio (E_{ion}) Magnitud del voltaje de la membrana de una célula en equilibrio; se calcula utilizando la ecuación de Nerst.

potencial de membrana Diferencia de carga eléctrica entre el citoplasma de una célula y el líquido extracelular, debida a la distribución diferencial de los iones. El potencial de membrana afecta la actividad de las células excitables y el movimiento a través de la membrana de todas las sustancias con carga.

potencial de presión (\(\foatge\psi\)) Componente del potencial de agua que consiste en la presión fisica de una solución, que puede ser positi-

vo, cero, o negativo.

potencial de receptor Respuesta inicial de una célula receptora a un estímulo, que consiste en un cambio de voltaje a través de la membrana receptora, proporcional a la fuerza del estímulo. La intensidad del potencial del receptor determina la frecuencia de los potenciales de acción que viajan hacia el sistema nervioso.

potencial de reposo Potencial de membrana característico de una célula excitable no conductora, que tiene el interior de la célula

más negativo que el exterior.

potencial del soluto (Ys) Componente del potencial del agua que es proporcional al número de moléculas de soluto disueltas en una solución, y que mide el efecto de los solutos en la dirección de movimiento del agua; también denominado potencial osmótico, puede ser tanto cero como negativo.

potencial graduado Cambio local de voltaje en la membrana de una neurona provocado por la estimulación de la neurona, con una fuerte proporcionalidad a la intensidad del estimulo y que dura aproximadamente un milisegundo.

potencial osmótico Componente del potencial de agua que es proporcional al número de moléculas de soluto disueltas en la solución y mide el efecto de los solutos sobre la dirección del movimiento del agua; también denominado potencial de solutos, puede ser tanto cero como negativo.

potencial postsináptico excitatorio (PPSE) Cambio eléctrico (despolarización) en la membrana de una neurona postsináptica causado por la unión de un neurotransmisor excitatorio de una célula presináptica con un receptor postsináptico; hace que sea más probable para una neurona postsináptica generar un potencial de acción.

potencial postsináptico inhibitorio (PPSI) Carga eléctrica (hiperpolarización) en la membrana de una neurona postsináptica causada por la unión de un neurotransmisor inhibitorio proveniente de una célula presináptica con un receptor postsináptico; hace que sea más difícil para una neurona postsináptica la generación de un potencial de acción.

pradera templada Bioma terrestre dominado por gramíneas.

precipitación ácida Lluvia, nieve o niebla con un pH menor de 5,6.

predación Interacción entre especies en la cual una especie, el predador, come a la otra, la presa.

prepucio Pliegue de la piel que recubre la cabeza del clítoris y del pene.

presentación del antígeno Proceso por el cual una molécula del MHC se une a un fragmento de un antígeno proteico intracelular y lo transporta hasta la superficie de la célula, donde se lo presenta y puede ser reconocido por una célula B.

presión arterial Fuerza hidrostática que ejerce la sangre contra la pared de un vaso.

presión de turgencia Fuerza dirigida contra una pared celular luego de la entrada de agua y la hinchazón de una célula con pared a causa de la ósmosis.

presión diastólica Presión sanguínea que permanece entre las contracciones cardíacas.

presión parcial Medición de la concentración de un gas en una mezcla de gases; la presión ejercida por un gas particular en una mezcla de gases (por ejemplo, la presión que ejerce el oxígeno en el aire).

presión radicular Empuje hacia arriba de la savia del xilema en el tejido vascular de las

raíces.

presión sistólica Presión sanguínea en las arterias durante la contracción de los ventrículos.

primasa Enzima que une los nucleótidos de RNA para producir el cebador.

primera ley de la termodinámica Principio de conservación de la energía. La energía puede ser transferida y transformada, pero no puede ser creada ni destruída.

primordios de la hoja Proyecciones digitiformes a lo largo de los flancos del meristema apical de un brote, a partir del cual se origina la

principio precautorio Principio guía para tomar decisiones acerca del medio ambiente, que advierte que debe considerarse cuidadosamente la consecuencia potencial de las ac-

prión Forma infecciosa de proteína que puede aumentar en número convirtiendo en más priones a otras proteínas relacionadas.

probabilidad máxima Principio que sostiene

que cuando se considéran hipótesis filogenéticas múltiples, debería tenerse en cuenta la que refleja la secuencia de eventos más probable, dadas ciertas reglas acerca de cómo se modifica el DNA con el transcurso del tiempo.

procesamiento del RNA Modificación del RNA antes de que abandone el núcleo, un proceso único de los eucariontes.

producción primaria bruta (PPB) Producción primaria total de un ecosistema.

producción primaria neta (PPN) Producción primaria total de un ecosistema menos la energía utilizada por los productores para la respiración.

producción primaria Cantidad de energía luminosa transformada en energía química (compuestos orgánicos) por los autótrofos en un ecosistema durante un período determinado de tiempo.

producción secundaria Cantidad de energía química en el alimento de los consumidores que se convierte en su propia y nueva biomasa durante un período de tiempo deter-

producto Material final en una reacción química.

productor primario Autótrofo, generalmente un organismo fotosintético. Colectivamente, los autótrofos constituyen el nivel trófico de un ecosistema que soporta en última instancia todos los otros niveles.

profago Genoma de un fago que se ha insertado en un sitio específico de un cromosoma bac-

profase Primera etapa de la mitosis en la cual la cromatina se condensa y se comienza a formar el huso mitótico, pero el nucléolo y el núcleo permanecen intactos.

progestina Una de la familia de hormonas esteroideas, incluyendo a la progesterona, que prepara al útero para el embarazo.

progimnospermas Plantas vasculares sin semilla extinctas que pueden ser los ancestros de las plantas con semillas.

prolactina (PRL) Hormona producida y secretada por la hipófisis anterior con una gran diversidad de efectos en diferentes especies de vertebrados. En los mamíferos, estimula el crecimiento de las glándulas mamarias y la producción de leche por dichas glándulas.

prometafase Segunda etapa de la mitosis, en la cual aparecen cromosomas discretos que constituyen cromátidas hermanas idénticas. la envoltura nuclear se fragmenta, y los microtúbulos del huso mitótico se unen a los cinetocoros de los cromosomas.

promiscuo Tipo de relación en la cual el apareamiento se produce sin una fuerte unión de las parejas ni duración en el tiempo.

promotor Secuencia nucleotídica específica del DNA que se une a la RNA polimerasa y le indica dónde comenzar a transcribir el RNA.

propiedades emergentes Nuevas propiedades que emergen con cada paso hacia arriba en la jerarquía de la vida, debido a la distribución e interacciones de las partes a medida que aumenta la complejidad.

prostaglandina (PG) Uno de los miembros de un grupo de ácidos grasos modificados, secretados virtualmente por todos los tejidos y que realizan una amplia variedad de funciones como reguladores locales.

proteasoma o proteosoma Complejo proteico gigante que reconoce y destruye proteínas marcadas para ser eliminadas por la pequeña proteína ubiquitina.

proteína Polímero biológico tridimensional sintetizado a partir de un conjunto de 20 monómeros diferentes denominados aminoáci-

proteína de andamiaje Tipo de proteína de relevo grande a la que están unidas simultáneamente varias otras proteínas de relevo o retransmisión para aumentar la eficiencia de la transduccción de la señal.

proteína de choque térmico Proteína que contribuye a proteger otras proteínas durante el estrés térmico. Las proteínas de choque térmico se encuentran en las plantas, animales y microorganismos.

proteína de transporte Proteína transmembrana que ayuda a cruzar la membrana a cierta sustancia o clase de sustancias estrechamente relacionadas.

proteína de unión a cadena simple Durante la replicación del DNA, moléculas que se alinean a lo largo de las cadenas de DNA no apareadas, manteniéndolas separadas mientras las cadenas de DNA sirven de molde para la síntesis de las cadenas complementarias de DNA.

proteína G Proteína de unión al GTP que libera señales desde un receptor de señales de la membrana plasmática, conocido como receptor ligado a la proteína G, hacia otras proteínas transductoras de señales intracelulares. Cuando dicho receptor es activado, activa a su vez a la proteína G, produciendo la unión de la proteína con una molécula de GTP en lugar de una de GDP. La hidrólisis del GTP unido para formar GDP inactiva a la proteína G.

proteína integral Típicamente una proteína transmembrana con regiones hidrófobas que atraviesan completamente el interior hidrófobo de la membrana.

proteína periférica Apéndice proteico unido laxamente a la superficie de una membrana que no está embebida en la doble capa lipídica

proteína PR Proteína que participa en la respuesta de plantas a los patógenos (PR proviene del inglés pathogenesis-related, relativa a patogenicidad).

proteínas de respuesta al estrés Moléculas, que incluyen a las proteínas de choque térmico, que se producen en las células como respuesta a la exposición de aumentos marcados de temperatura y otras formas de estrés severo, como toxinas, cambios bruscos de pH, e infecciones virales.

proteincinasa Enzima que transfiere grupos fosfato del ATP a una proteína.

proteinfosfatasa Enzima que separa grupos fosfato de las proteínas, que funciona muchas veces revirtiendo el efecto de una proteinci-

proteoglucano Glucoproteína de la matriz extracelular de las células animales, rica en hidratos de carbono.

proteómica Estudio sistemático de los conjun-

tos completos de proteínas (proteomas) codificados por los genomas.

protista Término informal que se aplica a cualquier eucarionte que no es una planta, un animal o un hongo. La mayoría de los protistas son unicelulares, aunque algunos son multicelulares o forman colonias.

protobionte Agregado de moléculas producidas abióticamente rodeadas por una membrana o por una estructura semejante a una membrana.

protón Partícula subatómica con una carga eléctrica positiva, que se encuentra en el núcleo del átomo.

protonefridio Sistema excretor, como el sistema de bulbo en llama de los gusanos aplanados. que consiste en una red de túbulos cerrados que tienen aberturas externas denominadas nefridiosporos y que carecen de aberturas internas.

protonema Masa de filamentos verdes, ramificados, del grosor de una célula, producidos por la germinación de las esporas de un musgo.

protooncogén Gen celular normal que corresponde a un oncogén; un gen con el potencial de causar cáncer, pero que requiere de alguna alteración para transformarse en un oncogén.

protoplasto Contenido de una célula vegetal exclusiva de la pared celular.

protozoo Protista que vive primariamente ingiriendo alimentos, modo de nutrición similar al de un animal.

protuberancia Porción del cerebro que participa en ciertas funciones automáticas, homeostáticas, como la regulación de los centros respiratorios en el bulbo raquídeo.

provirus DNA viral que se inserta en un genoma huésped.

Proyecto Genoma Humano Esfuerzo internacional colaborativo para realizar el mapa genético y secuenciar el DNA del genoma humano completo.

pterófita Nombre informal para cualquier miembro del filo Pterophyta, que incluye a los helechos, colas de caballo, helechos en cepillo (Psilotum) y el género Tmesipteris.

pterosaurio Reptil con alas que vivió en la época de los dinosaurios.

puente disulfuro Enlace covalente fuerte formado cuando el azufre de un monómero de cisteína se une al azufre de otro monómero de cisteína.

pulgar oponible Distribución de los dedos de manera tal que el pulgar puede tocar la superficie ventral de la punta de los otros cuatro dedos.

pulmón Superficie respiratoria invaginada de los vertebrados terrestres, caracoles terrestres, y arañas, que se conecta con la atmósfera mediante tubos delgados.

pulmones en libro o filotráqueas Órgano de intercambio gaseoso en las arañas, que consiste en placas apiladas localizadas en una cámara interna.

pulso Estiramiento rítmico de las arterias causado por la presión de la sangre forzada a través de las arterias por contracciones de los ventrículos durante la sistole.

punteadura Región más delgada en las paredes

de las traqueidas y vasos, donde solo está presente la pared primaria.

punto de control Punto de control crítico en el ciclo celular donde las señales de terminación y continuación pueden regular el ciclo.

pupila Ábertura en el iris, que admite la entrada de luz hacia el interior del ojo de los vertebrados. Los músculos del iris regulan su tamaño.

purina Uno de los dos tipos de bases nitrogenadas que se encuentran en los nucleótidos. La adenina (A) y la guanina (G) son purinas.

queliceriforme Artrópodo que tiene quelíceros y un cuerpo dividido en un cefalotórax y un abdomen. Los queliceriformes vivientes incluyen las arañas de mar, los cangrejos en herradura, los escorpiones, las garrapatas y las arañas.

quelícero Uno de los dos apéndices bucales en forma de gancho característicos de los queliceriformes.

quiasma Región en forma de X, visible microscópicamente, que representa las cromátidas homólogas que ya han intercambiado su material genético mediante entrecruzamiento durante la meiosis.

quiasma óptico Ordenamiento de los tractos nerviosos del ojo de manera tal que las sensaciones visuales del campo visual izquierdo de ambos ojos se transmite al lado derecho del cerebro, y las sensaciones del campo visual derecho de ambos ojos se transmiten al lado izquierdo del cerebro.

quilífero central o conducto lacteal Minúsculo vaso linfático que se extiende dentro del núcleo de una vellosidad intestinal y sirve como destino de los quilomicrones absorbi-

quilomicrón Uno de los pequeños glóbulos intracelulares compuesto de grasas que están mezcladas con colesterol y recubierto con proteínas especiales.

quimera Organismo con una mezcla de células genéticamente diferentes.

química orgánica Estudio de los compuestos de carbono (compuestos orgánicos).

quimioautótrofo Organismo que necesita solamente dióxido de carbono como fuente de carbono, pero que obtiene la energía oxidando sustancias inorgánicas.

quimiocina Una de aproximadamente 50 proteínas diferentes, secretadas por varios tipos celulares en la proximidad de un sitio de lesión o infección, que contribuye a la migración directa de los leucocitos al sitio lesionado y produce otros cambios celulares en la inflamación.

quimioheterótrofo Organismo que debe obtener tanto la energía como el carbono consumiendo moléculas orgánicas.

quimiorreceptor Receptor que transmite información acerca de la concentración total de un soluto en una solución o acerca de tipos individuales de moléculas.

quimiosmosis Mecanismo de acoplamiento energético que utiliza la energía almacenada en forma de un gradiente de iones hidrógeno a través de una membrana para impulsar el trabajo celular, como la síntesis de ATP. La mayor parte de la síntesis de ATP en las células se produce por quimiosmosis.

quimo Mezcla del alimento recién tragado y el jugo gástrico.

quitina Polisacárido estructural de un aminoazúcar que se encuentra en muchos hongos y en el exoesqueleto de todos los artrópodos.

quitridio Miembro del filo de hongos Chytridiomycota; en su mayoría son hongos acuáticos con zoosporos flagelados que probablemente representan el linaje de hongos más primitivo.

radiación Emisión de ondas electromagnéticas por todos los objetos con mayor temperatura que el cero absoluto.

radiación adaptativa Emergencia de numerosas especies a partir de un ancestro común introducido en un ambiente que presenta una diversidad de nuevas oportunidades y problemas.

radícula Raíz embrionaria de una planta.

radiolario Protista, habitualmente marino, con una concha por lo general hecha de sílice y seudópodos que irradian desde el cuerpo central.

rádula Órgano rugoso en forma de correa que utilizan muchos moluscos cuando se alimentan

raíz Órgano en las plantas vasculares que sujeta la planta y posibilita la absorción de agua y nutrientes del suelo.

raíz lateral Raíz que se origina de la capa más externa del periciclo de una raíz establecida.

rango de huésped Rango limitado de células huésped que cada tipo de virus puede infectar y parasitar.

rasgo Cualquier variación detectable de un carácter genético.

Ratite o ave no voladora Miembro del grupo de aves sin alas.

razonamiento deductivo Tipo de lógica por la cual los resultados específicos se predicen a partir de una premisa general.

razonamiento inductivo Tipo de lógica en el cual las generalizaciones están basadas en un gran número de observaciones específi-

reabsorción selectiva Captación selectiva de solutos de un filtrado de la sangre, líquido celómico, o hemolinfa, en los órganos excretores de los animales.

reacción acrosómica Descarga del acrosoma que sucede cuando el espermatozoide se aproxima al óvulo.

reacción cortical Exocitosis de enzimas a partir de los gránulos del citoplasma del óvulo durante la fecundación.

reacción de condensación Reacción en la cual dos moléculas se unen en forma covalente una con la otra mediante la pérdida de una pequeña molécula, generalmente agua; también llamada reacción de deshidratación.

reacción de deshidratación Reacción química en la cual dos moléculas se unen en forma covalente una con la otra, con la eliminación de una molécula de agua.

reacción en cadena de la polimerasa (PCR) Técnica de amplificación del DNA in vitro incubándolo con cebadores especiales, moléculas de DNA polimerasa, y nucleótidos.

reacción endergónica Reacción química no espontánea, en la que la energía libre es absorbida desde los alrededores. reacción exergónica Reacción química espontánea, en la cual hay una liberación neta de energía libre.

reacción injerto contra huésped Ataque contra las células del cuerpo de un paciente por los linfocitos que ha recibido en un trasplante de médula ósea.

reacción química Proceso que conduce a cambios químicos en la materia; implica la formación y/o destrucción de enlaces químicos.

reacción redox Reacción química que implica la transferencia de uno o más electrones de un reactivo a otro; también denominada reacción de oxidorreducción.

reacciones de la fase luminosa Etapas de la fotosíntesis que se producen en las membranas tilacoidales del cloroplasto y que transforman la energía de la luz solar en energía química del ATP y NADPH, produciendo oxígeno durante el proceso.

reactivo Material inicial en una reacción

reborde ectodérmico apical Región organizadora del esbozo de las extremidades que consiste en un área engrosada de ectodermo del esbozo de la yema de las extremidades.

recambio Mezcla de las aguas como resultado de cambios en el perfil de temperatura del agua en un lago.

recepción sensitiva Detección de la energía de un estímulo por las células sensitivas.

recepción En comunicación celular, detección por parte de la célula diana (mediante la unión a una proteína receptora) de una molécula señal que proviene del exterior de la célula

receptáculo Base de una flor; parte del tallo que es el sitio de adherencia de los órganos florales.

receptor de antígeno Término general para una proteína de superficie localizada en las células B y células T, que se une a los antígenos iniciando las respuestas inmunitarias adquiridas. Los receptores antigénicos localizados en las células B se denominan receptores de células B (o inmunoglobulinas de membrana), y los receptores de las células T se denominan receptores de células T.

receptor de célula T Receptor antigénico en las células T; mólecula unida a la membrana que consta de una cadena a y una cadena b unidas por un puente disulfuro, y que contiene un sitio de unión con al antígeno.

receptor de células B Receptor antigénico en las células B: molécula unida a la membrana con forma de Y que está formada por dos cadenas pesadas idénticas y dos cadenas livianas idénticas unidas mediante puentes disulfuro y que contiene dos sitios de unión con el antígeno; también denominada inmunoglobulina de membrana o anticuerpo de membrana.

receptor del dolor Clase de propioceptor que detecta el dolor; también se lo denomina nociceptor.

receptor electromagnético Receptor de energía electromagnética, como la luz visible, la electricidad y el magnetismo.

receptor gustativo Receptor del gusto. receptor ligado a la proteína G Proteína receptora de señales en la membrana plasmática que responde a la unión de la molécula señal activando a la proteína G.

receptor olfatorio Receptor de los olores.

receptor sensitivo Sistema celular que colecta la información acerca del mundo físico situado afuera del cuerpo y dentro del organismo.

receptor tirosincinasa Proteína receptora en la membrana plasmática que responde a la unión de una molécula señal catalizando la transferencia de grupos fosfato desde el ATP a las tirosinas en la cara citoplasmática del receptor. Las tirosinas fosforiladas activan otras proteínas transductoras de señales dentro de la célula.

reclutamiento Proceso que consiste en incrementar progresivamente la tensión de un músculo activando más y más de las neuronas motoras que controlan al músculo.

recombinación genética Término general para la producción de descendencia que combina rasgos de los dos progenitores.

recombinante Descendencia cuyo fenotipo difiere de los fenotipos de los padres; también denominado tipo recombinante.

reconocimiento "gen por gen" Forma ampliamente diseminada de resistencia vegetal a las enfermedades, que implica el reconocimiento de las moléculas derivadas de los agentes patógenos por los productos proteicos de genes de resistencia a las enfermedades de las plantas específicos.

recto Porción terminal del intestino grueso donde se almacenan las heces hasta que son eliminadas.

red alimentaria Relaciones de alimentación elaboradas, interconectadas, en un ecosistema.

red nerviosa Sistema de neuronas en red, característico de animales con simetría radial, como la hidra.

reducción Adición de electrones a una sustancia que participa en una reacción redox.

reduccionismo Reducción de sistemas complejos a componentes más simples que son más fáciles de estudiar.

reflejo Reacción automática ante un estímulo, mediada por la médula espinal o el cerebro inferior.

regeneración Nuevo crecimiento de partes del cuerpo a partir de fragmentos de un organismo.

región del nucleoide Región en una célula procarionte constituida por una masa concentrada de DNA.

registro fósil Crónica de la evolución durante millones de años de tiempo geológico registrada en el orden en que los fósiles aparecen en los estratos de las rocas.

registro geológico División de la historia de la Tierra en períodos de tiempo, agrupados en tres eras: Arqueozoica, Proterozoica y Fanerozoica, subdividas a su vez en épocas.

regla de Hamilton Principio que establece que para que la selección natural favorezca un acto altruista, el beneficio para el receptor, multiplicado por el coeficiente de parentesco, debe exceder el costo del acto altruista.

regulación alostérica Unión de una molécula a una proteína que afecta la función de la proteína en un sitio diferente.

regulador Caracterización de un animal con respecto a variables ambientales. Un regula-

dor utiliza mecanismos de homeostasis para moderar los cambios internos en presencia de fluctuaciones externas.

regulador local Mensajero químico que influye a las células de las proximidades.

reino Categoría taxonómica, la segunda más amplia luego del dominio.

reloj biológico Cronómetro interno que controla los ritmos biológicos de un organismo. El reloj biológico marca sus tiempos con o sin las señales o avisos del medio ambiente, pero muchas veces necesita las señales ambientales para permanecer sintonizado a un período apropiado. Véase también ritmo circadiano.

reloj molecular Método evolutivo de control temporal basado en la observación de que por lo menos ciertas regiones de los genomas evolucionan a velocidad constante.

reparación de errores de apareamiento Proceso celular que utiliza enzimas especiales para reparar nucleótidos incorrectamente apareados.

reparación por escisión de nucleótido Proceso de remover y luego reemplazar correctamente un segmento dañado de DNA utilizando la cadena no dañada como guía.

represor Proteína que suprime la transcripción de un gen.

reproducción asexual Tipo de reproducción en la que participa solamente un progenitor, que produce una descendencia identica genéticamente por gemación o por división de una única célula o de la totalidad del organismo en dos o más partes.

reproducción en big-bang Ciclo de vida en la que los adultos tienen solamente una única oportunidad reproductiva para producir una gran cantidad de descendientes, como por ejemplo la historia de vida del salmón del Pacífico; también conocida como semelparidad.

reproducción repetida Historia de vida en la que los adultos producen numerosa descendencia durante varios años; también conocida como iteroparidad.

reproducción sexual Tipo de reproducción en el cual dos progenitores originan una descendencia que tiene una única combinación de genes heredados de los gametos de los dos progenitores.

reproducción vegetativa Clonación de plantas por medios asexuales.

reptil Miembro del clado de los amniotas que incluye al tuátara, lagartos, serpientes, tortugas, cocodrilos y aves.

repuesta inmunitaria primaria Respuesta inmunitaria inicial adquirida ante un antígeno, que aparece luego de una demora de aproximadamente 10 a 17 días.

reserva biológica Una región extensa de tierra que incluye una o más áreas no alteradas por el ser humano rodeadas por tierras que han sido modificadas por la actividad humana y que se utilizan para la explotación económica.

resistencia periférica Impedancia del flujo sanguíneo en las arteriolas.

resistencia sistémica adquirida (RSA) Respuesta defensiva en las plantas infectadas que contribuye a proteger los tejidos sanos de la invasión patógena. **respiración** Proceso que consiste en la inhalación y exhalación alternada de aire para ventilar los pulmones.

respiración anaeróbica Utilización de moléculas inorgánicas distintas al oxígeno para aceptar electrones en el extremo "cuesta abajo" de las cadenas de transporte de electrones.

respiración celular La más eficiente y prevalente vía catabólica para la producción de ATP, en la que el oxígeno es consumido como un reactivo junto con el combustible orgánico.

respiración con presión negativa Sistema de respiración en el que el aire es empujado dentro de los pulmones.

respiración con presión positiva Sistema de respiración en el cual el aire es forzado hacia dentro de los pulmones.

respiradero hidrotermal de la profundidad del mar Ambiente oscuro, caliente, deficiente de oxígeno, asociado con la actividad volcánica. Los productores de alimentos son procariontes quimioautótrofos.

respuesta En comunicación celular, el cambio de una actividad celular específica que se produce por una señal transducida del exterior de la célula.

respuesta hipersensible (RH) Respuesta defensiva localizada de una planta ante un agente patógeno.

respuesta inflamatoria Defensa inmunitaria innata localizada desencadenada por una lesión física o infección de un tejido en la cual las modificaciones en los pequeños vasos sanguíneos de los alrededores facilitan la infiltración de glóbulos blancos, proteínas antimicrobianas, y elementos de la coagulación que contribuyen a la reparación del tejido y a la destrucción de los agentes patógenos invasores; puede también implicar efectos sistémicos como fiebre y producción aumentada de glóbulos blancos

respuesta inmunitaria humoral Rama de la inmunidad adquirida que implica la activación de los linfocitos B y que conduce a la producción de anticuerpos, que defienden al organismo contra las bacterias y los virus en los líquidos corporales.

respuesta inmunitaria mediada por células Rama de la inmunidad adquirida que involucra la activación de las células T citotóxicas, que defienden al organismo de las células infectadas; células cancerosas y células trasplantadas.

respuesta inmunitaria secundaria Respuesta inmunitaria adquirida que se produce en la segunda o subsiguientes exposiciones a un antígeno particular. La respuesta inmunitaria secundaria es más rápida, de mayor magnitud, y de duración más larga que la respuesta inmunitaria primaria.

respuesta triple Maniobra de crecimiento de una planta en respuesta al estrés mecánico, que implica un enlentecimiento de la elongación del tallo, un engrosamiento del tallo, y una curvatura que causa que el tallo comience a crecer horizontalmente.

retículo endoplasmático (RE) Extensa red de membranas de las células eucariontes, que se continúa con la membrana nuclear externa, compuesta de regiones recubiertas con ribosomas (RE rugoso) y regiones libres de ribosomas (RE liso).

retículo endoplasmático (RE) liso Porción del retículo endoplasmático libre de ribosomas.

retículo endoplasmático (RE) rugoso Aquella porción del retículo endoplasmático recubierta por ribosomas.

retículo sarcoplasmático (RS) Retículo endoplasmático especializado que regula la concentración de calcio en el citosol.

retina Capa más interna del ojo de los vertebrados, que contiene células fotorreceptoras (bastones y conos) y neuronas; transmite imágenes formadas por el lente al cerebro a través del nervio óptico.

retinal Pigmento que absorbe la luz en los bastones y conos del ojo de los vertebrados.

retroalimentación negativa Mecanismo primario de homeostasis, donde un cambio en una variable fisiológica que está siendo monitoreada, desencadena una respuesta que se opone a la fluctuación inicial.

retroalimentación positiva Mecanismo de control fisiológico en el cual un cambio en alguna variable desencadena mecanismos que

amplifican dicho cambio.

retrotransposón Elemento transponible que se mueve por el genoma mediante un RNA intermediario, un transcripto del retrotransposón del DNA.

retrovirus Virus con RNA que se reproduce transcribiendo su RNA en DNA y luego insertando el DNA en un cromosoma celular; importante clase de virus causantes de cáncer.

ribosa Azúcar componente del RNA.

ribosoma Orgánulo celular construido en el nucléolo y que funciona como sitio de la síntesis proteica en el citoplasma; consiste en rR-NA y moléculas proteicas, que forman hasta dos subunidades.

ribozima Enzima similar a una molécula de RNA que cataliza reacciones durante el corte y empalme del RNA.

río Caudal de agua que fluye.

riqueza de especies Número de especies en una comunidad biológica.

ritmo circadiano Ciclo fisiológico de aproximadamente 24 horas que está presente en todos los organismos eucariontes y que persiste aún en ausencia de señales externas.

rizoide Célula única larga y tubular, o filamento de células, que ancla las briofitas al suelo. Los rizoides no están compuestos por tejidos, carecen de células conductoras especializadas, y no desempeñan un papel importante en la absorción de agua y minerales.

RNA de transferencia (tRNA) Molécula de RNA que funciona como un intérprete entre el ácido nucleico y el lenguaje de las proteínas transportando aminoácidos específicos y reconociendo los codones apropiados en el

RNA mensajero (mRNA) Tipo de RNA, sintetizado a partir del DNA, que se une a los ribosomas en el citoplasma y especifica la estructura primaria de una proteína.

RNA polimerasa Enzima que une los ribonucleótidos de la cadena en crecimiento durante la transcripción.

RNA ribosómico (rRNA) Tipo de RNA de ma-

yor abundancia, que junto con las proteínas forma la estructura de los ribosomas. Los ribosomas coordinan el acoplamiento secuencial de las moléculas de tRNA con los codones del mRNA

roca sedimentaria Roca formada de arena y barro que se ha depositado antiguamente en capas en el fondo de los mares, lagos y pantanos. Las rocas sedimentarias generalmente son ricas en fósiles.

rodopsina Pigmento visual que consta de retinal y opsina. Cuando la rodopsina absorbe la luz, el retinal cambia de forma y se disocia de la opsina, luego de lo cual se transforma nuevamente en su forma original.

roseta del complejo celulosa sintetasa o complejo celulosa-sintasa Ordenamiento en forma de roseta de las proteínas que sintetizan las microfibrillas de celulosa de las paredes celulares de las caroficeas y plantas terres-

rotación de la cosecha Alternancia de cultivos no leguminosos un año y leguminosos el siguiente año, para restaurar la concentración del nitrógeno fijado en el suelo.

rubisco Ribulosa carboxilasa, la enzima que cataliza el primer paso del ciclo de Calvin (la adición de CO, al RuBP, o ribulosa bifosfa-

rumiante Un animal, como la vaca o la oveja, con un estómago elaborado, multicompartimental, especializado para una dieta herbí-

sabana Bioma de pradera tropical con árboles individuales dispersos, grandes herbívoros, v tres estaciones diferentes basadas principalmente en las lluvias, mantenidas por ocasionales incendios y sequías.

saco embrionario Gametofito femenino de las angiospermas, formado por el crecimiento y división del megasporo en una estructura multicelular de ocho núcleos haploides.

saco vitelino Una de las cuatro membranas extraembrionarias que sostienen el desarrollo embrionario; el primer sitio de las células sanguíneas y de la función del sistema circulatorio.

sáculo Cámara en el vestíbulo por detrás de la ventana oval que participa en el sentido del equilibrio.

sal Compuesto resultante de la formación de un enlace iónico; también llamado compuesto

sangre Un tipo de tejido conectivo con una matriz líquida denominada plasma en la que están suspendidas las células de la sangre.

sarcómero Unidad repetida fundamental del músculo estriado, delimitada por las líneas

secreción (1) Descarga de moléculas sintetizadas por una célula. (2) Descarga de residuos de los líquidos corporales en el filtrado.

secuencia de inserción La clase más simple de elemento transponible, que consiste en repeticiones invertidas de DNA que flanquean el gen de la transposasa, la enzima que cataliza la transposición.

sedimentívoros Organismo que vive en, o sobre, su fuente de alimento, alimentándose de ella a medida que se desplaza.

segmentación Proceso de la citocinesis en las

células animales, caracterizado por un pinzamiento de la membrana plasmática. Además, la sucesión de divisiones celulares rápidas características del crecimiento durante el desarrollo embrionario temprano que convierten al cigoto en una bola de células

segmentación determinada Tipo de desarrollo embrionario en los protostomas que determina en forma muy temprana y rígida el destino del desarrollo de cada célula em-

brionaria.

segmentación espiral Tipo de desarrollo embrionario en los protostomas, en el cual los planos de la división celular que transforma el cigoto en un bola de células se producen oblicuamente al eje polar, resultando en células de cada hilera situadas en las ranuras que quedan entre las células de las hileras advacentes.

segmentación holoblástica Tipo de segmentación en la cual hay una completa división del huevo, como en los huevos que tienen poco vitelo (erizo de mar) o una cantidad

moderada de vitelo (sapo).

segmentación indeterminada Tipo de desarrollo embrionario en los deuterostomas, en el cual cada célula producida por las divisiones de la segmentación inicial retiene la capacidad de desarrollarse en un embrión completo.

segmentación meroblástica Tipo de segmentación en el cual hay una división incompleta del huevo rico en vitelo, característico del

desarrollo de las aves.

segmentación radial Tipo de desarrollo embrionario en los deuterostomas en el cual los planos de la división celular que transforman al cigoto en una bola de células son paralelos o perpendiculares al eje polar, alineando de esa manera hileras de células una encima de la otra.

segunda ley de la termodinámica Principio por el cual toda transferencia o transformación de energía aumenta la entropía del universo. Las formas ordenadas de energía son en parte transformadas en calor, y en reacciones espontáneas, la energía libre del sistema disminuye de esta manera.

segundo mensajero Ion o molécula pequeña, no proteica, hidrosoluble, como el ion calcio o el AMP cíclico, que entrega una señal al interior de la célula como respuesta a una señal recibida por una proteína receptora de señales.

selección artificial Cría selectiva de plantas y animales domesticados para favorecer la ocurrencia de rasgos deseables.

selección clonal Proceso por el cual un antígeno se une selectivamente y activa solamente aquellos linfocitos que poseen receptores específicos para ese antígeno. Los linfocitos seleccionados proliferan y se diferencian: un clon de células efectoras y en un clon de células de memoria específico para el antígeno estimulante. La selección clonal es la responsable de la especificidad y de la memoria de las respuestas inmunitarias adquiridas.

selección de especies Teoría que sostiene que las especies que viven más tiempo y que generan el mayor número de especies determinan la dirección de las principales tenden-

cias evolutivas.

selección dependiente de la frecuencia Disminución del éxito reproductivo de un morfo que resulta del hecho de que el fenotipo de dicho morfo se vuelva demasiado común en una población; una causa de polimorfismo equilibrado en las poblaciones.

selección direccional Selección natural que favorece a los individuos en un extremo del

rango fenotípico.

selección disruptiva Selección natural que favorece a los individuos en ambos extremos del rango fenotípico, sobre aquellos individuos con fenotipos intermedios.

selección equilibrada Selección natural que mantiene frecuencias estables de dos o más formas fenotípicas en una población (poli-

morfismo equilibrado).

selección estabilizante Selección natural que favorece las variantes intermedias actuando

contral los fenotipos extremos.

selección intersexual Selección en la cual los individuos de un sexo (generalmente hembras) son exigentes en la selección de sus parejas a partir de individuos del otro sexo; también se la denomina elección de pareja.

selección intrasexual Competencia directa entre los individuos de un sexo (generalmente los machos en los vertebrados) para elegir la pa-

reja del sexo opuesto.

selección K Concepto de que en ciertas poblaciones (K seleccionadas), la historia de vida se centra en producir relativamente poca descendencia que tiene una buena oportunidad de supervivencia.

selección natural Éxito diferencial en la reproducción de diferentes fenotipos que resulta de la interacción de los organismos con su medio ambiente. La evolución se produce cuando la selección natural ocasiona cambios en la frecuencia relativa de alelos en el acervo génico.

selección por parentesco Fenómeno de aptitud inclusiva, utilizado para explicar el comportamiento altruista entre individuos emparentados.

selección r Concepto de que en ciertas poblaciones (r seleccionadas), una tasa reproductiva alta es el principal determinante de la historia de vida.

selección sexual Selección natural para el éxito del apareamiento.

selva tropical Bioma terrestre caracterizado por altos niveles de precipitaciones y temperaturas cálidas todo el año.

semelparidad Historia de vida en la que los adultos tienen solamente una única oportunidad reproductiva que produce una numerosa descendencia, como por ejemplo la historia de vida del salmón del Pacífico: también conocida como reproducción en bigbang.

semen Líquido que es eyaculado por el macho durante el orgasmo, que contiene espermatozoides y secreciones de diferente glándulas del tracto reproductivo masculino.

semilla Adaptación de las plantas terrestres que consiste en un embrión empaquetado junto con un depósito de alimentos dentro de una cubierta resistente.

seno Cualquiera de los espacios que rodean los

órganos del cuerpo en animales con sistemas circulatorios abiertos.

sensación Impulso enviado al cerebro a partir de receptores activados y neuronas sensoria-

señal Comportamiento que ocasiona un cambio en la conducta de otro animal.

sépalo Hoja modificada de las angiospermas que encierra y protege el bote de la flor antes de que se abra.

serotonina Amina biógena sintetizada a partir del aminoácido triptófano.

servicios del ecosistema Funciones realizadas por ecosistemas naturales que benefician directa o indirectamente a los seres humanos.

seta Tallo alargado del esporofito de una briofita, como por ejemplo un moho.

seudocelomado Animal cuya cavidad corporal no está totalmente revestida por mesoder-

seudogén Segmento del DNA muy similar a un gen verdadero, pero del cual no se obtiene un producto funcional; un gen que ha sido inactivado en una especie particular a causa de una mutación.

seudópodo Extensión celular de las células ameboides utilizada para el movimiento y la alimentación.

shock anafiláctico Respuesta alérgica aguda de todo el cuerpo, que pone en riesgo la vida.

SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida) Nombre de las etapas tardías de la infección por HIV, que están definidas por una reducción específica de los linfocitos T y la aparición de infecciones secundarias caracte-

simbionte Participante más pequeño en una relación simbiótica, que vive en o sobre el huésped.

simbiosis Relación ecológica entre organismos de dos especies diferentes que viven juntos en contacto directo.

simetría bilateral Caracterización de una forma corporal con un plano central longitudinal que divide al cuerpo en dos mitades iguales pero opuestas.

simetría radial Caracterización de un cuerpo con forma de torta o tonel, con varias partes iguales que irradian hacia afuera como los rayos de una rueda; presente en los cnidarios y los equinodermos; también puede referirse a la estructura de una flor.

simplasto En las plantas, la continuidad del citoplasma conectada por los plasmodesmos entre las células.

sinápsido Miembro de un clado amniota caracterizado por un único orificio en cada lado del cráneo, incluyendo a los mamíferos.

sinapsis (1) Apareamiento de los cromosomas replicados durante la profase I o la meiosis. (2) Sitio donde una neurona se comunica con otra neurona en una vía nerviosa; una hendidura estrecha entre el terminal sináptico de un axón y la porción receptora de la señal (dendrita o cuerpo celular) de otra neurona o célula efectora. Las moléculas neurotransmisoras liberadas por las terminales sinápticas difunden a través de la sinapsis, entregando mensajes a la dendrita o al

síndrome de Down Enfermedad genética huma-

na causada por la presencia de un cromosoma 21 adicional; se caracteriza por retardo mental y defectos cardíacos y respiratorios.

síntesis moderna Teoría totalizadora de la evolución que enfatiza a las poblaciones como unidades de la evolución y que integra ideas de muchos campos o disciplinas, como la genética, la estadística, la paleontología, la taxonomía y la biogeografía.

sistema Organización de mayor complejidad formada por la combinación de componen-

sistema cardiovascular Sistema circulatorio cerrado con un corazón y una red ramificada de arterias, capilares y venas. El sistema es característico de los vertebrados.

sistema circulatorio abierto Sistema circulatorio en el cual el líquido denominado hemolinfa baña los tejidos y los órganos directamente y no hay distinción entre el líquido circulante y el líquido intersticial.

sistema circulatorio cerrado Sistema circulatorio en el que la sangre está confinada a los vasos y se mantiene separada del líquido in-

tersticial.

sistema de brotes Porción aérea del cuerpo de una planta, que consta de tallos, hojas y (en

las angiospermas) flores.

sistema de control del ciclo celular Conjunto de moléculas que actúan cíclicamente en la célula para desencadenar y coordinar los eventos clave del ciclo celular.

sistema de endomembranas Conjunto de membranas dentro y alrededor de una célula eucarionte, relacionadas a través de un contacto físico directo o por la transferencia de vesículas membranosas.

sistema de línea lateral Sistema mecanorreceptor que consiste de una serie de poros y unidades receptoras (neuromastos) a lo largo de los lados del cuerpo de los peces y anfibios acuáticos, que detecta los movimientos del agua provocados por el mismo animal y por otros objetos que se mueven.

sistema de órganos Grupo de órganos que trabajan conjuntamente realizando funciones

vitales para el cuerpo.

sistema de raíces fibrosas Sistema de raíces común en las monocotiledóneas que consiste en una trama de raíces delgadas que se diseminan hacia afuera por debajo de la superficie del suelo.

sistema de raíz pivotante Sistema de raíz común a las eudicotiledóneas, que consiste en una raíz larga y vertical (la raíz principal) que produce muchas raíces laterales, o ramas, más pequeñas.

sistema de tejido dérmico Cubierta externa protectora de las plantas.

sistema de tejido fundamental Tejidos vegetales que no son ni vasculares ni dérmicos, y satisfacen una variedad de funciones, como el almacenamiento, la fotosíntesis y el soporte.

sistema de tejido vascular Sistema formado por el xilema y el floema de una planta vascular, que sirve como sistema de transporte para el agua y los nutrientes, respectivamente.

sistema de tejidos Uno o más tejidos organizados en una unidad funcional que conectan los órganos de una planta.

sistema de tres dominios Sistema de clasifica-

ción taxonómica, basado en los tres "super-reinos": Bacteria, Archaea y Eukarya.

sistema del complemento Grupo de aproximadamente 30 proteínas sanguíneas que pueden amplificar la respuesta inflamatoria, facilitar la fagocitosis, o directamente lisar agentes patógenos. El sistema del complemento se activa en forma de una cascada iniciada por antígenos de superficie sobre microorganismos o por complejos antígenoanticuerpo.

sistema endocrino Sistema interno de comunicación química en el que participan hormonas, glándulas sin conductos que secretan hormonas, y los receptores moleculares sobre o dentro de las células diana que responden a las hormonas; funciona en conjunto con el sistema nervioso para la efectiva regulación interna y el mantenimiento de la homeostasis.

sistema límbico Grupo de núcleos (acúmulos de cuerpos de células nerviosas) en la parte inferior del cerebro anterior de los mamíferos que interactúa con la corteza cerebral en la determinación de las emociones; incluye al hipocampo y la amígdala.

sistema linfático Sistema de vasos y ganglios linfáticos, separados del sistema circulatorio, que lleva de retorno a la sangre líquidos,

proteínas y células.

- sistema multiplicador de contracorriente Sistema contracorriente por el cual se gasta energía en transporte activo para facilitar el intercambio de materiales y crear gradientes de concentraciones. Por ejemplo, el asa de Henle transporta activamente NaCl desde el filtrado hacia la parte superior del segmento ascendente del asa, haciendo más efectiva la función del riñón de concentrar la orina.
- sistema nervioso autónomo Subdivisión del sistema nervioso motor de los vertebrados que regula el medio interno; está constituido por las divisiones simpática, parasimpática y entérica.
- sistema nervioso central (SNC) En los animales vertebrados, el cerebro y la médula espinal.
- sistema nervioso periférico (SNP) Neuronas motoras y sensitivas que se conectan con el sistema nervioso central.
- sistema nervioso somático Rama de la división motora del sistema nervioso periférico de los vertebrados compuesta por neuronas motoras que llevan señales a los músculos esqueléticos en respuesta a estímulos exter-
- sistema radical Totalidad de las raíces de una planta que la fijan al suelo, absorben y transportan agua y minerales, y almacenan alimentos.
- sistema renina-angiotensina-aldosterona (SRAA)
 Parte de un complejo circuito de retroalimentación que contribuye a regular la presión arterial y el volumen sanguíneo.

sistema tegumentario Cubierta externa del cuerpo de un mamífero, incluyendo la piel, el pelo y las uñas.

sistema traqueal Sistema de intercambio de gases mediante tubos ramificados, revestidos de quitina, que infiltran el cuerpo y transportan el oxígeno directamente a las células en los insectos.

- sistema vascular de agua Red de canales hidráulicos único en los equinodermos que se ramifica en extensiones denominadas piés ambulacrales, con funciones en la locomoción, alimentación e intercambio gaseoso.
- sistemática molecular Comparación de los ácidos nucleicos u otras moléculas en diferentes especies para inferir un parentesco.
- sistemática Estudio analíti o de la diversidad y relaciones entre los organismos, actuales y extinguidos.

sístole Etapa del ciclo cardíaco en la cual el músculo cardíaco se contrae y las cámaras bombean sangre.

- sitio A Uno de los tres sitios de unión de un ribosoma con el tRNA durante la traducción. El sitio A fija al tRNA que transporta el próximo aminoácido que va a ser añadido a la cadena polipeptídica. (A proviene de aminoacil t-RNA.)
- sitio activo Porción específica de una enzima que se une al sustrato mediante enlaces químicos débiles.
- sitio de restricción Secuencia específica en una cadena de DNA que es reconocida como un "sitio de corte" por una enzima de restricción.
- sitio E Uno de los tres sitios de unión del ribosoma para el tRNA durante la traducción. El sitio E es el lugar donde los tRNA descargados abandonan el ribosoma (E proviene del inglés *exit*, o sea, salida).
- sitio P Uno de los tres sitios de unión del ribosoma para el tRNA durante la traducción. El sitio P mantiene unido el tRNA a la molécula polipéptica en crecimiento. (P proviente del inglés peptidyl tRNA).
- **sobrealimentación** Dieta que es crónicamente excesiva en calorías.
- sobreexplotación Producción por parte del ser humano de plantas o animales salvajes a tasas que exceden la capacidad de las poblaciones de estas especies a reponerse.
- sociobiología Estudio del comportamiento social basado en la teoría evolutiva.
- solución Líquido que es una mezcla homogénea de dos o más sustancias.
- **solución acuosa** Solución en la que el agua es el solvente.
- soluto Sustancia que está disuelta en una solu-
- **solvente** Agente disolvente de una solución. El agua es el solvente más versátil conocido.
- somitas Bloques apareados de mesodermo inmediatamente laterales a la notocorda de un embrión vertebrado.
- sonda de ácido nucleico En la tecnología del DNA, una molécula de ácido nucleico monocatenario utilizada para marcar una secuencia específica de nucleótidos en una muestra de ácido nucleico. Las moléculas de la sonda se unen mediante enlaces de hidrógeno a la secuencia complementaria en cualquier lugar que se encuentre; una marcación radiactiva o con otro marcador de la sonda permite detectar su localización.
- soplo cardíaco Sonido semejante a un silbido que se produce cuando la sangre fluye hacia atrás a través de una válvula cardíaca incompetente.
- sopor En los animales, estado fisiológico que

- conserva energía enlenteciendo el metabolis-
- **sopor diurno** Disminución diurna de la actividad metabólica y de la temperatura corporal durante momentos de inactividad en algunos mamíferos pequeños y aves.

soredio En los líquenes, pequeños acúmulos de hifas fúngicas con algas embebidas.

- soro Grupo de esporangios en el esporofilo de un helecho. Los soros pueden distribuirse formando diferentes patrones, como líneas paralelas o puntos, que son de utilidad para la identificación del helecho.
- Southern blot Técnica de hibridación que permite a los investigadores determinar la presencia de ciertas secuencias de nucleótidos en una muestra de DNA.
- sucesión ecológica Transición en la composición de las especies de una comunidad biológica, con frecuencia luego de un disturbio ecológico de la comunidad; establecimiento de una comunidad biológica en un área virtualmente estéril de vida.
- sucesión primaria Tipo de sucesión ecológica que se produce en un área virtualmente sin vida, donde no hubo originalmente organismos y donde el suelo todavía no se ha formado.
- sucesión secundaria Tipo de sucesión que se produce donde una comunidad existente ha sido eliminada por algún disturbio que dejó el suelo intacto.
- suelo franco El más fértil de todos los suelos, constituido por partes groseramente iguales de arena, limo y arcilla.
- sumación espacial Fenómeno de integración neural por el cual el potencial de membrana de la célula postsináptica está determinado por el efecto combinado de PEPS o PIPS producidos casi simultáneamente por sinapsis diferentes.
- sumación temporal Fenómeno de integración neural por el cual el potencial de membrana de la célula postsináptica en una sinapsis química está determinado por el efecto combinado del PEPS o PIPS producidos en una rápida sucesión.
- sumidero de hidratos de carbono Órgano vegetal que es un consumidor neto o almacenador de hidratos de carbono. Las raíces en crecimiento, los extremos de los brotes, los tallos y los frutos son sumideros de hidratos de carbono suministrados por el floema.
- superficie respiratoria Parte de un animal donde se intercambian los gases con el ambiente.
- surco de segmentación El primer signo de la segmentación en una célula animal; una depresión aplanada en la superficie celular cerca de la antigua placa metafásica.
- suspensívoro Animal acuático, como la almeja o la ballena con barbas, que filtran pequeñas partículas de alimento a partir del agua.
- sustancia blanca Tractos de axones en el SNC. sustancia gris Región del SNC con dendritas y acúmulos de cuerpos celulares de neuronas.
- sustancia P Neuropéptido que es la señal excitatoria clave que media nuestra percepción del dolor
- sustitución de un par de bases Tipo de mutación puntual; reemplazo de un nucleótido y

su compañero en la cadena de DNA complementaria por otro par de nucleótidos.

sustrato Reactivo sobre el que trabaja una enzi-

tabique Una de las paredes transversales que divide una hifa de un hongo en células. Los tabiques generalmente tienen poros suficientemente grandes como para permitir a los ribosomas, las mitocondrias e inclusive a los núcleos a fluir de una célula a la otra.

tabla de vida Tabla de datos que resumen la mortalidad de una población.

tabla periódica de los elementos Tabla de los elementos químicos, ordenados en tres filas, que corresponden al número de órbitas electrónicas de sus átomos.

tabla reproductiva Resumen de las tasas de reproducción de una población, según edades

específicas.

- tálamo Uno de los dos centros integradores del cerebro anterior de los vertebrados. Las neuronas con cuerpos celulares en el tálamo entregan impulsos nerviosos a áreas específicas de la corteza cerebral y regulan qué información se dirige hasta la corteza cerebral.
- talo Cuerpo de un alga marina que es semejante a una planta, pero que carece de raíces verdaderas, tallos y hojas.
- tallo Órgano de una planta vascular que consiste en un sistema alternado de nudos e internudos que soportan las hojas y las estructuras reproductoras.

tamaño efectivo de la población Estimación del tamaño de una población basado en el número de hembras y machos que se cruzan con éxito; generalmente es menor que la población total.

tambaleo Violación a las reglas del apareamiento de bases de manera que el tercer nucléotido (extremo 5') de un anticodón en el tR-NA puede formar puentes de hidrógeno con más de un tipo de base en la tercera posición (extremo 3') de un codón.

tapón vitelino Grandes células del endodermo cargadas con nutrientes rodeadas por el blastoporo de una gástrula anfibia.

tasa metabólica Cantidad total de energía que un animal utiliza en una unidad de tiempo. taxia Movimiento de acercamiento o alejamien-

to de un estímulo.

taxón Unidad taxonómica denominada a cualquier nivel dado de la clasificación.

taxonomía División ordenada de los organismos en categorías basadas en un conjunto de características utilizadas para establecer semejanzas y diferencias, conduciendo a un esquema de clasificación; rama de la biología que se ocupa del nombre y clasificación de las diversas formas de vida.

técnicas de reproducción asistida (TRA) Procedimientos de fecundación que generalmente comprenden la extracción quirúrgica de los óvulos (ovocitos secundarios) del ovario de una mujer, la fecundación de los óvulos, y su posterior retorno al cuerpo de la mujer.

tecnología Aplicación del conocimiento científico para un propósito específico.

tejido adiposo Tejido conectivo distribuido en todo el cuerpo que sirve como reserva de combustible; contiene células que almacenan grasa que se denominan células adiposas.

tejido conectivo fibroso Tejido denso con un gran número de fibras colágenas organizadas en haces paralelos. Este es el tejido predominante en los tendones y ligamentos.

tejido conectivo laxo El tejido conectivo más ampliamente diseminado en el cuerpo de los vertebrados. Une al epitelio con los tejidos subvacentes y funciona cor lo material de sostén, manteniendo los órganos en su lu-

tejido conectivo Tejido animal cuya función principal es la unión y soporte de otros tejidos, presentando una escasa población de células dispersas en una matriz extracelular.

tejido epitelial Capas de células estrechamente compactadas que revisten órganos y cavidades corporales.

tejido muscular Tejido que consiste en células musculares largas que son capaces de contraerse cuando son estimuladas por impulsos nerviosos.

tejido nervioso Tejido formado por neuronas y células de sostén.

tejido vascular Tejido vegetal que consiste en células que se unen formando tubos que transportan agua y nutrientes a través del cuerpo de la planta.

tejido Grupo integrado de células con función, estructura, o ambas, comunes.

telofase Quinta y última fase de la mitosis, en la cual los núcleos hijos se están formando y característicamente ha comenzado la citoci-

telomerasa Enzima que cataliza el alargamiento de los telómeros. La enzima contiene una molécula de RNA cuya función es actuar como molde para nuevos segmentos teloméri-

telómero Estructura protectora de cada extremo de un cromosoma eucariótico. Específicamente, el DNA repetitivo en forma de tándem en el extremo de la molécula de DNA de los cromosomas. Véase también DNA re-

temperatura Medición de la intensidad de calor en grados, que refleja la energía cinética promedio de las moléculas.

tendón Tipo de tejido conectivo fibroso que adhiere el músculo al hueso.

tensión superficial Medida de cuán difícil es estirar o romper la superficie de un líquido. El agua tiene una elevada tensión superficial a causa de los enlaces de hidrógeno de las moléculas superficiales.

teorema de Hardy-Weinberg Principio por el cual las frecuencias de los alelos y genotipos en una población permanecen constantes de generación en generación, considerando que están trabajando solamente la segregación mendeliana y la recombinación de los alelos.

teoría Explicación de visión amplia, que genera nuevas hipótesis, y que está sostenida por un extenso cuerpo de evidencias.

teoría cromosómica de la herencia Principio básico en biología que establece que los genes están localizados en los cromosomas y que el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis responde a patrones herediteoría del forrajeo óptimo Fundamento para analizar la conducta como un compromiso entre los costos y los beneficios de la ali-

teoría del juego Enfoque para evaluar estrategias alternativas en situaciones en las que los resultados no solamente dependen de la estrategia de cada individuo sino también de las estrategias de otros individuos; una manera de pensar acerca de la evolución conductual en situaciones donde la aptitud de un fenotipo conductual particular está influido por otros fenotipos conductuales en la población.

teoría neutral Hipótesis de que muchos de los cambios evolutivos en los genes y proteínas no tienen efecto en la aptitud y en consecuencia no están influidos por la selección

natural de Darwin.

terapia génica Alteración de los genes de una persona afectada por una enfermedad gené-

terminación sináptica Bulbo en el extremo del axón en el cual las moléculas neurotransmisoras son almacenadas y liberadas.

terminador En los procariontes, secuencia especial de nucleótidos en el DNA que marca el final de un gen. Indica a la RNA polimerasa liberar la molécula de RNA recién sintetizada que entonces se separa del gen.

termoclina Estrato estrecho de cambio rápido de temperatura en el óceano y en muchos

lagos de zonas templadas.

termodinámica (1) Estudio de las transformaciones de la energía que se producen en un conjunto de materia. Véase primera ley de la termodinámica y segunda ley de la termodinámica. (2) Fenómeno en el cual el DNA externo es captado por una célula y allí funciona.

termófilo extremo Procarionte que prolifera en ambientes calientes (con frecuencia a 60-80∞C, o aún más calientes).

termogénesis sin escalofríos (TSE) Producción aumentada de calor por la acción de ciertas hormonas que hacen que las mitocondrias aumenten su actividad metabólica y produzcan calor en lugar de ATP:

termorreceptor Propioceptor estimulado tanto por el calor como por el frío.

termorregulación Mantenimiento de la temperatura corporal interna dentro de un rango tolerable.

terópodo Miembro de un antiguo grupo de dinosaurios que eran carnívoros bípedos.

terreno pantanoso, pantano o ciénaga Ecosistema intermedio entre uno acuático y otro terrestre. El suelo del terreno pantanoso está saturado de agua en forma permanente o periódica.

territorialidad Comportamiento por el cual un animal defiende un espacio físicamente delimitado contra la usurpación de otros individuos, generalmente de su propia especie. La defensa del territorio puede implicar una agresión directa o mecanismos indirectos tales como marcación con olores o cantar.

testa o cubierta de la semilla Cubierta exterior resistente de una semilla, formada por la cubierta más externa del óvulo. En un planta

con flores, la testa encierra y protege al embrión y al endospermo.

testículos Órgano reproductor masculino, o gónada, en el cual se producen los espermatozoides y las hormonas reproductivas.

testosterona Hormona androgénica más abundante en el cuerpo del macho.

tétanos Contracción máxima, sostenida, de un músculo esquelético, ocasionada por una frecuencia muy rápida de potenciales de acción desencadenados mediante estimulación continua.

tétrada Conjunto apareado de cromosomas homólogos, cada uno compuesto por dos cromátidas hijas. Las tétradas se forman durante la profase I de la meiosis.

tetrápodo Vertebrado con dos pares de miembros, incluyendo a los mamíferos, anfibios,

aves y otros reptiles.

tiempo de recambio Tiempo necesario para reemplazar la cosecha en pie o tamaño actual de una población o grupo de poblaciones (por ejemplo, de fitoplancton), calculado como la relación de la biomasa de la cosecha en pie con la producción.

tigmomorfogénesis Respuesta de las plantas a la estimulación mecánica crónica, que resulta en un aumento en la producción de etileno. Un ejemplo es el engrosamiento del tallo como respuesta a los fuertes vientos.

tigmotropismo Crecimiento direccional de una planta como respuesta al contacto.

tilacoide Saco membranoso aplanado dentro del cloroplasto, utilizado para convertir la energía luminosa en energía química.

timo Pequeño órgano en la cavidad torácica de los vertebrados, donde se completa la maduración de las células T.

tinción de Gram Método de tinción que diferencia entre dos clases de paredes celulares bacterianas.

tipo parental Descendencia con un fenotipo que concuerda con uno de los fenotipos parentales.

tipo salvaje Individuo con el fenotipo normal (el más común).

tirosincinasa Enzima que cataliza la transferencia de grupos fosfato del ATP hacia el aminoácido tirosina en un sustrato proteico.

tirotropina o tirotrofina (TSH) Hormona trófica producida y secretada por la hipófisis anterior que regula la liberación de las hormonas tiroideas.

tiroxina (T₄) Uno de las dos hormonas que contienen yodo que son secretadas por la glándula tiroides y que contribuye a la regulación del metabolismo, desarrollo y maduración de los vertebrados.

tonicidad Capacidad de una solución de ocasionar que una célula adquiera o pierda agua con ella.

tono Función de la frecuencia de una onda de sonido, o número de vibraciones por segundos, expresadas en hercios.

tonoplasto Membrana que rodea la vacuola central en una célula vegetal, separando el citosol del contenido de la vacuola, denominado savia celular; también conocido como membrana vacuolar.

topoisomerasa Proteína que funciona en la replicación del DNA, contribuyendo a aliviar

la tensión en la doble hélice más allá de la horquilla de replicación.

torsión Característica de los gastrópodos en los cuales la masa visceral rota durante el desarrollo.

totipotencial Descripción de una célula que puede originar todas las partes del organismo.

trabajo de parto Serie de contracciones fuertes y rítmicas del útero que expulsan al bebé afuera del útero y de la vagina durante el nacimiento de un niño.

tracto digestivo completo Tubo digestivo que se extiende entre la boca y el ano; también denominado canal alimentario. El tracto digestivo incompleto tiene solamente una abertura.

traducción Síntesis de un polipéptido utilizando la información genética codificada en una molécula de mRNA. Hay un cambio de "lenguaje" entre los nucleótidos y los aminoácidos.

trans Distribución de dos átomos distintos al carbono, cada uno de los cuales se une a uno de los carbonos por un doble enlace carbono-carbono, en el cual los dos átomos distintos al carbono están en lados opuestos en relación con el doble enlace.

transcripción Síntesis del RNA sobre un molde de DNA.

transcriptasa inversa Enzima codificada por ciertos virus (retrovirus) que utilizan el RNA como molde para la síntesis de DNA.

transcrito primario Transcrito inicial del RNA; también denominado pre-mRNA cuando se transcribe a partir de un gen codificante de una proteína.

transducción sensitiva Transformación de la energía del estímulo en un cambio en el potencial de membrana de un receptor sensitivo

transducción (1) Proceso de transferencia de DNA en el cual los fagos transportan genes bacterianos de una célula huésped a otra.
(2) En comunicación celular, la transformación de una señal exterior a la célula a una forma capaz de producir una respuesta celular específica.

transformación (1) Conversión de una célula animal normal a una célula cancerosa. (2)
Cambio en el genotipo y en el fenotipo causados por la asimilación de DNA externo por una célula.

transgénico Concerniente a una planta o animal individual cuyo genoma contiene un gen introducido de otro organismo, tanto de la misma como de una especie diferente.

transición demográfica Desplazamiento de un crecimiento poblacional igual a cero, en el cual las tasas de nacimientos y fallecimientos son elevadas, a un crecimiento poblacional igual a cero, caracterizado en cambio por bajas tasas de nacimientos y fallecimientos

translocación (1) Aberración en la estructura cromosómica que resulta de la unión de un fragmento cromosómico a un cromosoma no homólogo. (2) Durante la síntesis de proteínas, la tercera etapa en el ciclo de elongación cuando el RNA que transporta el polipéptido en crecimiento se desplaza desde el

sitio A al sitio P del ribosoma. (3) Transporte de nutrientes orgánicos en el floema de las plantas vasculares.

transmisión Conducción de los impulsos al sistema nervioso central.

transpiración Pérdida de agua por evaporación en una planta.

transporte activo Movimiento de una sustancia a través de una membrana biológica contra su gradiente de concentración o electroquímico, con la ayuda de proteínas específicas de transporte y aporte de energía.

transporte pasivo Difusión de una sustancia a través de una membrana biológica.

transposón Elemento transponible que se mueve dentro de un genoma mediante un intermediario de DNA.

tráquea Porción del tracto respiratorio que presenta anillos cartilaginosos en forma de C y que se localiza entre la laringe y los dos bronquios.

traqueida Célula alargada, afilada en su extremo, conductora de agua, que muere en su madurez, y se encuentra en el xilema de todas las plantas vasculares.

trastorno bipolar Enfermedad mental depresiva caracterizada por estados alternantes de elevación y disminución del ánimo; también denominada trastorno maníaco depresivo

trazo foliar Pequeño haz vascular que se extiende desde el tejido vascular del tallo a través del pecíolo y se introduce en la hoja.

triacilglicerol Tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol.

trilobite Artrópodo extincto con pronunciada segmentación y apéndices que varían muy poco de segmento a segmento.

trimestre En el desarrollo humano, uno de los tres períodos de tres meses de duración del embarazo.

triploblástico Que posee tres capas germinales: el endodermo, el mesodermo y el ectodermo. La mayoría de los eumatozoos son triplobásticos.

trisómica Referencia a una célula que tiene tres copias de un cromosoma particular, en lugar de las dos normales.

triyodotironina (T₃) Una de las dos hormonas que contienen yodo que son secretadas por la glándula tiroides y contribuyen a regular el metabolismo, el desarrollo y la maduración de los vertebrados.

trofoblasto Epitelio exterior del blastocisto, que forma la parte fetal de la placenta.

trombo Cóagulo de plaquetas y fibrina que bloquea el flujo de la sangre a través de un vaso sanguíneo.

trompa de Eustaquio Tubo que conecta el oído medio con la faringe.

tronco encefálico Conjunto de estructuras del encéfalo adulto, que incluyen el cerebro medio o mesencéfalo, el puente o protuberancia y el bulbo raquídeo; sus funciones son la homeostasis, la coordinación de los movimientos, y la conducción de información hacia los centros cerebrales superiores.

trópicos Latitudes entre los 23,5∞ norte y sur. tropismo Respuesta de crecimiento que resulta en la curvatura de todos los órganos de la planta acercándose o alejándose de un estímulo a causa de tasas diferenciales de elongación celular.

- **tropomiosina** Proteína reguladora que bloquea en las moléculas de actina los sitios de unión a la miosina.
- tubo neural Tubo de células que se encuentran a lo largo del eje dorsal del cuerpo, en posición inmediatamente dorsal en relación con la notocorda. Dará origen al sistema nervioso central.
- túbulo de Malpighi Órgano excretor único de los insectos que se vacía en el tracto digestivo, elimina los desechos nitrogenados de la hemolinfa, y tiene funciones en la regulación osmótica.
- túbulo distal En el riñón de los vertebrados, la porción de una nefrona que contribuye a refinar el filtrado y lo vuelca dentro de un conducto colector.
- **túbulo proximal** En el riñón de los vertebrados, la porción de la nefrona inmediatamente posterior a la cápsula de Bowman que recibe y contribuye a refinar el filtrado.
- túbulo seminífero Tubo altamente enrollado en el testículo en el que se producen los espermatozoides.
- túbulos transversos (túbulos T) Repliegues hacia adentro de la membrana plasmática de las células musculares esqueléticas.
- tumor benigno Masa de células anormales que permanece en su sitio de origen.
- tumor maligno Tumor canceroso que es lo suficientemente invasivo como para alterar las funciones de uno o más órganos.
- tundra Bioma en los límites extremos del crecimiento de las plantas. En los límites más nórdicos se denomina tundra ártica, y en las altitudes elevadas, donde las formas vegetales están limitadas a bajos arbustos o vegetación similar a matas, es denominada tundra alpina.
- tunicado Miembro del subfilo Urochordata, cordados sésiles marinos que carecen de esqueleto.
- turba Depósitos extensos de material orgánico no decaído formado primariamente por el musgo de terrenos húmedos *Sphagnum*.
- turgente Una célula con pared se hace turgente si tiene una concentración de solutos mayor que sus alrededores, lo que produce la entrada de agua.
- umbral Potencial que debe alcanzar una membrana de una célula excitable para que se inicie un potencial de acción.
- unidad de mapa Unidad de medida de la distancia entre los genes. Una unidad de mapa es equivalente al 1% de la frecuencia de recombinación.
- unidad de transcripción Región de la molécula de DNA que es transcrita en una molécula de RNA
- **unidad motora** Una única neurona motora y todas las fibras musculares que controla.
- uniformitarianismo Idea de Charles Lyell de que los procesos geológicos no han cambiado a lo largo de la historia de la Tierra.
- unión comunicante o en hendidura Tipo de unión intercelular en las células animales que permite el pasaje de material o corriente entre las células.
- unión estrecha Tipo de unión intercelular en las

- células animales que impide la pérdida de material entre las células.
- urea Residuo nitrogenado soluble excretado por los mamíferos, la mayoría de los anfibios adultos, los tiburones, y algunos peces óseos marinos y tortugas; se produce en el hígado por un ciclo metabólico que combina el amoníaco con el dióxido de carbono.
- **uréter** Conducto que se extiende desde el riñón hasta la vejiga.
- uretra Tubo mediante el que se libera la orina del cuerpo, cercano a la vagina en las hembras, y a través del pene en los machos; también sirve en los machos como conducto de salida del sistema reproductor.
- **útero** Órgano femenino donde los óvulos son fertilizados y/o se produce el desarrollo de los hijos.
- utrículo Cámara detrás de la ventana oval que se abre en los tres conductos semicirculares.
- vacuna Variante inocua o derivado de un agente patógeno que estimula el sistema inmune de un huésped para generar defensas contra el agente patógeno.
- vacunación Véase inmunización.
- vacuola alimentaria Saco membranoso formado por fagocitosis.
- vacuola central Saco membranoso en una célula vegetal madura con diversas funciones en la reproducción, crecimiento y desarrollo.
- vacuola contráctil Saco membranoso que contribuye a remover el exceso de agua afuera de ciertas células.
- vagina Parte del sistema reproductor femenino entre el útero y la abertura externa; canal del parto en los mamíferos; se adapta además al pene del macho y recibe el semen durante la cópula.
- vaina de mielina En una neurona, una cubierta aislante de membrana celular formada por células de Schwann que es interrumpida por nodos de Ranvier, donde se produce la conducción saltatoria.
- vaina fascicular Cubierta protectora alrededor de la vena de una hoja, que consiste en una o más capas de células, generalmente parenquimatosas.
- valencia Capacidad de enlace de un átomo, generalmente igual al número de electrones no apareados en el orbital atómico más externo.
- válvula auriculoventricular (AV) Válvula en el corazón entre cada aurícula y ventrículo que impide el reflujo de la sangre cuando el ventrículo se contrae.
- válvula espiral Cresta en forma de tirabuzón que aumenta la superficie y prolonga el pasaje del alimento a lo largo de un tracto digestivo corto.
- válvula semilunar Válvula localizada en las dos salidas del corazón, donde la aorta sale del ventrículo izquierdo, y la arteria pulmonar sale del ventrículo derecho.
- variación geográfica Diferencias entre los acervos génicos de poblaciones separadas o subgrupos de población.
- variación neutral Diversidad genética que no confiere aparente ventaja selectiva.
- variación Diferencias entre los miembros de una misma especie.
- vasectomía Sección de ambos conductos defe-

- rentes para impedir que los espermatozoides entren en la uretra.
- vasocongestión Llenado de un tejido con sangre, causado por el aumento del flujo sanguíneo a través de las arterias de dicho tejido.
- vasodilatación Aumento del diámetro de las vasos sanguíneos superficiales desencadenado por señales nerviosas que relajan los músculos de las paredes de los vasos.
- vasos Pequeños conductos continuos que transportan agua, que se encuentran en el xilema de la mayoría de las angiospermas y en unas pocas plantas vasculares que no florecen.
- vasos rectos Sistema capilar que utiliza el asa de
- vasos sanguíneos Conjunto de tubos a través de los cuales se desplaza la sangre en todo del cuerpo.
- vector de clonación Agente utilizado para transferir DNA en ingeniería genética. Un plásmido que desplaza DNA recombinante desde un tubo de ensayo de regreso a una célula es un ejemplo de vector de clonación, como lo es también un virus que transfiere DNA recombinante mediante una infección.
- vector de expresión Vector de clonación que contiene el promotor procarionte requerido inmediatamente en dirección 5' de un sitio de restricción donde se puede insertar un gen eucarionte.
- vejiga Bolsa donde se almacena la orina antes de su eliminación.
- vejiga natatoria En los osteoictios acuáticos, un saco de aire que permite al animal controlar su flotabilidad en el agua.
- vellosidad 1) Proyección en forma de dedo de la superficie interna del intestino delgado.
 (2) Proyección en forma de dedo del corion de la placenta de los mamíferos. Un gran número de vellosidades aumenta el área de la superficie de estos órganos.
- vena (1) En los animales, un vaso que lleva la sangre de retorno al corazón. (2) En las plantas, un fascículo vascular en una hoja.
- vena porta hepática Largo canal circulatorio que transporta la sangre cargada de nutrientes desde el intestino delgado al hígado, que regula el contenido de nutrientes de la sangre.
- vena renal Vaso sanguíneo que drena la sangre del riñón
- ventaja heterocigótica Mayor éxito reproductivo de los individuos heterocigotas comparados con los homocigotas; tiende a preservar la variación en los acervos génicos.
- ventana oval En el oído de los vertebrados, una hendidura cubierta por una membrana en el hueso del cráneo, a través de la cual las ondas de sonido pasan del oído medio al oído interno
- ventana redonda Punto de contacto entre el estribo y la cóclea. Allí es donde las vibraciones del estribo crean una serie de ondas de presión que se desplazan en el líquido de la cóclea.
- **ventilación** Cualquier método que aumente el contacto entre el medio respiratorio y la superficie respiratoria.
- ventral Perteneciente a la parte inferior, o de más abajo, de un animal simétrico bilateralmente.

- ventrículo (1) Cámara cardíaca que bombea la sangre fuera del corazón. (2) Espacio en el cerebro de los vertebrados, lleno de líquido cefalorraquídeo.
- vénula Vaso que conduce la sangre desde el lecho capilar a una vena.
- vernalización Uso del tratamiento con frío para inducir a una planta a florecer.
- vertebrado Animal cordado con esqueleto: los mamíferos, reptiles (incluyendo las aves), anfibios, tiburones y rayas, peces con aleta radiada y peces con aleta lobuliladas.
- vesícula Saco delimitado por membranas dentro de la célula.
- vesícula biliar Órgano que almacena la bilis y la libera cuando se la necesita en el intestino delgado.
- vesícula de transporte Diminuto saco membranoso en el citoplasma de una célula que transporta moléculas producidas por la célula.
- vesícula seminal Glándula en los machos que segrega un componente líquido del semen durante el orgasmo que lubrica y nutre a los espermatozoides.
- vesícula sináptica Saco membranoso que contiene las moléculas neurotransmisoras en el extremo del axón presináptico.
- vestíbulo Cavidad delimitada por los labios menores; espacio en el cual desembocan el orificio uretral y la vagina.
- vía anabólica Vía metabólica que sintetiza una molécula compleja a partir de compuestos más simples.
- vía catabólica Vía metabólica que libera energía degradando moléculas complejas en moléculas más simples.
- vía de transducción de señales Mecanismo que vincula un estímulo mecánico o químico con una respuesta celular específica.
- vía metabólica Serie de reacciones químicas que producen una molécula compleja (vía anabólica) o degradan una molécula compleja en componentes más simples (vía catabólica).
- vida media o período de semidesintegración Cantidad de años que le toma a una muestra de un isótopo para decaer al 50%.
- viroide Agente patógeno vegetal compuesto de moléculas de RNA circular desnudo con una longitud de solamente algunos cientos de nucleótidos.
- virulento Término que describe a un agente patógeno contra el cual una planta tiene pocas defensas específicas.
- vitamina Molécula orgánica necesaria en la die-

- ta en muy pequeñas cantidades. Las vitaminas actúan primariamente como coenzimas o como partes de coenzimas.
- vitamina D Una de las vitaminas liposolubles. La forma activa funciona como una hormona, actuando junto con la hormona paratiroidea en el hueso y promoviendo la captación de calcio de los simentos en el intestino
- vitelo Nutrientes almacenados en un huevo. vivíparo Se refiere a un tipo de desarrollo por el
- cual los jóvenes nacen vivos luego de haber sido alimentados en el útero mediante la sangre de la placenta.
- volumen corriente Volumen de aire que un animal inhala y exhala con cada respiración.
- volumen residual Cantidad de aire que queda en los pulmones luego de una exhalación forzada.
- volumen sistólico Cantidad de sangre bombeada por el ventrículo izquierdo en cada contracción.
- vórtice de extinción o efecto vórtice Espiral descendente de una población en la que la retroalimentación positiva de cruzamiento y la deriva genética ocasiona la disminución de una pequeña población y, a menos que sea revertida, la extinción.
- vulva Término colectivo para los genitales externos femeninos.
- xerófita Planta adaptada a un clima árido.
- xilema Tejido vascular vegetal que consiste principalmente en células tubulares muertas que conducen la mayor parte del agua y los minerales en dirección ascendente, desde las raíces hacia el resto de la planta.
- yema axilar Estructura que tiene el potencial de formar un brote lateral, o rama. La yema aparece en el ángulo formado por una hoja y el tallo.
- yema terminal Tejido embrionario en el extremo de un brote, constituido por hojas en desarrollo y series compactas de nudos e internudos.
- yemas (papilas) gustativas Colecciones de células epiteliales modificadas que están dispersas en varias áreas de la lengua y la boca y que son receptores del gusto en los huma-
- **yunque** El segundo de los tres huesecillos del oído medio.
- zigomiceto Miembro del filo de hongos Zygomycota, caracterizado por formar una estructura resistente denominada zigosporangio durante la reproducción sexual.

- zigosporangio En los hongos zigomicetos, una estrucutra resistente multinucleada en la que se produce la cariogamia y la meiosis.
- zona afótica Parte del océano más profunda que la zona fótica, donde la luz ya no penetra lo suficiente como para que se produzca la fotosíntesis.
- zona béntica Piso del océano.
- **zona béntica** Superficie inferior de un ambiente acuático.
- zona de actividad polarizante (ZAP) Región organizadora del esbozo de las extremidades que consiste en un bloque de mesodermo localizado donde la cara parte posterior del esbozo está adherida al cuerpo.
- zona de división celular Zona de crecimiento primario en las raíces que consiste en el meristema apical de la raíz y sus derivados. En esta región se producen nuevas células de la raíz
- zona de elongación Zona de crecimiento primario en las raíces donde se elongan nuevas células, a veces hasta diez veces su longitud original.
- zona de maduración Zona de crecimiento primario en las raíces donde las células completan su diferenciación y se hacen funcionalmente maduras.
- **zona fótica** La estrecha capa superior del océano, donde la luz ingresa suficientemente como para que se produzca la fotosíntesis.
- zona intermareal Zona de poca profundidad del océano donde la tierra se encuentra con el agua.
- zona limnética En un lago, las superficies de aguas abiertas bien iluminadas alejadas de la costa.
- **zona litoral** En un lago, las aguas superficiales bien iluminadas cercanas a la costa.
- zona nerítica Región de poca profundidad del océano que se superpone a la plataforma continental.
- zona océanica Región de agua que yace sobre las áreas profundas más allá de la plataforma continental.
- zona pelágica Área del océano más alla de la plataforma continental, con áreas de aguas abiertas que con frecuencia alcanzan muy grandes profundidades.
- zona pelúcida Matriz extracelular del óvulo de los mamíferos.
- **zoospora** Espora flagelada que se produce en los hongos quitridios.

Índice analítico

NOTA: los números de página en negrita indican aquellas en las que los términos están en negrita y definidos; la f a continuación de un número de página indica figura y la c, remite a un cuadro.

Abejas, 22f, 661

anatomía reproductiva, 969f

aprendizaje, 1117

como polinizadoras, 604f

cucú, 1162f

mapas cognitivos, 1116

termorregulación, 836

Abeto de Douglas (Pseudotsuga menziesii), 595f Aborto, 983

Absorción, 853

como modalidad nutricional de los hongos,

de agua y minerales en las raíces de las plantas, 744, 745f, 746

en el intestino delgado, 859

en el procesamiento del alimento animal, 853,

Abundancia relativa de especies en comunidades,

Acacia koa, cambio de fase en el sistema de brote,

Acanthostega, 684f

Acantocéfalos (gusanos de cabeza espinosa), 640f Ácaros, 659f

del polvo, 659f

Accidente cerebrovascular, 883

Acelomados, 631

Aceptor primario de electrones, 189

Acervo génico, 455 barreras reproductivas y aislamiento, 473, 474

frecuencias de alelos en, 455

mutaciones y recombinación sexual como causa de cambio en, 459

selección natural, variación genética y flujo de genes como causa de cambio en, 460

Acetilcolina como neurotransmisor, 1024

Achillea (milenrama), 464f

Ácidos(s), 53, Véanse también los tipos específi-

Ácido abscísico, 798

dormancia de la semilla, 798, 799f

Ácido acético, 64

Ácido carbónico, 54, 55

Ácido clorhídrico, 53, 54

Ácido crasuláceo, metabolismo, 197

Ácido desoxirribonucleico, 88, Véase DNA (ácido desoxirribonucleico)

Ácido gamma aminobutírico (GABA), 1025

Ácido glutámico, 149

Ácido graso insaturado, 75

Acido graso saturado, 75

Ácido indolacético (AIA), 793, Véase también Auxina

Ácido láctico, fermentación, 175

Ácido lisérgico (LSD), 622

Ácido salicílico, 815

Ácido úrico como desecho nitrogenado, 927f,

Ácidos carboxílicos, 64

Ácidos grasos, 75

digestión, 861f

esenciales en la dieta, 850, 850

saturados e insaturados, 75f, 76

Ácidos nucleicos, 86, Véase también DNA (ácido desoxirribonucleico); RNA (ácido ribonucleico)

componentes, 87f

digestión de, 859f

estructura, 87f, 88

funciones, 86

como polímero de nucleótidos, 87, Véase también Nucleótido(s)

transmisión de la información hereditaria, 293

Aclimatación, 839

Acomodación de la visión, 1059

Acondroplasia (enanismo), 267

Acrosoma, 975, 988, 989f

Actina, 116

citocinesis, 226

contracción muscular, 117f, 1068f

microfilamentos, motilidad, 116, 117f, 118

segmentación celular, 226

Actinopterigios (peces con aletas radiadas), 683 Activación de proteasas, 859f

Activador, 356, 365

expresión génica en los eucariontes y papel del, 365, 366f

expresión génica en los procariontes y papel del, 356

del plasminógeno tisular, 380, 404

Acuaporinas, 130, 131, 133, 742

descubrimiento y función según P. Agre, 92

transporte de agua y, 742

Acuario como ecosistema, 1184f

Adaptación evolutiva, 16, 438, Véase también Selección natural

camuflaje, 446f

Darwin, Charles, teoría de la selección natural, 16, 442, 444

procariontes, 537

propiedad de la vida, 3f Adaptación inducida, enzima-sustrato, 153f, 153

Adaptación sensorial, 1047 Adenina, 88

estructura del DNA y, 296f, 297f, 298f Adenohipófisis (hipófisis anterior), 949c, 950, 951f, 952

Adenovirus, estructura, 336f

Adhesión, 49

en el ascenso de la savia del xilema, 748f

transporte de agua en las plantas, 48f

efectos sobre los sistemas cardiovascular y respiratorio, 957

Adrenocorticotrofina (ACTH), 951

Aerobios obligados, 539

Afganistán, estructura de la población según edad, 1154f

Aflatoxinas, 622

África

alelos del paludismo, 466f

poblaciones de elefantes en el Parque Nacional Kruger, 1144f

especiación de peces cíclidos en el Lago Victoria, 479, 480f

orígenes del hombre en, 705

Afroamericanos, rasgos de la anemia drepanocítica en, 267

Agave, rasgos de historia de vida reproductiva, 1141f

Agente oxidante, 161

Agente reductor, 161

Aglaophyton major, 584f

Aglutinación de patógenos, 913 Agre, Peter, 130

acuaporinas y biología celular, 92

angiospermas y, 605, 771

Arabidopsis, estudios aplicados a, 711

conservación y sustentabilidad del suelo, 761

fijación simbiótica de nitrógeno, 766

hidropónica, 757f

impacto en los ecosistemas de agua dulce, 1200

micorrizas y, 767 sustentable, 760, 762

tecnología del DNA aplicada en, 406

Agrobacterium, 390, 542f

Agrobacterium tumefaciens, plásmido Ti de, 406,

Agróstide (Agrostis tenuis), 454f

Agrostis tenuis (agróstide), 454f

Agrupamiento monofilético, 498

Agrupamiento parafilético, 498 Agrupamiento polifilético, 498

Agua aislamiento de organismos, por el hielo flotante, 50, 51f

calor específico, 49

clima y efecto sobre los organismos, 1087,

1090f cohesión y adhesión, 48

como clave para toda la vida, 47

como factor abiótico, 1086

como solvente de la vida, 51

disociación molecular y condiciones

ácido/base, 53

enlaces covalentes, 40f forma molecular, 43f

huella ecológica de los seres humanos y uso excesivo, 1156

puentes de hidrógeno, 48f

puentes de hidrógeno y polaridad, 47

regulación de la temperatura, 49

riqueza de especies, energía, 1176f Águila filipina, 1211f

Ahrens, Mitchell, 1113

Aislamiento conductual como barrera reproductiva precigótica, 474f

del cuerpo animal, y termorregulación, 834,

de masas de agua por hielo flotante, 50, 51f mecánico como barrera reproductiva precigó-

tica, 474f reproductivo, 473

barreras reproductivas y, 474

en poblaciones divergentes de Drosophila,

Aislamiento (Cont.)

- temporal como barrera reproductiva precigóti-

Ajolote, 485f

Álamos temblones, reproducción asexual, 781f Alantoides, 688

- aves, 692f

insectos, 661

Alaska, retirada glacial y sucesión ecológica, 1174f, 1175f

Albatros, 926f

de Laysan, 693f

de Salvin (Diomeda canta salvini), 922f

regulación de la expresión génica para la síntesis, 367f

Albura, 727

Alcaptonuria, 310

Alces, conductas de apareamiento, 1124f, 1150f

Alcoholes, 64 Aldehídos, 64 Aldosas, 70f

Aldosterona, 937

Alelo(s), 254, Véanse también Genes, Trastornos genéticos

codominantes, 260

como forma alternativa del gen, 253, 255f

dominancia completa, 260

dominancia incompleta, 260, 261f

dominantes, 254

dominancia completa, 260

dominancia incompleta, 260, 261f

fenotipo, 261

frecuencia, 261

trastornos genéticos, 267

eliminación por el efecto cuello de botella, 461

espectro de dominancia, 260

f, 430

fertilización y segregación, como evento azaro-so, 259f

frecuencia de, en las poblaciones, 455

frecuencia del dominante, 261

ley de segregación, 253, 275f

ley de la distribución independiente, 256, 275, 275f

microevolución y cambio en las frecuencias, 454

múltiples, 262

recesivos, 254

ligados al sexo, 283

relación entre fenotipo y dominancia, 261

selección natural y cambios en la frecuencia, 460, 462

Alergenos, 916

Alergias

liberación de histamina, 901, 916

mastocitos, IgE, 916, 917f

shock anafiláctico, 916

Aletas lobuladas (Sarcopterygii), 683

Alevria avrantia, 616f

Alfombra marina (Membranipora membranacea), 649f

Algas, Véanse también los tipos específicos

alternancia de generaciones, 242

ciclos vitales, 242f, 562f, 569f diatomeas (bacilariofitas), 559

doradas (crisofitas), 560, 560

endosimbiosis secundaria y diversidad, 551

fotosíntesis en, 560

hongos y líquenes, 621

Algas marinas

alternancia de las generaciones en el ciclo vital, 561, 562f

como alimento de los seres humanos, 561f

distribución, afectación por la alimentación de los erizos de mar, 1085, 1086f

pardas (feofitas), 560

rojas, 567

alternancia de generaciones en, 561 estructura, 560, 561f

usos, 561

Algas rojas (rodofitas), 550%, 561f, 567, 575f

Algas verdes, 550f, **567**- ciclo de vida de *Chlamydomonas*, 569f

coloniales y multicelulares, 568f

evolución de las plantas verdes a partir de,

líquenes y, 621

Alimentación

forrajeo, costes energéticos y beneficios, 1122, 1123f

líquido, 845f

mineralización ósea y mecanismos de, 679

seudópodos, 563, 564f

en suspensión, 845f

sustrato, 845f

volumen, 845f

Alimentos

algas, 561f

angiospermas, 605

biotecnología vegetal y aumento del suminis-

catabolismo, en la respiración celular, 161

combustible y nutrición en animales, 828,

desequilibrio calórico, 846

energía en los distintos niveles tróficos, 1193f

fotosíntesis, conversión de energía lumínica en energía química, 182

funciones, 177

hongos, como descomponedores, 622, 623

hongos en la producción de, 623

organismos genéticamente modificados, 407

procesamiento en animales, 853

Allee, W. C., 1146

Almejas, 639f, 652 anatomía, 652f

Almendras, 605

Almidón, 71

almacenamiento en plantas, 71, 72f

estructura comparada con la celulosa, 73f

- formas, amilosa y amilopectina, 71 Alolactosa, 355, 356

Alondra de los prados, similitud entre dos especies de, 473f

Alopoliploidía, 478, 479f, 480

Alternancia de generaciones, 242, 561, 576

en las plantas, 242f, 576f

en los protistas, 242f, 561

heteromórfica e isomórfica, 562

Altman, Sidney, 515

Altramuz, inflorescencia, 773f

Altruismo, 1128

aptitud inclusiva, 1129

recíproco, 1130 regla de Hamilton y selección por parentesco, 1130

Álvarez, Walter y Luis, 520

Alveolados (Alveolata), 555

apicomplexos, 555 dinoflaglelados, 555

ciliados, 556

Alvéolos, 555f, 887 Ambientalismo, 1083

Ambiente, Véase también Biosfera, Tierra

agua y adaptabilidad del, 47

cáncer, factores causantes, 370, Véase también

capacidad de carga, 1145, 1155

- comportamiento animal, influencia ambiental y genética, 1113

deshechos nitrogenados en animales, 928

impacto sobre el fenotipo, 264

organismos, interacción con, 27f, Véase también Ecología

regulación del medio interno en animales, 831

social, influencia en el comportamiento agresivo, 1114

vías de transducción de señales en la respuesta vegetal, 788

virus emergentes ligados a cambios, 344 Amborella trichopoda, 602f

Amebas, 563

- intercambio con el ambiente y estructura corporal, 821f

movimiento, 117f, 118

nutrición por fagocitosis, 564f

Amebocitos, 642

Amebozoos, 564

- entamoebas, 564

gimnamebas, 564

hongos mucilaginosos, 564

Amígdala, 1034, 1035f Amilasa salival, 856

β-amiloide, 1040

Amilopectina, 71, 72f Amiloplastos, 110

Amilosa, 72f Aminas, 65

Aminas biógenas como neurotransmisores, 1024c

Aminoácidos, 78, Véase también Proteínas

como neurotransmisores, 1024c, 1025 como nutrientes esenciales, 849

de las proteínas, 79f

esenciales, 849 en la dieta vegetariana, 850f

monómeros, 78 polímeros, 80

secuencia en los polipéptidos, 80

tripletes, código de, 312

unión específica al tRNA, 321f

- veinte, de las proteínas, 79f Aminoacil-tRNA sintetasa, **321**

Ammospermophilus harrisi (ardilla antílope de Harris), 477f

Ammospermophilus leucurus (ardilla antílope de cola blanca), 477f

Amniocentesis, 269, 270f

Amnios, 1000 Amniotas, 687, 999

adaptaciones del desarrollo, 998

aves como, 691 caracteres derivados, 688

filogenia, 687f mamíferos, 694

primitivos, 688

reptiles, 688 Amoeba sp., 564f

Amoníaco, 927

como desecho nitrogenado, 927

iones hidrógeno y, 54

AMP cíclico, 210, 356 segundo mensajero, 210f, 211f, 1056

Amplificación de la energía de los estímulos sensoriales,

1046

- de los genes, 371 de las señales celulares, 214

del DNA, 391

Anabaena, 539

Anabolismo y vías anabólicas, 142, 177

productos de la glucólisis y del ciclo del ácido cítrico, 177

síntesis proteica, 309

Anaerobios facultativos, 176, 539

Anaerobios obligados, 539 Anafase

de la meiosis, 244f, 245f

- de la mitosis, **221**, 223f, 225f, 226f Anagénesis como patrón evolutivo, 472f Análisis de la viabilidad poblacional, 1216

Analogía versus homología, 493 principio de parsimonia, 504f Anatomía y fisiología animal, 820 - bioenergética, 828

como factor intrínseco limitante de la densidad de población, 1150

estructura y función de los tejidos, 823 evidencia de la evolución en homologías de,

forma y función, 17f, 820 organización de los tejidos, 630

plan corporal, 630

restricciones físicas y ambientales, 820

Anclaje, 561f

Andarríos (Calidris mauri), 1110f

Andrógenos, 958 Anélidos (Annelida), 640f, 653

celomados, 631

clases del filo, 653c

esqueleto hidrostático, 1063, 1064f

Hirudinea (sanguijuelas), 655f

Oligochaeta (gusanos terrestres), 654f

Polychaeta (poliquetos), 655

Anemia, 881

Anémonas marinas (Anthopleura elegantissima), 644f

reproducción asexual, 965f

Aneuploidía, 285

- de los cromosomas sexuales, 287 Anfibios (Amphibia), **685**

adaptaciones renales, 939f

adaptaciones fenales, 9.991 audición y equilibrio, 1053 cadherinas y formación de la blástula, 1003f color de piel de la rana, 946 desechos nitrogenados, 927f, 928

ejes corporales, 992, 993f, 1004

gastrulación, 995, 996f mapa de destino del embrión, 1004f

metamorfosis, 686f

órdenes de, 685f

organogénesis, 997f

reproducción, 967f

respiración, 888

segmentación en el embrión, 992, 993f

sistema circulatorio, 870f, 871 sistema de línea lateral, 680, 1054

termorregulación, 833, 837, 838

Angina de pecho, 883 Angiospermas, 579, 598

agricultura y, 605, 771 basales, 602, **602**

características, 598

ciclo vital, 599, 600, 600f

dicotiledóneas y monocotiledóneas, 602, 780f

diversidad, 602

estructura corporal, 713f, Véase también Estructura vegetal evolución, 601

filogenia, 602f

flor, 598f, Véase también Flor

flujo de presión como mecanismo de translocación, 753f

fósiles, 601

fruto, 598, 599f, 778, 779f

hojas, y clasificación de las, 716f reproducción sexual, 600f, 772f

semilla, 593, Véase también Semilla

translocación en, 753f

vínculos evolutivos entre los animales y, 604

Angiotensina II, función renal y osmorregulación,

Anhidrobiosis, 925

Anillo de hadas, 618f Animales, 626

acuáticos, Véase también Peces

desechos nitrogenados de, 927f intercambio gaseoso y agallas en, 884, 885f, 886f

osmorregulación, 9231, 924

plan corporal y natación, 821f sistema de línea lateral en selectos, 680,

termorregulación, 833, 834f, 835, 836f, 837f

bioenergética, 828

ciclo de la vida sexual, 242f

clonación, 416

cognición, 1117

colonización de la tierra, 527

cuerpo, 630

de agua dulce, osmorregulación, 924

definiciones y características, 626

especiación poliploide, 479f

estenohalinos, 923

eurihalinos, 923

evolución, 628

excreción, 927

explosión cámbrica y biodiversidad, 526, 527f, 629

farmacéuticos, 406f

filogenia y diversidad, 633

poliploidía, 286f

transgénicos, 406, 406

tripoblásticos, 631f

vínculos evolutivos entre las angiospermas y,

virus de, Véase Virus animales

Anión, 41

cotransporte, 740f

Anís estrellado (Illicium floridanum), 602f

Antera, flor, 598, 772, 774

Anteridios, 577 Antibióticos, 343

acción sobre las paredes celulares, 535

acción sobre los ribosomas de los procarion-

como inhibidores enzimáticos, 155

producción en esponjas, 643

producción fúngica, 623f

resistencia bacteriana y plásmidos R, 351

Anticoncepción, 982

mecanismos, 982f

Anticonceptivos orales, 983

Anticuerpos, 912f

inmunoglobulinas como clases de, 880

de membrana (inmunoglobulinas de membra-

monoclonales, 913, 913

policionales, 912

Antígeno(s), 903

desarrollo de los linfocitos y, 905

eliminación mediada por anticuerpos, 913f

epítopo, 903

receptores de células B de, 903

receptores de células T y papel del CMH, 904f reconocimiento por los linfocitos, 903

respuesta de las células B al, 910

respuesta de las células T citotóxicas al, 910,

respuesta de las células T helper al, 909 selección clonal de linfocitos en respuesta a, 907

sitio de unión, 903f

Antílope, sistema respiratorio, 894

Antioxidantes, 188

Antocerofitas, 582f

Antozoos (anémonas de mar, corales), 644f, 645

Antropoides (Anthropoidea), 697

Anuales, plantas, 720

Anuros (ranas, sapos), 685

Aparato de Weber, 1054

Aparato yuxtaglomerular, 937

Apareamiento

conductas de cortejo y, en Drosophila, 436

elección de la pareja y, 1123

influencias genéticas en, 1112 monogámico, 1123, 1124f

parientes cercanos, y trastornos genéticos, 267 poligámico, 1123, 1124f

respuesta sexual humana y, 972

APC (poliposis adenomatosa colónica), gen supresor de tumores, 373f, 374

Apéndice, 862

Apicomplexos, 555, 556f Aplicaciones comerciales/usos

de las angiospermas, 605

de los hongos, 623 Aplysia californica, bases celulares del aprendizaje

en, 1036f Ápodos (cecilias), 685f, 686

Apomixis, 781

Apoplasto, 743

Apoptosis (muerte celular programada), 427, 800, 902

cáncer y fracaso de la, 373

células natural killer y, 902

células T citotóxicas y, 911f desarrollo de la pata del ratón y efectos de la,

429f en los glóbulos blancos del hombre, 428f

en las plantas, 800 fundamentos moleculares, 428f

Aprendizaje, 1114

asociativo, 1116

del canto de las ayes, 1118 cognitivo, resolución de problemas y, 1117

copia de la elección de pareja, 1131f

espacial, 1115, 1115

habituación como, 1115

impronta genómica como, 1108, 1109f

interacciones genéticas y ambientales en, 1118

de las llamadas de alarma, 1131

mapas cognitivos y, 1116 mecanismos celulares del, 1036, 1037f

memoria y, 1035

sensibilización como, simple, 1036f

social, 1131

Aptitud, 464

evolutiva, 464

inclusiva, altruismo y, 1129

relativa, 464 -Arabidopsis thaliana, 728

como organismo modelo, 413f

floración normal y anormal, 734f

genes homeocaja en, 432

genoma, 400, 729f mutante *gnom* y polaridad axial de, 732f

mutantes fass y crecimiento de, 730, 731f

mutantes del reloj, 805 Raikhel N., sobre biología de sistemas y estu-

dio de, 710

respuestas a la luz y fotorreceptores, 802, 804

tigmomorfogénesis, 809f transporte de auxina en, 795f

triple respuesta al etileno en, 800f Arácnidos (escorpiones, arañas, ácaros), 641f,

658, 659f Arañas, 658

- anatomía, 659f

- tejedora de embudo (Agelenopsis aperta), comportamiento alimenticio y agresivo de, 1119, 1119f

Araschnia levana (mariposas mapa), 462f Árbol genealógico, 17, 265, 491, 507, Véase también Biodiversidad

condiciones de la Tierra primitiva y orígenes de la vida, 513

continuidad vital en la tierra, 512

homología, 449, 450f

nueva información y comprensión, 529

origen de los eucariontes, 523

registro de fósiles como crónica de la vida, 517

Árbol ultramétrico, 500

Árbol(es), Véase también Selva tropical - álamo, 781f

anatomía del tronco, 727f

aplicación de la hipótesis individualista de las comunidades, 1179f

bonsai, 441f

castaño americano, 1168

efecto del cambio climático en el haya americana, 1092f

efecto de los vientos, 1087f

energía, agua y riqueza de especies en América del Norte, 1176f

madera, 605, 727

mutualismo entre las hormigas y la acacia, 1164f

Árboles filogenéticos, 496, 497

de amniotas, 687f

de angiospermas, 602f

de animales, 633, 634f, 635f, 638f

cladogramas, cladística, 497

de cordados, 672f

diversidad biológica, 530 de eucariontes, 552f

como hipótesis, 501

de hongos, 613f

de mamíferos, 698f

máxima parsimonia, máxima similitud y, 499,

de pinzones de las Galápagos, 18f

de vegetales, 579f

de procariontes, 540f

Archaea (dominio), 13, 14f, 98, 507, 534, Véase también Procariontes

comparación con Bacteria y Eukarya, 541c

Archaefructus liaoningensis, 601f Archaefructus sinensis, 601f

Archaeopteris, 596f

Archaeopteryx fósil, 693f

Arcosaurios, 689

Ardillas

antílope (Ammospermophilus sp.), especiación alopátrica, 477f

- especiación alopátrica, 477f de Belding (*Spermophilus beldingi*)

comportamiento altruista, 1128

curvas de supervivencia, 1140f inmigración, 1151

ciclo vital, 1139c

comportamiento altruista, 1130f

hibernación y termorregulación, 840f

influencia de la luz en los relojes biológicos, 1030, 1031f

tabla de reproducción, 1141c

voladora del Norte (Glaucomys sabrinus), 1031f

voladoras, 450, 450f

Ardipithecus ramidus, 703

Área de Broca, cerebro, 1034, 1035 Área de Wernicke, cerebro, 1034, 1035

Áreas de asociación, 1032

biosíntesis, 311f

recombinación genética de la síntesis bacteriana, 347f

Arginina-vasopresina, 1113 Argyroxiphium sandwicense, 481f

Aristóteles, 439, 756

Armas, 546

Arnold, Stevan, 1118

Arquegonio, 577 Arrecife de coral, 1097

algas, 567f

Arrendajos azules, estudio de los efectos de la selección en las poblaciones de América del Norte, 467f

Arroyos y ríos, 1095

restauración de proyectos, 1227f, 1228f

Arroz (Oryza sativa), 475f, 802

transgénico, 784, 785f

como característica humana, 706f

paleolítico en Lascaux, Francia, 1230f

Arterias, 869

enfermedades y obstrucciones, 883f estructura y función, 874, 875f

intercambiador de calor contracorriente, 836f

renales, 931, 932f

- velocidad del flujo sanguíneo, 875f Arteriolas, **869**, 875f

aferente, 932

eferente, 932

Arthrobotrys, hongo, 610f Articulaciones, 1065f

- esférica, 1065f

- en pivote, 1065f

Artritis reumatoide, 917f

Artrópodos (Arthropoda), 640f, 656

características, 656

crustáceos (langostas, cangrejos), 657f, 658c, 664

exoesqueleto, 74f, 657f, 1064

hexápodos (insectos), 658c

miriápodos (milpiés, ciempiés), 658c

queliceriformes (arañas, ácaros), 658, 659f

sistema circulatorio, 657

sistema nervioso, 1012f

subfilo de, 658c

Asa de Henle, 931, 932f

ramas descendente y ascendente del, 934

Ascocarpos, 616

Ascomicetos (Ascomycota), 616

- ciclo vital, 617f

como patógenos, 622

ejemplos, 616f

Ascos, 616

Aspergillus, moho, 622, 623 Áster (microtúbulo), 221, 222f

Asteroide, extinciones masiva e indicaciones,

Asteroidea (estrellas de mar), 666c, 667f

Astrocitos, 1015

Aterosclerosis, 76, 883

Athyrium filix femina, helecho damisela, 587f Atmósfera

- circulación global de aire y vientos, 1089f

compuestos orgánicos y Tierra primitiva, 59f, 513

concentraciones de dióxido de carbono, 1203

disminución del ozono, 1025

efecto invernadero y calentamiento global, 1204

orígenes del oxígeno, 522

Átomos, 34

configuración electrónica y propiedades químicas, 37

enlaces químicos, 39

isótopos, 35

niveles de energía de los electrones, 36

número y masa, 34

orbitales electrónicos, 37f, 38

partículas subatómicas, 34

seguimiento, a través de la fotosíntesis, 183, 184f

transferencia electrónica entre, y formación de iones, 41f

valencia, 40

ATP (adenosina trifosfato), 66

acoplamiento energético mediante la hidrólisis del, 149f

bioenergética, 828, 844, 846

ciclo del ácido cítrico y síntesis de, 168

ciclo de Calvin y conversión del dióxido de carbono en glucosa utilizando, 193

estructura, 148, 148f

fermentación y producción de, 174

fosforilación oxidativa y síntesis de, 164, 170 glucólisis y síntesis de, 165 hidrólisis de, 148f, 149

nutrición animal, 844, 846 reacciones luminosas fotosintéticas y síntesis de, 184, 185f, 190, 193

regeneración de, 150 regulación alostérica de enzimas y papel del, 156

respiración celular y síntesis de, 173f

tasa metabólica y, 830

trabajo celular impulsado por, 149f

transporte activo y, 134

vías catabólicas y, 161

ATP sintasa, 171 síntesis de ATP en la respiración celular, 171 Atún, 821f

amarillo (Thunnus albacores), 683f

rojo o de aleta azul del norte (Thunnus thynnus), 939f, 1214f

termorregulación, 837f Aurelia sp., transporte interno en, 868f

Aurícula, corazón, 870 Australia canguros rojos, distribución y abundancia en,

1081f

marsupiales y monotremas de, 695, 696f Australopithecus afarensis, 703, 704f Australopithecus africanus, 703

Australopithecus anamensis, 702

Autofagia, 107

- lisosomas y, 107f Autopoliploidía, 478

Autosomas, 240

Autótrofos, 181, 538, 539c

Auxina, 794

como herbicidas, 795

crecimiento del fruto, 797

crecimiento secundario de las plantas, 796 elongación celular, crecimiento de la planta y,

793, 793f, 794, 795f formación de la raíz lateral y adventicia, 795

transporte polar de, 794, 795f Avery, Oswald, estudios del DNA, 294

Aves, 691

adaptaciones renales en las, 939f aprendizaje y resolución de problemas, 1117

caracteres derivados de, 691

conductas de cortejo, 1106f cuidados parentales, 1142f curvas especies-área en la cría norteamericana,

1177f desarrollo de los miembros, 1007f

desechos nitrogenados, 927f, 928

digestión en las, 854f, 863

excreción de sal en las aves marinas, 926f

fósiles, 693f gastrulación en el embrión de las, 995, 997f

huesos de las, 483

impronta en los gansos salvajes, 1108, 1109f

intercambiador de calor contracorriente, 836f

- migración de las, 1106, 1109f, 1110
- organogénesis, 998f
- origen, 692
- pies, 694f
- plumas y alas, 692f
- polinizadoras, 604f
- segmentación en el embrión de las, 992, 993f
- sistema circulatorio, 870f, 871
- sistema respiratorio y respiración de las, 889f
- termorregulación, 833, 836f, 838
- visión, 1060
- vivientes, 168
- vuelo, 148, 483

Avispa

- cavadora, ubicación del nido, 1115f
- chaqueta amarilla, 1162f
- de mar (Chironex fleckeri), 644f
- parasitoide, 813f

Avispero, avispas loderas y comportamiento para localización, 1115f

Axelrod, Robert, 1130

Axones, 1014

- conducción de potenciales de acción, 1020f, 1021
- mielinizados, 1015f
- migración de vesículas a los extremos de la neurona, 112f
- señales moleculares que dirigen el crecimiento del desarrollo, 1038f

Azúcares

- ciclo de Calvin, 193
- como componente de los ácidos nucleicos, 87f, 88
- conducción, floema, 719f, 752
- disacáridos, 70, 71f
- monosacáridos, 70f, Véase también Glucosa
- polisacáridos, 71

Gasterópodos, 651, 1119f

, 651f, de mar

Bacilariofitos (diatomeas), 559

Bacillus coagulans, 98f

Bacillus thuringiensis, 784

Bacteria (dominio), 13, 14f, 98, 507f, 521, 534, 541c

Bacterias, Véase también Procariontes; Célula procariótica

- acción de los antibióticos, 535
- acoplamiento de la traducción y transcripción, 328f
- causantes de úlcera, 858f
- como descomponedores, 544, 1186
- comparación con Archaea y Eukarya, 541c
- elementos genéticos transponibles en, 351
- estructura, 98f
- expresión génica en, regulación, 352 fermentación alcohólica por, 175
- fijación de nitrógeno, 763f, 764, **764** fisión binaria en, 226, 227f, 346, 537
- fotosíntesis en, 184
- genoma, 346, 374, 537
- grupos principales, 542
- metabolismo y nutrición, 538
- motilidad, 536, 536f
- paredes celulares, 535
- recombinación genética en, 346
- regulación de las vías metabólicas en, 352
- replicación del DNA en, 300
- reproducción y adaptación, 537
- resistencia a los antibióticos, 535
- sistemas de expresión, 390 tamaño, 98, 335f
- transformación del DNA en los experimentos de F. Griffith, 294

Bacteriófagos (fagos), 294, 336

- bacteria infectada por un virus, 295f
- ciclos reproductivos (lítico y lisogénico), 337, 338f, 339f
- como vector de clonación, 388
- experimento de Hershey y Chase sobre infección bacteriana, 294, 295f, 296
- fago λ, 338, 339f
- genoteca, 389f
- profago, 339, 349
- recombinación genética mediante transducción bacteriana debida a, 348
- T2, infección por E. coli, 294, 295f
- T4, 334f, 336f, 338f
- templados, 338, 349

Bacteriorrodopsina, estructura de la proteína transmembrana en, 128f

Bacteroides, 764

en las raíces de la soja, 765f

Bacteroides thetaiotaomicron, 545 Báculo, 972

- Ballenas
- alimentación en suspensión, 845f
- azul, tamaño, 671
- grasa, 835
- plan corporal, 822
- recepción electromagnética en la beluga, 1049f

Banda A, músculo, 1066, 1067f

Banda de Caspary, **745** Banda I muscular, 1066, 1067f

Banda preprofásica, 730

Bandicut, 696

Barrenillos del maíz europeo, 1085

Barrera hematoencefálica, 1015

Barreras geográficas, especiación con y sin, 476

Barreras postcigóticas, 473, 475f

Barreras precigóticas, 473, 474f

Barreras reproductivas, 474 Bases cromosómicas de la herencia, 274

- alteraciones cromosómicas y trastornos genéticos, 285
- comportamiento de los cromosomas y herencia según Mendel, 274
- genes ligados, 277
- genes ligados al sexo, 282
- localización de los genes en los cromosomas, 274
- patrones hereditarios seleccionados como excepciones a la teoría de las, 288
- Bases moleculares de la herencia, 293 corrección y reparación del DNA, 305
- DNA como material genético, evidencia para, 293
- extremos replicativos de moléculas de DNA, 306
- modelo estructural del DNA, proceso científico de construcción, 296
- replicación de DNA, 299f, 300f
 apareamiento de bases a cadenas molde, 299f, 300f
- modelos, 299f, 300f
- pasos, 300
- proteínas asistentes, 303, 304c resúmen de, en bacterias, 304f

Bases nitrogenadas

- apareamiento de, y estructura del DNA, 87f, 296, 297f, 298f
- apareamiento de, y replicaciones del DNA, 87
- código genético y tripletes de, 312
- estructura de los ácidos nucleicos y, 87f, 88
- estructura de la cadena de DNA y, 296f familias de purina y pirimidina, 88, 298 inserciones y deleciones de pares de base,
- 329, 330f reglas de Chargaff sobre el apareamiento de, 296, 298, 313f

- secuencias, Véase Secuencias de DNA,
- sustituciones de pares de base, 328, 329f
- tambaleo en el apareamiento de, 322

Basidio, 618

Basidiocarpos, 618

Basidiomicetos (Basidiomycota), 618

ciclo vital, 619f

Basófilos, 880f, 881

Bastones, células del ojo, 1059

- estructura y absorción de la luz, 1060f producción del potencial receptor, 1061f

Bates, Henry, 22

Bdellovibrio, bacteria, 542f

Beadle, George, hipótesis un gen-una enzima, 310, 311f

Beagle, viaje de Charles Darwin, 441, 442f

Beijerinck, Martinus, 335

Bejínes, 618f Béntica marina, zona, 1097 Bentos, 1093

Benzer, Seymour, 1116

Bernard, Claude, 831 Berthold, Peter, 1110, 1121

Bertness, Mark, 1170

Berzelius Jons Jakob, 59

Bester-Meredith, Janet, 1114

Bicapa fosfolipídica, 125f permeabilidad de la, 130

Bicarbonato

ion (HCO₃), 55

Bifenilos policlorados, amplificación biológica en la cadena alimentaria, 1202f

Bilaterios, **633**, 646

Bilis, 858

Biodiversidad, 12, Véase también Árbol genealógi-

- actividades humanas y amenazas a, 1211
- amenazas, 606, 1211
- áreas críticas (hot spots) de, 1222 bienestar humano dependiente de la, 1211
- como tema biológico, 27f conservación de la, Véase Biología de la conser-
- vación
- en comunidades, 1165, 1175
- extinciones masivas de, 518f, 520 reservas y parques naturales para la protección
- de la, 1222
- tres niveles de, 1210f unidad en, 14, 15f
- Bioenergética, 142, 828
- actividad enzimática y, 150 ATP y trabajo celular, 148, 828, Véase tam-
- bién ATP (adenosina trifosfato)
 - en el cuerpo animal, 828, 844
- energía libre, 145
- formas de la energía y, 142 glucosa y, 958
- homeostasis y, Véase Homeostasis
- hormonas tiroideas y, 953
- intercambio gaseoso y, 884f leyes de transformación de energía (termodi-
- námica), 143
- presupuestos energéticos y, 830
- tasa metabólica y, 828, 829 vías metabólicas y, 141, Véase también

Metabolismo

Biofilia, 1230

- Biogeografía, 450, 1083 como evidencia para la selección natural, 450
- de las islas, 1177 distribución de los organismos, 1083

Bioinformática, 11, 819

Biología, 2

- agrupación de especies diversas y dominios de
- concepto de sistemas aplicado a la, 9

Biología (Cont.)

- de la conservación, 1209, 1209

amenaza de la actividad humana y necesidad de, 1209

amenaza humana a la biodiversidad, 1212

biodiversidad y bienestar humano, 1211

curvas especies-área, 1176 desarrollo sostenible, 1229

ecología de restauración, 1224

nivel de población y especies, 1215

nivel regional y de paisajes, 1220 niveles de biodiversidad, 1210

evolución como tema nuclear de, 15

evolutiva, Véase también Evolución

ecología, 1081 Kaneshiro K., 436

síntesis moderna del darwinismo y el mendelismo, 455

formas de investigación en, 19

organización jerárquica, 3, 4f, 5f

de sistemas, 10, 400

hormonas vegetales, 801

morfogénesis vegetal, 729

regulación por retroalimentación, 11

temas unificadores, 26, 27f

Bioluminiscencia

en las bacterias, 545f

en los hongos, 141f

en los protistas, 555

Bioma pelágico oceánico, 1096

Biomanipulación, 1171

Biomas, 1092, Véase también Ecosistemas

acuáticos, 1092

arrecifes de coral, 1097f

arroyos y ríos, 1095f distribución de los, 1092f

estuarios, 1095f

humedales, 1094f

impacto humano sobre, 1200

lagos, 1094f

marino, 1093f, 1096f, 1097f

pelágico oceánico, 1096f

zona béntica marina, 1097f

zona intertidal, 1096f

zonación en los, 1093f

arroyos y ríos, 1095f

estuarios, 1095f

lagos, 1093f, 1094f

pantanos, 1094f

clima y, 1098

desérticos, 1100f

factores abióticos que afectan a los, 1086

terrestres, 1098

bosque de coníferas, 1102f

bosque templado caducifolio, 1103f

bosque tropical, 1100f

características generales, 1098

chaparral, 1101f

clima, 1098

desierto, 1100f

distribución de los principales, 1099f

praderas templadas, 1102f

sabana, 1101f

tundra, 1103f

Biomasa, 1168

de la cosecha en pie, 1187, 1194f

pirámide, 1193f

Biopelículas, 539

Bioquímica, 97

Biorremediación, 546

Biorritmos, 959, Véase también Relojes biológicos

Biosfera, 4f, 1083

autótrofos y heterótrofos en, 181

biofilia y futuro de la, 1230

biomas, 1092

factores abióticos en, 1081, 1086

impacto humano sobre, 1200

organismos en, Véase Organismos; Especies

Biosíntesis, 177

Biota, 1081

Biotecnología, 384, 783

Bioterrorismo, 546 Bivalvos (Bivalvia), 652f

Blastocele, 992, 993f

Blastocisto, 978, 979f, 1000

Blastodermo, 994 Blastómeros, 992

Blastoporo, 632, 995

labio dorsal como organizador de la inducción, 1006f

modos de desarrollo y destino, 632

Blástula, 627, 992

cadherinas y formación de la rana, 1003f

gastrulación y reordenamiento, 994

segmentación y creación, 992f, 993f

Bloqueo rápido de la polispermia, 989

Bocio, 33f, 953

Bolo, 856

Bomba electrógena, 136

Bomba de sodio-potasio, 134

potencial de reposo neuronal, 1016

transporte activo, 134, 135f

Bombas de iones

potencial de membrana mantenido por, 134

Bombas de protones, 136, 739

transporte en plantas y función de las, 739, 740f

Bonasa umbellatus, 1221

Bond, Alan, 467f

Bonnemaisonia hamifera, 567f

Bormann, Herbert, 1078

Borneo, deforestación en, 1209f

coníferas, 1102f

deforestación, 606, 1078, 1198, 1199f, 1209f, 1212, 1221f

determinación de la diversidad de especies, 1165f

efecto de las precipitaciones ácidas, 55f

efectos del cambio de clima, 1092f, 1204 manejo, basado en los hallazgos del Bosque

Experimental de Hubbard Brook, 1078 templado caducifolio, 1103f, 1103

tropical, 1100f

Botswana, comunidad de la sabana, 1159f Botulismo (Clostridium botulinum), 206f, 339,

543f, 1069 Boveri, Theodor, 274

Boysen-Jensen, Peter, 792

Brácteas, 716f

Branquial, circulación, 871 Branquias, 884, 885f

intercambio de gases en, 884 en los invertebrados, 650f, 652, 885f

en los peces, 886f

Branquiostoma, 675f

Braquiópodos (conchas lámpara), 640f, 649

Brenner, Sidney, 429 Briggs, Robert, 416

Briófitas, 578, 580

ciclo vital, 581f diversidad, 582f

gametofito y esporofito, 580, 583

Graham L., sobre la evolución de, 510 importancia ecológica y económica, 583

Briophyta (división), 580

Briozoos (ectoproctos), 640f

Broca, Pierre, 1034

Bronquiolos, 887

Bronquios, 887

Brote, 577f

Bulbo olfatorio, 1034, 1035f, 1057f

Bulbo raquídeo, 1029

- centro de control de la respiración en, 890f

funciones controladas por, 1029

Bulbos, 715f Burbuja de replicación, 301f

Burgess Shale, 629f

Caballo, 604

evolución del, 486, 487f

Cactus, 749

Cadena alimentaria, 1166

ejemplos, terrestres y marinas, 1166f hipótesis estabilidad dinámica, 1167

límites de la longitud, 1167 partición de la energía, 1192f

Cadena liviana, de los receptores de las células B, 906f, 906

Cadena de transporte de electrones, 163

acoplamiento energético, 171, 172f, 173 cambio de la energía libre, 171f

captador de luz fotosintético, 191f

evolución, 522 respiración celular versus reacción no contro-

lada, 163f vía, fosforilación oxidativa, 170

Cadena(s) de DNA, 7f

complementaria, 89

configuración antiparalela y elongación, 90, 297f, 302

estructura, 89f, 296f hebras adelantadas y retrasadas, síntesis, 302f,

incorporación de nucleótidos, 302f

molde, 313

no molde, 315 proceso de replicación, elongación, 301

telómeros en los extremos, 306f, 307

Cadena(s) de RNA, antiparalelas, 321f Cadenas pesadas, de los receptores de las células

B, 903, 904f Cadherina, 1002

papel en el desarrollo de la blástula, 1003f

Caenorhabditis elegans
- como organismo modelo, 412f

como seudocelomado, 631f esqueleto hidrostático, 1063

genoma, 394, 399c, 400

linaje celular, 426f

muerte celular programada, 427 señalización celular e inducción, 425, 427f Caja homeótica, 431

Caja TATA, 316, 364

Calamar, 639f, 652, 653f sistema nervioso, 1012f

tunicados, 673

Calcio

almacenamiento en el RE liso, 104

como segundo mensajero, 211, 212f, 790 contracción muscular y papel del, 1068, 1069f

control hormonal de la homeostasis, 954f,

deforestación y pérdida de suelo, 1199 mantenimiento de los iones de calcio en las células animales, 211f

regulación de las concentraciones sanguíneas en el riñón, 934

sinapsis nerviosa química y papel del calcio, 1022f

Calcitonina, 954, 959 homeostasis cálcica y, 954, 954f

Calentamiento global, 1079, 1204 Caliptra, 581

Callo, 782

Calmodulina, 1072

Calor, 49, 142

desnaturalización de las proteínas causada por, 85

energización, 151 específico, 49, 49

- intercambio de, entre los organismos y el medio ambiente, 834, 835f
- respuesta de las plantas al exceso de, 812

de vaporización, 50 Caloría, 49, 828 Calvin, Melvin, 185

Camarón, 664

Cambio espontáneo, energía libre, 146f Cambios de fase, 733

Cambium

de corcho, 720

- producción de peridermo y, 728

vascular, 720

producción de tejido vascular secundario, 725

Camello, papel del cuero en la conservación de agua, 926f

cAMP, Véase AMP cíclico

Campo magnético, recepción de, en la Tierra, 1049f

Campylobacter, 542f Camuflaje, 446f

Canal alimentario, 648, 854f, 855

adaptaciones evolutivas, 863f

Canales iónicos, 133

potencial de membrana y, 134

regulados por estiramiento, 1017, 1017 regulados por ligandos, 208f, 1017, 1022

regulados por voltaje, 1017

función en el potencial de acción nervioso, 1018, 1019f

producción/conducción de potenciales de acción, 1018, 1019f, 1020f

sinapsis química, 1022f Canales de potasio, 739, 740f

Canales proteicos, 130

difusión facilitada, 133, 134f

Canavanina, 812 Cáncer, 370

ciclo celular y, 370, 371

de colon, colorrectal, 373f

modelo de desarrollo, 373f, 374

de piel, 305f, 306

expresión génica, 362 factores ambientales y, 370

genes supresores de tumores, defectuosos, 371

leucemia, 288f, 404, 881

de mama, 232f, 400

bases genéticas, 374

crecimiento y metástasis, 233f

modelo de desarrollo en múltiples etapas, 373f

mutaciones como causa de, 370

obesidad y, 847

oncogenes y protoncogenes, 371

pérdida de los controles del ciclo celular y,

predisposición hereditaria, 374

respuesta de las células T citotóxicas, 910,

tipos de genes asociados con, 370

vías de señalización celular, interferencia con, 371, 372f

virus como causa de, 370, 374 Candida albicans, 623

Cangrejos, 664

fantasma (ocípodos), 664f, 829f

fluctuación de la población, 1151f

herradura (Limulus polyphemus), 658f

Canguros (marsupiales), 695

locomoción de, 1073f

- rojos, distribución y abundancia en Australia,

Canibalismo, fluctuaciones de la población y, 1151

Canto de las aves, 1111

- Jarvis E., sobre la genética del, 818

- período sensible de aprendizaje, 1118 CAP (proteína activadora del catolito), 356

Capa muscular del estómago, 827

Capa de hidratación, 51

Capa mucosa del estómago, 327

Capa de valencia, **43** Capa vitelina, 988

Capacidad ecológica, 1156

Capacidad de transporte, 1147

estimaciones de la, 1155

huella ecológica y, 1155
 Capacidad vital, 889

Capilares, 869 como base del hipotálamo, 951 estructura, 874, 875f

flujo sanguíneo a través de, 877, 878f

intercambio entre el líquido intersticial y la sangre en, 875, 879f

peritubulares, 933

velocidad del flujo sanguíneo a través de, 875

Cápside viral, 335, 336f Capsómeros, 335, 336f

Cápsula

de Bowman, 931, 932f

en los procariontes, 536 esporangio de las briofitas, 580, 581f

Caracoles, 639f, 651

arbóreos de Cuba, 454f

Caracteres

cuantitativos, 463

derivados compartidos, 498

genéticos, 252

cuantitativo, 463

discretos, 463

ley de segregación, 253 multifactorial, 264

multifactoriales, 264

primitivos compartidos, 498

tabla de, 499f

Carbón, formación, 588

Carbono, 58, 78

formación de enlaces químicos, 59

grupos funcionales unidos a compuestos que contienen, 63

química orgánica y estudio del, 58

valencias, 60f

variaciones en los esqueletos de, 61f

Carbunco (Bacillus anthracis), 538f, 543f, 546 Carga crítica de nutrientes en ecosistemas, 1200 Caribú, 849f

poblaciones, 455f

Cariogamia, 611

Cariotipo, 240

preparación del, 240f

de la trisomía, 287f

variación geográfica en las poblaciones de ratones, 463f

Carnívoros, 844

plantas como, 768

tracto digestivo y dentición, 862, 863f

Carofíceas, 567, 569

ejemplos de, 574f

evolución de las plantas terrestres a partir de las, 573

Carotenoides, 188, 189

Carpelos, flor, 429f, 430, 772

Carraspique alpino (Thlaspi caerulescens), 762

Carrera, costo energético, 1074f

Carson, Rachel, 1083f Cartílago, 825

Caspasas, 428

Castaño americano, enfermedades, 1168

Castor (Castor canadensis)

como especie fundadora, 1169f

riñón, 939f

Catabolismo y vías catabólicas, 142

conexión con otras vías metabólicas, 176

fermentación como, 174

respiración celular como, 142

Catalizador, 150, Véase también Enzimas; Ribozimas

Catastrofismo, 440

Catecolaminas, 957

Catharanihus roseus, 1212f

potencial de membrana y captación de, 740f

Caulerpa sp., 568f Cavidad corporal, 631

Cavidad abdominal, 827

Cavidad oral, digestión, 856 Cavidad torácica, 827

Cdk (cinasas dependientes de ciclina), 230

cDNA (DNA complementario), Véase DNA complementario

Cebador, síntesis de DNA, 303

Cech, Thomas, 515

Cecilias (Apoda), 685f, 686

Cefalización, 630

Cefalocordados (Cephalochordata), 675f

Cefalópodos (Cephalopoda), 652, 653f

Ceguera para los colores, 283, 1061 Celacanto (Latimeria), 683f, 684

Celera Genomics, 398 Celoma, 631

Celomados, 631

Células, 5f, 6, 94

acompañantes, 719 amacrinas, 1061f, 1062

de anclaje, 426

animales

balance de agua, 133f

citocinesis y segmentación, 225f

colesterol dentro de las membranas, 126f

deshidratación, 136 destino durante el proceso de desarrollo,

1003

división meiótica, 244f, 245f

estructura general, 100f

expansión, 730

mantenimiento del ion calcio, 211f matriz extracelular, 119f, 120f

membrana plasmática, 127f

microvellosidades, 116, 117f tamaño, comparación con virus y bacte-

rias, 335f

uniones intercelulares, 120, 121f

ATP y trabajo realizado, 148 B, Véase Linfocitos B (células B)

bipolares de la retina, 1061

canales proteicos de agua, 93

como tema biológico, 27f

comunicación célula con célula, Véase Señalización celular

dendríticas, 900, 909f, 910f

diferenciación, Véase Diferenciación celular

diploides, 241

división, Véase División celular efectoras, 907, 947, 1013

epiteliales escamosas, 823, 824

esclerénquima, 718

eucariontes, 8, 98, 327

animal, 100f célula procarionte, comparación, 8f, 312f

células procariontes, expresión de los genes, comparación, 327, 328f

citoesqueleto, 112

Células (Cont.) componentes extracelulares, 118, 121f cromosomas, 219f - expresión diferencia de los genes, 362 microsporidios, infección, 615f mitocondrias y cloroplastos, 109 modificación del RNA luego de la transcripción, 317 núcleo, 102 procesamiento del RNA, 312f quimera genética, 525 replicación del DNA, 301f, 306 ribosomas, 103f, 104, 322 RNA polimerasas, 316 RNA, tipos, 327c sistema de endomembranas, 104 tamaño, 98 traducción, 311, 312f, 328f, 331f transcripción, 311, 312f, 315, 316f, 317, 328f, 331f vegetal, 101f, Véase también Célula vegetal vista panorámica, 100f, 101f flujo de información (del DNA al RNA y a la proteína), 86f fraccionamiento celular y estudio de la, 97 fundadoras, 1004 ganglionares, 1062 guardianas, 724 control de la transpiración mediante la apertura y el cierre de los estoams por, 750f, 751 importancia, 94 información hereditaria, 7f principales, 857f madre, 418, 881 adultas, 418f clonación terapéutica, 418 embrionarias, 418f, 1028 nerviosas, 1036 neurales, 1038 pluripotentes, 418 y reemplazo de elementos celulares de la sangre, 881f membranas de la, Véase Membrana plasmática microscopios y estudio de la, 95 morfogénesis y cambios de forma de la, 1001f motilidad, Véase Motilidad celular muerte programada de la, Véase Apoptosis musculares, 130, 627

pared celular, 132, 534 replicacion del DNA, 300 ribosomas, 322 RNA polimerasa, 315 - traducción, 311, 312f transcripción, 311, 312f, 315, 316, 317 - progenitoras, 1039 - protobiontes como prece isores, 515 - rango de tamaño, 95f, 98 - relación superficie-volumen, 99f - de Schwan, 1015 - vaina de mielina, 1015f - somáticas, número de cromosomas, 219, 240 división, Véase también División celular totipotencia en las diferenciadas, 415f - T citotóxicas, 904, 905f - funcionamiento contra patógenos intracelulares, 911f interacción con moléculas MHC, 905f - T helper, 909 - - efectos del virus HIV sobre, 918, 919f función, en la inmunidad humoral y celular, 909, 910f - interacción de, con las moléculas del CMH, 905f - tamaño, comparado con virus y bacterias, 335f de transferencia, 752 - placentaria, 577 - tres tipos de trabajo realizados por la, 148 - trisómicas, 287c - ultraestructura, 95 - de la vaina fascicular, 196, 724 - vegetales, 717, 718 almacenamiento de almidón, 71, 72f auxina y alargamiento de las, 794, 795f células del colénquima, 718f células compañeras, 719f células esclerenquimáticas, 718f citocinesis y formación de la placa celular en, 225f, 226 citocinina y división/diferenciación de, 796 cloroplastos en las, Véase Cloroplastos compartimientos de, y transporte de corta distancia, 743f corriente citoplásmica, 117f efectos del ácido abscísico sobre las, 798 efectos de los brasinoesteroides, 798 efectos del etileno, 799 efectos de la giberelina, 309, 797 microfilamentos y movilidad, 116, 117f elementos del vaso, 719f equilibrio acuoso, 132 generalizadas, estructura, 101f expansión de, orientación, 730, 731f fláccidas y turgentes, 132, 750f formación de patrones y desarrollo de, pilosas, mecanorrecepción por, 1047f, 1053f 730 información posicional y desarrollo, 731, 732 miembros del tubo criboso, 719f estructura de una neurona de vertebrados mitosis, 226f orientación de la expansión de, 730, 731f paredes celulares de, 118, 119f, 743f parénquima, 718f placa celular de, 225f, 226 plano y simetría de de división y crecimiento, 729f, 730f plasmodesmos, 120f

- membranas, 537f - - movilidad, 536

Celulosa, 52, 72, 106, 558 - digestión bacteriana, 74f - estructura, comparada con el almidón, 73f expansión celular y orientación de las microfibrillas, 73f - ordenamiento en las paredes celulares vegetales, 73f Center for Conservation Research and Training, Hawai, 436 Centríolos, 114 Centro de control, medio interno de los animales, 832 Centro organizador de microtúbulos, 221, 222f, 223f Centro de reacción, fotosíntesis, 189 Centrómero, 220, 222f, 991 Centros de control respiratorio, 890 Centrosoma, 114, 221, 222f, 223f Ceratium tripos, 550f Ceratófilos (Anthocerophyta), 582f Cercopithecus aethiops, aprendizaje social de las señales de alarma en, 1131, 1132f Cercozoos (Cercozoa), 563 Cerebelo, 1030 Cerebro anterior, 680 - humano, 1028 corteza cerebral, 1028f, 1029, 1031, 1032 cortezas motora y somatosensorial, 1033f desarrollo embrionario, 1028f en los mamíferos, 694 evolución en los cordados, 675 hemisferios del, 1031f humano, 1035 - y lenguaje, 706 proceso neural de la visión, 1063 ventrículos, 1026f Cernícalo europeo, cuidado parental, 1142f Certeza de paternidad, 1124 Certhidea olivacea (pinzón verde gorjeador), 443f Cervix, 970 Cestoda (tenias), 646c, 648f Cetonas, 64 Cetosas, 70f cGMP (GMP cíclico), Véase GMP cíclico (cGMP) Chaparral, 1101 Chaperonas, 85, 370 Chaperonina, 85f, 325 Chara sp., 574f Chargaff, Erwin, experimentos con el DNA, 296 Chase, Martha, experimentos sobre material genético, 294, 295f, 296 Chesapeake Bay, red de alimentación parcial, 1167f Chile, relación entre las lluvias y la cubierta herbácea vegetal en una comunidad desértica, 1171f Chilopoda (ciempiés), 659, 660f Chimpancés, 701f cognición y resolución de problemas, 1117, 1118f cráneo, 484f, 494 China fósiles hallados en, 677f - tasa de natalidad y crecimiento demográfico en, 1154 Chlamydia trachomatis, 543f Chlamydomonas nivalis, 568f Chlamydomonas sp., 568f, 569f Chory, Joanne, 797 Chromatium, 542f Chytridium, 613f

Cianobacterias, 537f, 539f, 543f

brotes, 1171, 1190f

líquenes, 621 plástidos, 551f

1022f, 1023 terminales sinápticas sobre las, 1021f presentadoras de antígenos, 905

efecto de los neurotransmisores sobre,

determinación y diferenciación celular,

fermentación acidoláctica, 175

neurosecretoras, 944 organización del material genético, 219

419f, 420

natural killer (NK), 902, 910

parenquimatosas, 718, 724

parietales, 857f

plasmáticas, 908

plasmolizadas, 742

postsinápticas, 1014

y, 1014f

presinápticas, 1014

procariontes, 8, 98, Véase también Archaea; Bacteria

cromosomas, 537f

estructura y formas, 98f, 534, 535f eucariontes comparada con las, 8f, 98,

flagelos, 536f

traqueidas, 719f vacuola central de las, 108f

protoplastos, 782f

relaciones del agua, 742f

vacuolas, 108f

producción de oxígeno, 522

Ciclados químicos en los ecosistemas, 160f

ciclo del agua, 1196f

- ciclo del carbono, 1196f
- ciclo del fósforo, 1197f
- ciclo del nitrógeno, 1197f
- descomposición, 1185
- modelo general de, 1195
- panorama general, 1185f papel de los procariontes, 544

Cíclido africano (Neolumprologus tetracephalus),

1107f

Ciclina, 229

Ciclo del ácido cítrico, 164, 168

conexión con otras vías metabólicas, 176

panorama general, 168f

pasos, 169f

unión con la glucólisis, 168f

Ciclo del ácido tricarboxilico, 168

Ciclo del ATP, 150f

Ciclo de Calvin, fotosíntesis, 184, 198f

conversión del dióxido de carbono en glucosa, 193, 194f, 195

cooperación entre las reacciones luminosas y, 185f

papel del G3P en, 194

Ciclo del carbono en ecosistemas, 1196f

Ciclo cardíaco, 872, 873f Ciclo catalítico, 78f

Ciclo celular, 218

alternancia de la fase mitótica y la interfase, 221

anormal y cáncer, 232, 370, 371

citocinesis, 224

definición, 219

división celular por fisión binaria, 226

división celular y formación de células hijas, 219

división celular, funciones de, 218

fases, 221f

regulación mediante señales citoplasmáticas,

Ciclo estral, 973

Ciclo lisogénico, 338, 339f Ciclo lítico, 337, 338f

Ciclo menstrual, 973

Ciclo del nitrógeno en ecosistemas, 1197f

carga crítica, 1200

Ciclo de nutrientes en ecosistemas

modelo general, 1195f

vegetación y, 1198, 1199f

Ciclo ovárico, regulación hormonal, 976f Ciclo uterino, 976

regulación hormonal, 976f, 977

Ciclo de vida, 240

de los angiospermas, 600f, 772f

de los apicomplexos especies de Plasmodium,

del ascomiceto Neurospora crassa, 617f

del basidiomiceto, 619f

del clorofita Chlamydomonas, 569f

del helecho, 585f

del hidrozoo Obelia, 645f

de los hongos, 611f, 614f

hongo mucilaginoso celular, 566f del hongo mucilaginoso plasmodial, 565f

humana, conducta de grupos de cromosomas en, 241

del moho Polytrichum, 581f

del moho acuático, 559f

de la mosca de la fruta Drosophila, 422f, 424

del pino (gimnosperma), 596, 597f

de las plantas, 576, 581f, 585f, 597f, 600f

del protista Laminaria, 562f

sexual, 240, Véase también Reproducción sexual

alternancia de fertilización y meiosis, 240

angiospermas, 600f, 772f

de las coníferas (pino), 596, 597f

meiosis, 243

de los mohos de agua, 559f

de protistas, 550

de los seres humanos, 241f

variación genética, 247

variedades, 242f

del trematodo esquistosoma, 647f

Ciclos biogeoquímicos, 1195

del agua, 1196f

del carbono, 1196f

- esquema general, 1198f

del fósforo, 1197f

del nitrógeno, 1197f

Ciclos poblacionales, 1151

Ciego, 863

Ciempiés (Chilopoda), 659, 660f

Ciencia

basada sobre hipótesis, 20f

construcción de modelos, 24, 25f

cultura, 25

descubrimiento, 19

experimentos controlados, 23

forense, tecnología del DNA, 26f, 404

interrogantes centrales, 19

limitaciones, 24

de la salud, Véase Medicina

tecnología, sociedad, 25

teoría, 24

Cigoto, 241, 964

animal, 627, 978, 987

divisiones, 627f, 992, Véase Hidrólisis

humano, 979f

totipotencial, 1005, 1005

vegetal, 732f, 777

Ciliados, 550f, 556, 557f, 558

Cilindro vascular, 717

Cilios, 114

movimiento, 115f

ultraestructura, 115f

Cinasas dependientes de ciclinas, 229

Cinesis, 1110

Cinetócoro, 221, 224, 225f

Cinetoplástidos, 553, 554f

Cinetoplasto, 553

Circuito pulmocutáneo, 871

Circuito pulmonar, 871

Circuito sistémico, 871

Circulación de aire, patrones globales, 1089f

Circulación doble, 871

mamíferos, 871

Cisternas del aparato de golgi, 105, 106f

Cistinuria, 134

Citocinas, 903, 947

Citocinesis, 220, 223f, 245f

células animales y vegetales, 225f

segmentación, 224, 225f, 226

Citocininas, 796 control de la división y diferenciación celular

en las plantas, 796 control de la dominancia apical en las plantas,

796f, 798

Citocromos, 170, 851 citocromo c, 428

Citoesqueleto, 112

componentes, 113 estructura y función, 113c

filamentos intermedios, 113c, 118

microfilamentos, 113c, 220

microtúbulos, 113c, 114

moléculas motoras, 112f

morfogénesis animal y cambios, 1001f

proteínas de membrana, 128f sostén, movilidad y regulación celular, 112f Citología, el microscopio como herramienta, 97 Citoplasma, 98

respuesta a la señalización celular, 212, 213f

Citosina (C), 88

estructura del DNA, 195, 296f, 297f Citosol, 98

gradientes iónicos a través de la membrana neuronal, 1016f

transporte en las células vegetales, 743

Cladística, 497, 498 Clado(s), 497

grados versus, 630

lagartos-aves, 504f

mamíferos-aves, 504f

reino vegetal, 575f

Cladogénesis como patrón evolutivo, 472f

Cladograma, 497

construcción, 499f Clase (taxonomía), 496

Clasificación de los seres vivos, 12, 13f, Véase

también Taxonomía Claviceps purpurea, 622 Clayton, David, 818

Clements, E E., 1178

Clima, 1087 biomas terrestres, determinación de la distribución y estructura, 1098

cambio, 1091

calentamiento global, efecto invernadero,

efecto sobre bosques y árboles, 1092f cambios a largo plazo, 1091, 1092f

circulación de aire, viento, 1089f

efecto de los cuerpos de agua, 1090f efecto de las estaciones, 1088f, 1090, 1091f

efecto de las montañas, 1090f

extinciones masivas del Cretáceo, 518 factor abiótico, 1087 fijación alternativa del carbono en plantas de

regiones áridas, 195

gradiente latitudinal de biodiversidad, 1176

latitud terrestre, 1088f microclima, 1087, 1091

patrones globales, 1087, 1088

Climatius acanthodian, 680f Climógrafo, 1098

Clina, 464

Clítoris, 970

Cloaca, 682, 969

Clon, 239, 385, 415

animal, 415

reproducción asexual y producción, 239 vegetal, 415, 781 Clonación, 416

de animales, 415 del DNA, 86, 385

almacenamiento de genes clonados en genotecas de DNA, 388, 389f, 392

análisis de fragmentos de restricción, 392

aplicaciones prácticas, 402 clonación de genes y aplicaciones, 385f,

386 genes eucariontes en plásmidos bacterianos, 387, 387f, 389f

genómica, 398

manipulación de genomas, 384

mapeo de genomas, 394

Proyecto del Genoma Humano, Véase Proyecto Genoma Humano

seguridad y cuestiones éticas, 404, 407 uso de enzimas de restricción para hacer DNA recombinante, 386f

DNA y genes, 385

- DNA recombinante y, 385f, 386f

- de genes, 385

- panorama general de la, 385f

Clonación (Cont.) de plantas, 415, 782 plásmidos bacterianos y, 385, 386, 387f, 388, terapéutica, 418 Clorofila(s), 182 clorofila a, 187, 188, 189, 190 clorofila b, 188, 189, 190 estructura, 188f fotoexcitación, 188, 189f recepción de la luz, 187, 187f Clorofitas (algas verdes), 567, 575f ciclo vital de Chlamydomonas, 569f - coloniales y multicelulares, 568f Clorofluorocarbonos (CFC), depleción atmosférica de ozono, 1206 Cloroplastos, 109, 110, 111f - almacenamiento de almidón, 71, 72f captura de la energía de la luz, 110, 111f clorofilas en los, 182, Véase también Clorofilas como sitio de la fotosíntesis, 110, 111f, 182, 183f en las algas verdes, 567 estructura de la clorofila en los, 188f hojas verdes como interacción de la luz con los, 186f quimiosmosis en las mitocondrias versus en los, 109, 173, 192 Cloruro de sodio (NaCl), 33f, Véase también Sales disolución en agua, 51f enlaces iónicos en los cristales, 41f Clostridium botulinum (botulismo), 206f, 339, 543f, 1069 Cnemidophorus uniparens, 966f Cnidarios (Cnidaria), 636, 639f, 643 antozoos, 645 Aurelia, transporte interno, 868 clases, 644c cubozoos, 645 digestión, 854f esqueleto hidrostático, 1063 esquifozoos, 644 formas pólipo y medusa, 643f hidra hidrozoos, 644, 645f

Obelia, ciclo de vida, 645f orígenes, 527 sistema nervioso, 1012f Cnidocitos (cnidarios), 643 Coanocitos, 642 Coanoflagelados, 628f Coccidioidomicosis, 623 Coccosteus, placodermo, 680f Cociente superficie a volumen - de las células, 99f Cóclea, audición, **1051** altura tonal, 1052, 1053f transducción, 1052f Coco, tamaño de la cosecha de semillas, 1142f Cocodrilo americano (Alligator mississipiensis), 691f Cocodrilos, 691f tasa metabólica, 834 Cocos (procariontes esféricos), 534, 535f Código genético, 8, 312, 459 determinación del, 313 diccionario del, 314f evolución del, 314 marco de lectura de, 314

redundancia en el, 314

Codominancia de alelos, 260

de iniciación, 313, 314f

Codón(es), 312, 313

tripletes (DNA), 312, 312, 313f

de terminación, 313, 314f, 324

Coeficiente de parentesco, 1129 Coenzima, 155 Coevolución, 1164 relación entre angiospermas y animales, 604 Cofactores, enzima, 155 Cognición, 1117 Cohesión, 48 ascenso de savia del xilema, 748f Cohorte, población, 1139 Coito, 972 Cola muscular y posnatal en los cordados, 673f Cola de poli-A del mRNA, 317 Colágeno, 119, 380 células animales, 626 estructura cuaternaria de la proteína, 83f matriz extracelular de células animales, 119 Colecistocinina (CCK), 860f Colénquima, células, 718 Coleochaete, 574f Coleóptilo, 778 respuesta a la luz, 792f Coleorriza, 778 Cólera (Vibrio cholerae), 206f, 211, 542f, 545 Colesterol enfermedades asociadas con el, 882 estructura, 77f fluidez de la membrana y papel del, 126f lipoproteínas de baja y de alta densidad, 137, 882 transporte de, 137, 882 Colon, 861 cáncer de, 305 Colonias, 526 eucariontes, 526

procariontes, 539f protistas, 568f Coloración aposemática, 1162f críptica, 1162 hojas de las plantas, 789f, 790f, 791 Colpidium, movimiento de los cilios, 115f Columna vertebral, como estructura homóloga,

498 Comadrejas, 696f, 699 Combustible fósil, 61 aumento del dióxido de carbono atmosférico por combustión, 1196f evidencia de selección natural, 451 extinciones en masa, 547

filogenia, 492 precipitaciones ácidas causadas por combustión, 55

registro fósil, 492, Véase también Fósiles

rocas sedimentarias, 439, 440f, 492f Comensalismo, 545, 1164 Competencia, 1160

desplazamiento de caracteres, 1161f división de recursos, 1161f interespecífica, 1160

nichos ecológicos, 1160 principio de exclusión competitiva, 1160

por los recursos, regulación de la poblaciones mediante ella, 1148

Complejo de ataque a la membrana (CAM), 914

Complejo de iniciación de la transcripción, 316 Complejo mayor de histocompatibilidad (CMH),

interacciones de las células T con, 904, 905f Complejo del poro, 102, 103f Complejo sinaptonémico, 247 Complejo de troponina, 1069 Complejos en forma de rosa para la síntesis de la

celulosa, 574 Complejos fotocapturadores, 190, 190 Componentes abióticos del ambiente, 1081, 1086

biomas acuáticos, influencia, 1092

clima, 1081

distribución de los organismos afectados por, 1081f

disturbios en las comunidades, 1171

poblaciones, influencia, 1148

Componentes bióticos del ambiente, 1081, Véase también Organismos; Especies

distribución de las especies afectadas por, 1085

influencia de, en los biomas acuáticos, 1092 influencia de, en las poblaciones, 1148

Componentes extracelulares, 118 Comportamiento

agonístico, 1126, 1127f

canto de las aves y, 1111, 1118 causas, 1106, 1107, 1109f

causas inmediatas y finales de la, 1106, 1107, 1108f, 1109f

- cognición en animales, 1117 - como barrera reproductiva, 474f componente genético de, 1109

cortejo y apareamiento, 1106 - en *Drosophila*, 436 definición, 1107

etología como estudio de la, 1107

forrajeo, 1120, 1122 impronta, 1108, 1109f

innato apareamiento, comportamiento paterno como, 1112

movimientos dirigidos como, 1110 señales de los animales como, 1111

interacción genética y ambiental resultante en

métodos de comunicación, 1111

parental

cuidado de la progenie, 690f, 967, 968f, 1124, 1125f, 1142f

influencias genéticas sobre el, 1112

- selección natural y, 1118

social, 1128

altruista y aptitud inclusiva, 1128

- apareamiento, 1123 - - aprendizaje social, 1131 competitivo, 1162

cooperativo, 1164

- evolución, cultura humana, 1132 - termorregulación y respuestas de la, 837

altruista, 1128 Compuesto(s), 33 elementos, 33

orgánicos, 59, 513

en la atmósfera primigenia de la Tierra, 59f, 513

átomos de carbono como base de, 59 simples, formas de tres de ellos, 60f

fuentes extraterrestres, 514 grupos funcionales, 63

síntesis abiótica, 59f

variaciones de los esqueletos de carbono y diversidad de, 61

propiedades emergentes, 33f

químicos

como mutágenos, 330

desnaturalización proteica causada por, 85

secundarios, 575

Comunicación entre los animales, 1111 Comunicación auditiva, 1111

Comunicación intercelular, Véase Señalización celular

Comunidades, 4f, 1082, 1159

adaptación e interacciones interespecíficas, 1164

- comensalismo, 545, 1164
- competencia, 1160
- conservación, Véase Biología de la conservación
- controles, 1170
- depredación, 1161
- diversidad y riqueza de especies, 1165 enfermedad, 1163
- enfoques contrastantes de la estructura de la comunidad, 1178
- especies clave, 1168f, 1169f, 1214
- especies dominantes, 1168 especies fundadoras, 1169
- estabilidad y cambio, 1171
- estructura trófica, 1166
- factores biogeográficos que afectan la biodiversidad, 1180
- herbivorismo, 1163
- hipótesis individualista e interactiva, 1178, 1179f
- hombre como agente de perturbación, 1173
- interacciones interespecíficas, 1159
- modelos ascendente y descendente, 1170
- modelos de remache y de redundancia, 1180
- mutualismo, 1164
- parasitismo, 1163
- perturbaciones, 1171
- sucesión ecológica, 1173
- tiempo de recuperación de desastres, 1226f Concentricycloidea (margaritas de mar), 666c, 667f

Concepción, 978, 979f

Concepto biológico de especies, 473

- aislamiento reproductivo de acervos génicos y, 473, 474f, 475f
- limitaciones del, 476

Concepto ecológico de especies, 476

Concepto filogenético de especie, 476

Concepto morfológico de especie, 476 Concepto paleontológico de especie, 476

- Concha
- amniota, 688
- de los moluscos, 650
- lámpara (braquiópodos), 640f, 649f Conciencia en el ser humano, 1036

Condicionamiento

- clásico, 1116
- operante, 1117

Condiciones aeróbicas, 174

Condiciones anaeróbicas, 174

Condrictios, 680

Condrocitos, 825

Conducción, 835

Conducción del agua en los tejidos vegetales, 719f

Conducta, 1107

- distribución de la especie, hábitat y, 1085 Conducto colector, **931**, 932f, 933f, 934

Conducto deferente, 971

Conducto eyaculador, 972

Conductos semicirculares, 1051

Congelamiento y fractura, método de preparación de células, 126f

Conidios, 616

Coníferas (Coniferophyta), 593

- bioma del bosque, 1102

- ciclo de vida del pino, 596, 597f

diversidad, 595f

Conjugación, 349, 558

- bacterias, 536, 538
- paramecio, 557f
- plásmidos y bacterias, 349

Conjuntiva, 1058, 1059f

Connell, Joseph, estudios de competencia y nichos de los percebes, 1160f

Cono axónico, 1014

Cono de crecimiento, 1038

Conodonto, 678, 679f

Conos, células del ojo, 1059, 1061

Conservación del agua - en los camellos, 926f

- riñón de los mamíferos como adaptación terrestre, 934

Conservación de la energía, 143

Conservación de la estegia, 115

Conservación de las especies, teoría de la declinación de la población, 1218

estudio del pájaro carpintero cabeza roja,

1219f

pasos de análisis e intervención, 1218

Conservación del suelo, 761

Construcción de modelos en ciencia, 24, 25

Consumidores, 6

- primarios, 1185
- secundarios, 1185
- terciarios, 1185

Contaminación del agua, lluvia ácida, 55 Contracción muscular

- controles neuronales y, 1069
- interacciones de actina y miosina y, 117f, 1068f
- modelo de filamentos deslizantes, 1067f, 1068f
- papel del calcio y de las proteínas reguladoras, 1068, 1069f
- papel del retículo sarcoplasmático y los túbulos T, 1069f

Control hormonal, vías, 944, 945f

Convección, 835

Cooperación, actividad enzimática, 156f

Copépodos, 664

Copia de la elección de la pareja, 1131 Coppola, Francis Ford y familia, 238f

Corales, 639f, 645

Corazón, 868, 871 ciclo cardiaco del, 872, 873f

- de los craneados, 676
- estructura en los mamíferos, 872f
- mantenimiento del ritmo del, 873, 874f
- miogénico, 873
- músculo cardiaco, 1024
- neurogénico, 873

Cordados (Chordata), 641f

- caracteres derivados de los, 673
- craneados como, 675
- esqueleto, 1064, 1065f
- invertebrados, 667
- mapeo del destino de dos, 1004f
- pez lanceta como, 675f
- sistema nervioso, 1012f
- tunicados como, 673
- Cordón nervioso, dorsal y hueco, en los cordados, 673

Corion, 1000

Córnea, 1058, 1059f

Coroides, 1058, 1059f

Coronavirus, 344

Corpúsculo de Barr, 284

Correcaminos (*Geococcyx californianus*), 939f Corredor de movimiento, **1221**

Corredores entre ecosistemas, 1221

Correns, Karl, 289

Correpresor, 354

Corriente citoplasmática, 117f, 118

Corte y empalme del RNA, 318

alternativo, 319, 368, 399

- Corteza cerebral, 1028f, **1029**, 1031, 1032 conciencia y, 1036 corteza primaria motora y motosensorial,
 - 1033f
- emociones y, 1034 lateralización de la función, 1033
- lenguaje y habla, 1034f
- lóbulos del, 1032f, 1035

- memoria y aprendizaje, 1035
- procesamiento de la información, 1032
- Corteza motora primaria, cerebro, 1033f

Corteza renal del riñón, 931, 932f

Corteza somatosensorial primaria, cerebro, 1032, 1033f

Corteza suprarrenal, 958

Corteza vegetal, 727f, **728** Corteza visual primaria, 1032, **1063**

Corteza, tejido vegetal, 717

raíces, 722

Corticosteroides, 958

Coruzzi, Gloria, 25f

Costa Rica

- desarrollo sustentable, 1229
- mortalidad infantil y expectativa de vida, 1229f
- parques y reservas, 1223f, 1224
- proyecto de restauración del bosque seco tropical, 1228f

Cotiledones, 600, 780f

Cotransporte, 136, 740

transporte de solutos en plantas, 740f

Coyote, tracto digestivo, 863f Craneados, 675, 676

caracteres derivados, 676

cresta neural, 676f

lampreas, 677f

origen, 676, 677f

- Cráneo humano comparación con el del chimpancé, 484f, 494
- crecimiento alométrico en, 484f Cráter y asteroide de Chicxulub, Mar Caribe, 520f
- Crecimiento
- alométrico, 484f, 484
- animal cáncer y células defectuosas, 232
- cero de la población, 1144
- determinado, 720
- exponencial de la población, 1144
- humana global, 1152, 1153f velocidad intrínseca de crecimiento (r_{max}),
- 1144f
- indeterminado, 720 en las plantas, Véase Plantas, crecimiento
- poblacional
- ciclos, 1151 factores dependientes e independientes de la densidad, 1148
- humano, 1136
- modelo exponencial, 1143 modelo logístico y concepto de capacidad de carga, 1145

sobreproducción de la progenie, 445f

- tasa per cápita del incremento en el, 1143, 1145
- primario, de plantas, 720, 721
- de brotes y tallos, 723f, 724, 726f
- de las raíces, 721f, 722f, 723f
- como propiedad de la vida, 3f
- secundario, plantas, **720**, 725
 auxinas como estimulantes, **796**
- cambium del corcho y producción de peri-
- dermo, 728 cambium vascular, 725, 726f, 727
- madera, 605, 727
- trastornos del, en los seres humanos, 952
- vegetal, 720, Véase también Desarrollo vegetal
- auxina y, 793f, 794, 795f determinado, 720 división celular, expansión celular, y, 729f,
- indeterminado, 720
- inhibidores, 793

Crecimiento (Cont.)

primario y meristemas apicales, 576f, 720f, 721

secundario y meristemas laterales, 720f, 725

estructura de edades, 1155

- transición demográfica, 1153

Crenarchaeota, 544

Cresta neural, 676, 998

como fuente embrionaria de caracteres de los vertebrados, 670f

Crestas, 110 Cretinismo, 953

Crick, Francis, 9

modelo de estructura del DNA de J. Watson y, 293f

replicación del DNA, 299

Crinoidea (lirios de mar, plumas de mar),

Crisopo (especies de Chrysoperla), control genético del canto de cortejo en, 1112f Cristalino, 419, 1059

regulación de la expresión de los genes

en las células del, 367f, 419 síntesis, regulación de la expresión de los genes, 367f

Cristalografía con rayos X, 86f

Cromátidas

entrecruzamiento de las no hermanas, 247

hermanas, 219, 219, 220f

- - mitosis, 219, 220f

separación en la meiosis, 245f

- tétrada de, 247

Cromatina, 102, 219, 359

- empaquetamiento del DNA y estructura en los eucariontes, 361f

nucleosomas, 360, 361f

Cromoplastos, 110

Cromosoma(s), 98, 102, 219

alteraciones en la estructura, 286f, 287

artificial bacteriano, 396

artificial de levadura (YAC), 390

bacteriano, replicación de, 346, 347f

bacterianos, 226, 227f, 347f

cariotipo, 240f

cromatina en los, Véase Cromatina

descripción y términos relacionados, 241f

distribución en las células hijas durante la mitosis, 219, 220f, 225f

durante la división celular, 218f, 219, 220f

eucariontes, 219f, 359f

homólogos, 240

- localización de genes, 274 - locus del gen, 239

- mapas genéticos de, 279

no disyunción, 285f

no homólogos, distribución independiente de, 258, 274, 275f

número en el hombre

procariontes, 537f

recombinación genética y, 278, 280f recombinante, **248**, 249f, 279f, 280f

sexuales, 240

y determinación del sexo, 282f

genes ligados al sexo, 283

surtido independiente de, 248f, 275f

translocaciones, 286f, 287, 288f

X, 240, 282f

genes ligados al sexo, 282

inactivación en las hembras, 284f

y color de ojos de la mosca de la fruta,

Y, 240, 282f

genes ligados al sexo, 282

y color de ojos de la mosca de la fruta,

Crustáceos (langostinos, camarones, cangrejos), 641f, 658, 664f

exoesqueleto, 657f

expresión del gen Hox, 432f

Cruzamiento

dihíbrido, 257

monohíbrido, 256

- reglas de multiplicación y adición aplicadas a, 259f

Cryphonectria parasitica, 622 Ctenóforos (medusa peine) 640f Cuadrado de Punnett, **254**, 255f, 263f Cubozoos (medusas cubo, avispas de mar), 644f

Cuerdas vocales, 887 Cuerpo basal, 114, 115f

Cuerpo calloso, 1031f Cuerpo celular (neurona), 1014

Cuerpo primario de la planta, 721

Cuerpo secundario de las plantas, 725, 725

Cuerpos densos, 1072

Cuervos, resolución de problemas, 1117 Culebra listonada elegante (Thamnophis elegans),

variación del comportamiento en la selección de la presa, 1118, 1119f

Cultivos en contorno, 762f

Cultura, 1131

Curruca capirotada (Sylvia atricapilla), 1110 patrones migratorios en la, 1120, 1121f

Curva de especies-área, 1176, 1177f

Curva en forma de J del crecimiento exponencial de la población, 1144

Curvas de supervivencia, 1139

ideales, 1140f

Cuscuta, 768f

Cutícula, 575, 655

plantas, 575, 717 Cuvier, Georges, 440

Cycadophyta, 593, 594f

D-dopa, 62, 63f DAG (diacilglicerol), 212

Dalton, John, 34, 34, 52

Danielli, James, 125 Darwin, Charles, 15f, 438, 482, 497, 601, 682, 792, 1081, 1143, 1175

adaptación en la investigación y teoría de,

Beagle, 441

contexto histórico, su vida y sus ideas, 439f

descendencia con modificaciones y teoría de,

evolución, 439

selección natural, 16, 441

Sobre el Origen de las Especies, 15, 438,

teoría de la selección natural y la adaptación evolutiva, 17f, 438

Datación radiométrico de fósiles, 517

DDT, pesticida, 155

- magnificación biológica en la red alimentaria, 1202

Decápodos, 664

Deforestación, 606

bosque experimental de Hubbard Brook, 1078, 1198, 1199f

bosques tropicales, 1209f, 1212, 1221f Deleciones

de nucleótidos, como mutación puntual, 330f

Delesseria sanguinea, 550f

Delfin, 821f

intercambiador de calor contracorriente, 836f Demografía, 1139

- tablas de vida y curvas de supervivencia, 1139

tasas reproductivas, 1140

Dendritas, 1014

receptores de estiramiento, 1047f

termorreceptores, 1049

cambio poblacional, 1148

determinación del equilibrio, 1148f

tasas de natalidad/mortalidad independientes de la densidad, 1148

Dentición, adaptaciones evolutivas, 862, 863f Dependencia de anclaje, 232f

Depredación, 1161

ciclos poblacionales y, 1152f

como factor limitante de la población, 1150

comportamiento de forrajeo y riesgo de, 1122 diferencial, efectos sobre la evolucion del

guppy, 447f herbivorismo, 1163

por hongos, 610f

por parásitos y patógenos, 1163

Depredadores

adaptaciones, 1045f

defensas contra los, 23f, 32f, 813

especies clave como, 168f, 1169f

hongos como, 610f

mimetismo y defensa contra, 23f

semilla, 1161

variaciones conductuales en la selección de presas, 1119f

Depresión, 1025, 1040

Deriva continental, 527, 528f - historia, durante el Fanerozoico, 529f

movimientos de placa, 528f

Derivadas, 721 Dermis, 717

- animal, 835f

Derrames de petróleo, biorremediación, 406, 546f

Desarrollo, 411

animal, 412, 627f, 987

apoptosis, 427

cerebro, 1028f comparación con el desarrollo de las plan-

tas, 414f, 433 conservación de los genes del desarrollo, 431f

del embrión, 412, 414f, 485, 627f, 988 determinantes citoplasmáticos, 420, 421f, 423, 987

diferenciación celular, 420, 421f, 987

epigénesis y forma animal, 987

fertilización, 978, 979f genes *Hox*, 432f, 485, 627

impronta genómica, 289, 364

inducción y señalización celular, 421f

linaje celular, 426f

morfogénesis, 987, 1001 organismos modelo para el estudio, 412f,

organogénesis, 997f, 998f

panorama general, 987

patrón de formación, 421, 1006 regulación hormonal en los insectos, 960f

segmentación del cigoto, 627f, 979f, 992

destino celular, 1003 división celular, diferenciación celular y mor-

fogénesis, 412

embrionario, 412 animal, 412, 414f, 627f, 988

desarrollo cerebral, 1028f

destino celular, 1003 división y diferenciación celular, 413

genes Hox, 627

humano, 978, 979f, 980f, 987f, 1028

morfogénesis, 413, 987

vegetal, 414f, 777f

- novedad evolutiva, 482
- organismos modelo para el estudio del, 412
- regulación hormonal en insectos, 960f
- vegetal, 728, Véase también Crecimiento vegetal
- organismo modelo Arabidopsis para el estudio del, 413f, 728, 729f
- biología molecular y estudio del, 728
- desarrollo embrionario, 777f
- división celular y expansión celular en el, 729f, 730f, 796
- expresión génica y control de diferencia-ción celular, 732, 733f formación de patrones, 730
- formación de patrones en flores y, 429f, 430f, 431f
- genes de identidad de órgano en el, 431f
- mecanismos, 429
- meristemas apicales y, 576f
- señalización celular, regulación transcripcional y, 429 señalización celular, inducción y, 421f
- totipotencialidad, 415

Descendencia con modificación, 16, 18f, 443, 444f, Véase también Selección natural

Descomponedores

- hongos, 620, 1186f
- procariontes, 544, 1186

Descomposición en el ecosistema, 1185

Desechos nitrogenados, filogenia animal correlacionada con la forma de los, 927

Desetiolación en vegetales, 789 Deshidratación de la célula animal, 136

Desmosomas, 120, **121**, 627 Desnaturalización, **84**, 85f

DNA, 388

Desnutrición, 846, 849, 1156

- enfermedades causadas por, 849f
- reducción de, humana, 784

Despolarización, 1018

Destino celular en el desarrollo animal, 1003

labio dorsal del blastoporo, efectos en el, 1006f

Determinación del sexo, bases cromosómicas, 282f

Determinantes citoplasmáticos, 420, 987

- diferenciación celular, 420, 421f
- formación de patrones, 423

Detritívoros, 1186

Deuterostoma

- Chordata, 641f, Véase también Cordados (Chordata)
- desarrollo del protostoma versus, 632f
- destino del blastoporo, 632
- Echinodermata, 641f
- formación del celoma, 632
- segmentación, 631

Diabetes mellitus, 956

- tipo I, 956
- tipo II, 956

Diacilglicerol (DAG), 212

Diafragma, 888, 983

Diástole, 872

Diatomeas, 559, 560

Dicotiledóneas, 602

germinación y cotiledones, 780f

Dictyostelium discoideum, ciclo de vida, 566f

Diencéfalo, 1028

Diente de león, tamaño de la cosecha de semillas, 1142f

Dientes

- mamíferos, 694
- orígenes, 679
- película biológica en la superficie, 539f

Dieta, Véase también Alimentos, Nutrición

- dentición, 862, 863f
- elección de pareja, en Drosophila, 1113f

- enfermedad y, 847, 849f vegetariana, 850f

Diferenciación celular, 362, 413, 987

- desarrollo embrionario y, Véase Desarrollo embrionario
- determinación de células musculares y, 419f, 420
- determinantes citoplasmáticos que afectan la, 420, 421f, 987
- en las plantas, 732, 733f
- señales célula con célula y, 420, 421f, 429

Difteria, 339

Difusión, 130

- de solutos, 131f
- energía libre, 146f facilitada, 133

Digestión, 853

- canales alimentarios, 854f
- control hormonal, 860f
- estómago, 857
- extracelular, 853, 853
- función enzimática, 859f
- intestino delgado, 858
- intracelular, 853
- de sustancias, 107f

Dihíbridos, 257

Dimetrodon, mandíbula y huesos del oído, 695f Dinámica biológica del Proyecto de Fragmentos Forestales, Brasil, 1221

Dinámica poblacional, 1137f, 1150

Dinobrion, 560f

Dinoflagelados, 555

mitosis, 228

Dinosaurios, 629, 689

- cuidado parental, 690f
- presión arterial, 877
- Sereno P., búsqueda de fósiles, 15f

- Dióxido de carbono (CO2) atmósferico y cambio climático, 1196f
- enlace covalente del, 60
- pigmentos respiratorios y transporte del CO2 respiratorio, 893f

Diphasiastrum tristachyum, musgo en clava, 587f Diplomonados, 553f

Diplópodos (milpiés), 659f Disacáridos, **70**, 71f, Véase también *Sacarosa* Disentería amebiana, 564

Disfunción eréctil, 211, 948

Dispersión aleatoria en poblaciones, 1138f

Dispersión de organismos, 1084 Distribución de las especies, 1083

- clima, 1087
- conducta, selección del hábitat
- dispersión, 1084
- factores abióticos, 1086
- factores bióticos, 1085
- Distribución geográfica de las especies, 1083
- factores abióticos, 1086
- factores bióticos, 1085
- clima y, 1087
- dispersión y factores de distribución, 1084
- factores limitantes de, 1084f

Distribución independiente de los alelos en los gametos, 274, 275, 278

Distribución en mosaico, medioambiente, 1173f Distrofia muscular de Duchenne, 283, 403

Diuresis, 936 Diversidad de especies, 1165, 1210, Véase tam-

bién Biodiversidad Diversidad subvacente de la vida, 15f

- División celular, 218 banda de la preprofase y plano de la, 730f
- citocinesis, 224
- desarrollo embrionario y papel de la, 218f
- factor de crecimiento derivado de las plaquetas (PDGF) y, 231f

- fisión binaria en las bacterias, 226, 227f
- funciones, 218f
- inhibición dependiente de la densidad, 231, 232f
- mitosis y, 221, 224, 225f, 226f, 227
- papeles clave de la, 218
- plano y simetría en la morfogénesis vegetal, 729f
- renovación de tejidos y papel de la, 218f reproducción y papel de la, 218f
- División parasimpática del sistema nerviso autónomo, 1027f
- División simpática del sistema nervioso autónomo, 1027
- DNA (ácido desoxirribonucleico), 7f, 86
- amplificación por reacción en cadena de polimerasa, 391f
- bases nitrogenadas, 87f, 88, Véase también Bases nitrogenadas
- cadenas, Véase Cadena(s) de DNA
- complementario (cDNA), 400
- circular, 289, Véase también Plásmidos complejo DNA-proteína, Véase Cromatina
- complementario (cDNA), 390
- cromosomas, Véase Cromosoma(s)
- desnaturalización, 388
- duplicación y divergencia en segmentos de, 378
- ensayos de micromatrices, 400
- estructura de la cromatina y empaque, 359, 361f
- estructura de doble hélice, 7f, 88f, 89, 293f
- extremo cohesivo, 386
- fragmento de restricción, análisis de diferencias, 392
- genes como segmentos de, Véase Gen(es)
- isótopos radiactivos e investigación, 35f
- mapeo físico de fragmentos, 396f
- metilación, 284, 289, 364
- impronta genómica, 289 micromatrices, 384f, 400
- DNA nuclear, 109
- plásmidos, 537 proteínas especificadas, 86f, Véase también
- Síntesis de proteínas
- recombinante, 384, 385f, 386f conjugación bacteriana, plásmidos, y, 349 enzimas de restricción y producción de,
- 386f
- producción, panorama general, 385 repetitivo, 375, 375, 376 replicación, 88f, 303 apareamiento de bases a la cadena molde, 299f, 300f
- bacteriano, resumen, 304f
- bacterias, 346, 347f, 350f
- disposición antiparalela de las cadenas de DNA, 297f
- marcadores radiactivos para el estudio, 35f
- modelos, 299f, 300f
- orígenes en eucariontes, 302f
- procariontes y eucariontes, 537 prueba y reparación, 305
- rodante, 350f
- satélite, 377 secuencia de nucleótidos, Véase Secuencias de
- de secuencia simple, 376
- secuencias, Véase Secuencias de DNA segmentos intrón y exón, 318, Véase también Exones; Intrones
- telómeros, extremo de la molécula, 306f, 307 transcripción de RNA dirigida por, Véase
- Transcripción DNA ligasa, 303, 304c, 386
- DNA recombinante, creación, 386f

DNA polimerasas, **301**, 302, 303, 305, 306 Doble hélice, 7f, **88**, 89, 296, 297f, 298, Véase también DNA (ácido desoxirribonucleico)

apareamiento de bases, 89, 298f cadenas complementarias, 89

estructura antiparalela, 89, 297f

Dobzhansky Theodosius, 455

Dodd, Diane, aislamiento reproductivo en poblaciones divergentes de *Drosophyla*, 477f Dólar de arena, 641f

partición en el embrión, 992f

endorfinas y reducción del, 43, 81, 952prostaglandinas y sensación de, 948, 1049 receptores sensoriales para el, 1049

Dominancia apical, 715

control mediante citocininas, 796f

Dominancia incompleta, 260, 261f

Dominios, proteína, 319, 360

correspondencia entre exones, 319f

Dominios bucle, empaquetamiento del DNA y la cromatina en, 361f

Dominios de la vida

filogenia, Véase Filogenia

sistema de tres dominios, 14f, 530, 532

Donoghue, Philip, 679 Doolittle, Ford, 525

Dopamina, 1025, 1039, 1041

Doppler, Christian, 252

Dormancia de semillas, 779 - ácido abscísico, 798, 799f

Down, sindrome, 287

Dragón de Komodo, 689f

Drosophila, Véase Mosca de la fruta (Drosophila) Dubaulia waialealac, 481f

Dubautia laxa, 481f Dubautia linearis, 481f

Dubautia scabra, 481f Dugatkin, Lee, 1131

Dulse (Palmaria palmate), 567f

Duodeno, 858 Duplicación

- cromosomas, 286

genes, 459

Duramen, 727

Dyson, Freeman, 516

Ebola, virus, 344 Écdisis, 634, 635f, 657 Ecdisona, 960 Ecdisozoos, 634

Echinoidea, 666c, 667f, Véase Erizos Ecografía, estudios fetales, 984f

Ecología, 1080

biología evolutiva, 1081 biomas acuáticos, 1092

biomas terrestres, 1098

biósfera, 1083, Véase también *Biosfera* de la comunidad, **1082**, 1159

especies dominantes y especies clave,

- interacciones interespecíficas, 1159

comunidades

conductual

genética y, 1109

selección natural y, 1118

conservación, Véase Biología, conservación

distribución de especies, 1083 del ecosistema, 1082, Véase también Ecosistemas

esfera de acción, 1080

factores bióticos y abióticos, 1081 del organismo, 1082

organismos, 1082

- organismos y ambiente, 1081 - paisaje, 1082, 1082, 1220, 1220 - poblaciones, 1082, 1136

capacidad de carga del medioambiente, 1145

crecimiento de la población humana, 1136, 1152

influencias bióticas y abióticas sobre las

poblaciones, 1148 rasgos de la historia de vida como producto de la selección natural, 1141

problemas ambientales, 1083

procariontes, 544

de restauración, 1209, 1224

recuperación de desastres en las comunidades, 1226f

restauración de ecosistemas degradados, 1224

subcampos, 1082

Ecosistemas, 4f, 1082, 1184, Véase también Biomas

acuáticos, 1188

agua dulce, 1187f, 1188

enriquecimiento de nutrientes, 1200

marino, 1166f, 1187f, 1188

ciclos químicos, 160f, 1184, 1195

comunidades de especies, Véase Comunidades

efectos de la precipitación ácida, 55

energía y materia, 1184

estructura trófica, 1166 flujo de energía, 160f, 1184

fragmentación, 1220

impacto del hombre, 1200

límites, 1220f, 1221

nivel de biodiversidad, 1211

papel de los hongos, 620

papel de los procariontes, 544

productores y consumidores, 6

terrestres

cadena alimentaria, 1166f

productividad primaria, 1187f

terrestres y pantanos, 1190

transferencia de energía entre niveles tróficos, 1191

Ecotono, 1099

Ectodermo, 631, 994

Ectomicorrizas, 766, 767f

Ectoparásitos, 1163

Ectoproctos (briozoos), 640f

Ectotermos (animales ectotérmicos)

- presupuestos energéticos, 830, 831f

reptiles, 689

termorregulación, 833

Ecuación de Nernst, 1016

Efecto Allee, 1146

Efecto Bohr, 893

Efecto cuello de botella, 461f
- efecto fundador y aislamiento, 462

Efecto fundador, 462

Efecto invernadero y calentamiento global, 1204 Eficiencia de producción en ecosistemas, 1191 Eficiencia trófica, pirámides ecológicas, 1192,

1193f

Ejercicio

Eldredge, Niles, 481

Electrocardiograma, 874

Electroforesis en gel, 392

de fragmentos de restricción, 392, 393f Electrón, 34

enlace iónico y transferencia de, 41f

flujo cíclico y no cíclico en reacciones de luz fotosintéticas, 190f, 191f

niveles de energía, 36

orbitales, 38f, 39

de valencia, 38, 38

Electronegatividad, 40 Electroporación, 390 Elefantes

- árbol evolutivo, 443, 444f

- crecimiento exponencial en la población de África, 1144f

marinos, efecto cuello de botella en poblaciones del norte, 461f

sobreexplotación en África, 1214

termorregulación, 837f

Elemento(s), 33

- Alu, 376

ciclos en el ecosistema, 160f, 1184, 1195

de control distal, 365

de control proximal, 364

- de control, gen eucariótico, 367f - cuerpo humano, 33c

esenciales, 757

esenciales para la vida, 33

órbitas de electrones de dieciocho, 37f

requerimientos nutricionales de las plantas, 756

- tabla periódica, 37

transponibles, **351**, 371, 375

- DNA repetitivo, 375, 376

- evolución genómica, 380

- movimiento en eucariontes, 376f

secuencias de inserción, 351, 352f

secuencias relacionadas, 376

- - transposones, 352, 375

- de los vasos, 719 - conducción de agua, 719f

Elicitores, 814

Elton, Charles, 1166, 1167

Embarazo, 978 anticoncepción, 982

en seres humanos, 915, 978

- inmunología del, 915

Émbolo, 883

Embriofitos, plantas, 575f Embriología, 411, Véase también Desarrollo embrionario

Embrión

células madre, 418 desarrollo (Desarrollo embrionario)

epigénesis, 987

estructuras homólogas, 448, 449f fertilización y formación en animales, 978,

formación de patrones, Véase Formación de patrones

genes de efecto materno (polaridad-huevo),

efectos, 424f organogénesis, 997f, 998f

plantas, 577f, 777f de pollo, estructuras homólogas en el hombre,

449f segmentación del cigoto y formación del embrión humano, 979f

Emociones, cerebro humano, 1034

Empalmosoma, 319f

Emú, 693f

Enantiómeros, 62, 63f aminoácidos en las proteínas, 79f

fármacos, 63f Encefalitis, virus, 337

Encéfalo, 1028, Véase también Corteza cerebral cerebelo, 1030

control respiratorio, 890 diencéfalo, 1028, 1030

tálamo y epitálamo, 1030

tronco encefálico, 1028f, 1029 Endler, John, investigación sobre la evolución de los lebistes, 446, 447f

Endocitosis, 137, 138f

- mediada por receptores, 137, **138** Endodermis, raíz vegetal, **744**

absorción de agua y minerales, 744, 745f

Endodermo, 631, 994 Endoesqueleto, 1064

humano, 1065f vertebrados, 682

Endolinfa, oído interno, 1053f

Endometrio, 970

Endomicorrizas, 766, 767f

Endonucleasas de restricción, 338

Endoparásitos, 1163 Endorfinas, 952, 1025

estructura, 43f

opiáceos, 1025

Endosimbionte, 523 Endosimbiosis, 550

en serie, 524 secundaria, 551f

plástidos producidos, 551f

Endospermio, 600 - desarrollo, 777 Endosporos, 538f

Endotelio, 874

vasos sanguíneos, 874

aves, 689

presupuestos energéticos, 830, 831f

termorregulación, 833

Energía, procesamiento como propiedad de la vida, 3f, 36, 142, Véase también Bioenergética

acoplamiento, 148

de activación, 150, 151, 152

descenso de la barrera por acción enzimática, 152f

para una reacción exergónica, 151f

cinética, 49, 142

transformaciones entre la energía potencial y, 142f

forrajeo, 1122

flujo en el ecosistema, 6f, 160f, 1184

descomposición, 1185

leyes físicas, 1185 panorama general, 1185f

relaciones tróficas, 1185

formas, 142

leyes de la termodinámica, 143

libre, 145, 145

metabolismo, 146

reacciones endergónicas y exergónicas,

relación con la estabilidad, capacidad de trabajo y cambio espontáneo, 146f

transporte de electrones y cambios de, 171f

locomoción y requerimientos, 1074f

potencial, 36, 142, 142f

química, 142, 828

riqueza de especies, agua, 1176f

transferencia entre niveles tróficos del ecosistema, 1191

vida, tema biológico, 27f

Enfermedad de Alzheimer, 290, 1040 Enfermedad cardiovascular, 76, 847, 882

Enfermedad de células falciformes

identificación de la mutación del alelo de célula falciforme, 393f

mutación puntual como causa, 328, 329f

sustitución de aminoácido en la hemoglobina,

- ventaja de los heterocigotos, paludismo, 466f Enfermedad de Chagas, 554

Enfermedad del mosaico del tabaco (VMT), 335f

estructura, 336f

Enfermedad de Parkinson, 623, 1041

- L-dopa y tratamiento, 62, 63f Enfermedad del sueño, 401, 554f, 664

Enfermedad de Tay-Sachs, 261

alelo dominante, fenotipo, 261

Enfermedad vegetal

defensas vegetales contra patógenos, 813

formación de patrones, 730

hongo como causa de, 622, 797

roya blanca y mildiú, 558

viral, 335f, 345

alergias, 916 cáncer, Véase Cáncer

cardiovasculares, 882

cerebro y sistema nervioso, 1039

disfunción eréctil, 948

en vegetales, Véase Plantas, enfermedades

excitación de la fibra muscular por la neurona motora, 1069

fúngicos, 622

hormonales, 952, 953f

inmunodeficiencia, 917

parásitos causantes de, Véase Parásitos

patógenos causantes de, Véase *Patógenos* proteínas G, 206f, 211

reproducción sexual y resistencia a, 469

terapia génica, 403

trastornos del crecimiento, 952

vacunación, 914

viroides y priones causantes de, 346f

caso de estudio del oso pardo, 1217

tamaño efectivo de la población, 1216 tamaño mínimo de población viable, 1216

vórtice de extinción, 1215

Enfriamiento por evaporación, 50

animales, 837

transpiración en las plantas, 749

Engelmann, Theodor, 187f, 188 Engelmann, experimento de, 187f Enhydra lutris, como predador, 1169f

Enlace doble, 40

Enlace de hidrógeno, 42 en las moléculas de agua, 47, 48f

RNA y, 327

Enlace peptídico, 80 Enlace simple, 40

Enlaces covalentes, 39

carbono, 60 doble, 40

en cuatro moléculas, 40f

formación, 39f

no polar y polar, 40, 41f

Enlaces fosfato de alta energía, 148

Enlaces iónicos, 41

transferencia de electrones y, 41f

Enlaces químicos, **39** - covalentes, 39f, 40, 60

de carbono, 59

de hidrógeno, 42

débiles, 42

interacciones de van der Waals y, 42 iónicos, 41f, 42

reacciones químicas y, 44

Enlaces químicos débiles, 42

Entalpía, 145

Entamoeba, 564 Entrada sensorial, 1013f, Véase también

Mecanismos sensitivos

Entrecruzamiento, 247, 278, 348 desigual y duplicación de genes, 378f

intrones, 319 producción de cromosomas recombinantes,

recombinación genética de genes ligados, 278, 279f, 280f

Entropía, 144

Envoltura nuclear, 102

Envoltura viral, 336

de los virus animales, 340, 341f

Enzima(s), 77, 150

adecuación inducida entre sustrato y, 153f

barrera de la energía de activación, 150

catálisis en el sitio activo, 152, 153f, 154

catalizadores, 77, 150 ciclo catalítico, 78f, 153f

cofactores, 155

corrección y reparación del DNA, 305

digestivas, 857, 858, 859f

efectos de la temperatura y el pH, 154

especificidad de sustrato, 152

hipótesis de un gen-una enzima, 310, 311f

inducibles, 354, 355

operón lac y síntesis regulada de, 355f

inhibidores, 155f

lisozimas, conformación, 81f

localización en la célula, 157

proteína de membrana, 128f

regulación alostérica, 156 replicación del DNA, 301, 304c

reprimibles

operón trp, 353, 354f

de restricción, 338, 386 - producción de DNA recombinante, 386f

sitio activo, 152, 153f

sustratos, 152

unión normal, 155f

Eosinófilos, 880f, 881, 900 Ephedra, 594f

Ephrussi, Boris, 310

Epiblasto, 994, 1000 Epicótilo, 778

Epidermis

animal, 835f vegetal, 717, 813

Epidídimo, 971 Epífitas, 767, 768

Epigénesis, 987

Epiglotis, 856 Epinefrina

distintas respuestas a, 947f

estrés y secreción, 947f señalización celular y descomposición del glu-

cógeno, 213f Episoma, 349

Epistasis, 262, 263f

Epitálamo, 1030

Epitelio cilíndrico, 824

Epitelio cúbico, 824

Epitelio estratificado, 823, 824f

Epitelios glandulares, 823

Epitelio simple, 823 Epitelio de transporte

nefrón renal, su papel, 933f y excreción de sales en las aves marinas, 926f

Epstein-Barr, virus, 370, 910

Equilibrio

hídrico

calórico, 846 energía libre, 145, 146f

en animales de agua dulce, 924

en animales marinos, 924, 926f

en animales terrestres, 925 en células con paredes, 133f

en células sin paredes, 133f en ratas canguro versus seres humanos, 925f

metabolismo, 147

órganos en vertebrados, 1052, 1053f

químico, 44

trabajo, sistemas cerrados y abiertos, 147f Equinodermos (Echinodermata), 641f

anatomía, 665f

clases, 666c

erizos de mar, dólares de arena, 667f, Véase también Erizo de mar (Echinoidea)

Equinodermos (Echinodermata) (Cont.)

estrellas frágiles, 666, 667f estrellas de mar, 665f, 666, 667f

lirios de mar, plumas de mar, 667f

margaritas de mar, 666, 667f pepinos de mar, 666, 667f

sistema nervioso, 1012f

Equipos de investigación interdisciplinarios, 11 Equisetum arvense (cola de caballo), 587f

Equivalencia genómica, 415 - células madre animales y, 418

- totipotencialidad en las plantas y, 415f

Era cenozoica, 519c, 521f, 629

Era neoproterozoica, 628

Era paleozoica, 519c, 521f, 527, 596, 629

Era proterozoica, 526f

Ergotismo, 622

Ericksson, Peter, 1038 Eritrocitos, 825f, **880**, Véase también *Glóbulos* rojos (eritrocitos)

Eritromicina, 537

Eritropoyetina, 881

concepto morfológico, 476

Erizo de mar (Echinoidea), 475f, 641f, 667f

afectación en la distribución de las algas,

- fertilización de los huevos, 989f, 990f

gastrulación, 995f

Esbozo del miembro, 1007f, 1008f

Escala de Celsius, 49

Scala naturae (escala natural), 439

Escalas

Escamas

peces, 682

reptiles, 688

Escarabajo, 1080f

bombardero, 32f

Escarlatina, 339

Escherichia coli (E. coli)

bacteriófago T2, infección, 294, 295f

bacteriófago T4, infección, 334f

colon humano, 542f, 862 cromosoma y DNA, 537f

experimento de Hershey y Chase, 294, 295f,

genoma y replicación, 346, 347f

mapa del genoma, 394 patógeno, 460, 546

proteína chaperona, 85

recombinación genética, 346, 460

replicación del DNA, 300, 347f

sitio de restricción, 386f

tasas de reproducción, 538

transcripción y traducción, 328f

- transposición de elementos genéticos, 351 Esclerosis lateral amiotrófica (ELA), 1069

Esclerosis múltiple, 917, 1015

Esclerótica, 1058, 1059f

Escorpiones, 641f, 659f

Escroto, 971

Escutelo, 778

Esfigmomanómetro, 877f

Esfinter(es)

pilórico, 855f, 858

precapilares, 877, 878f

tracto digestivo, 855 Esófago, 856

peristalsis, 856f

Espacio perivitelino, 989

Espacio tilacoide, 182, 183f

Especiación, 472

alopátrica, 476f, 477, 480

diversidad biológica, 472

patrones de cambio evolutivo (anagénesis y cladogénesis), 472f

simpátrica, 476f, 478

- y concepto de especies biológicas, 473

y genética, 481

y radiación adaptativa, 480

Especies, 1168f, 1169f

amenazadas, 1210 clasificación, Véase *Taxonomía*

clave, 1168

alteración de las cadenas de interactiones que comprometen a, 1214

como trasplantes, 1084

comparación de genomas, 400

composición del bioma, 1099

concepto de especies biológicas, 473

concepto filogenético, 476

concepto paleontológico, 476

conservación, Véase Biología, conservación distribución, 1083

diversidad, Véase Biodiversidad

dominantes, 1168

en las comunidades, Véase Comunidades

en peligro, 1210

en peligro y amenazadas, 1210

endémicas, 450

espectro, 1081f, 1085f

extinción, Véase Extinción de especies

fundadoras, 1169 hermanas, 476

introducidas, 1213

como amenaza a la biodiversidad, 1213

invasoras, 437, 1168, 1168

origen de nuevas, Véase Especiación

ovíparas, 681

ovovivíparas, 681 poblaciones, Véase *Poblaciones*

riqueza y abundancia relativa, 1165

vivíparas, 689

Espectro de absorción, 187

determinación mediante espectrofotómetros, 187f

importancia fotosintética, 187f

Espectro de acción, 188, 802

- para la fotosíntesis, 187f, 188 Espectro de dominancia alélica, 260

Espectro electromagnético, 186

Espectrofotómetro, 186

determinación del espectro de absorción, 187f

Espermatogénesis, 973 Espermatogonia, 975

Espermatozoide, 964

desarrollo en humanos, 973, 975f movimiento de los flagelos, 115f

plantas, 592, 593f

Espirogira, 550f

Espiroquetas (bacterias), 543f

Esponjas (Porifera), 639f

anatomía, 642f

digestión de los alimentos, 853

Esporangio, 577f, **577**, 774 - en hongos, 615f

Esporas, 242, 576

de las plantas, 576, 577f

plantas fosilizadas, 578f

Esporocitos, 577

Esporófilos, 586 Esporofito, 242, 576

como etapa diploide del ciclo celular, 242

en briófitas, 580, 581f

en plantas con semillas (angiospermas), 592f, 593f, 771, 772f

en plantas vasculares sin semillas, 584, 585f

fosilizado, 578f

relación con el gametofito, 592f

Esporopolenina, 557f, 574

Esporozoítos, 555 Esqueleto

- animal, 1063

- endosesqueleto, 1064

exoesqueleto, 657, 1064

hidrostático, 1063, 1064f

humano, 1065f

locomoción, 1073

músculos, 1066

origen de los huesos, 679

- sostén y tamaño del animal, 1064 Esqueleto hidrostático, 1063

Esqueletos de carbono, 61

Esquistosoma (Schistosoma mansoni), 639f

ciclo vital, 647f

Esquistosomiasis, 30, 647f

Esquizofrenia, 1039

Estabilidad, relación con la energía libre, 145, 146f

Estaciones, clima y efectos, 1088f, 1090, 1091f Estado de transición, activación de las señales

químicas, 151 Estado de vigilia, cerebro humano y, 1029

Estados Unidos

biomas acuáticos, 1094f, 1095f, 1096f

biomas terrestres, 1100f, 1101f, 1102f, 1103f espectro de hayas americanas, 1092f

estructura de edad de la población, 1154f,

1155 lluvia ácida, 55, 1202f

poblaciones de zanates mexicanos, 1085f

Estafilococo sp., 543f

Estambres, flores, 429f, 430, 598, 772

Estanques, Véase también Lagos protistas en el agua de los, 549

recambio en, 1091f

Estatocisto, 1050 Esteroides, 77

anabólicos, 959f Estetoscopio, 877f

Estigma, flor, 598, 772

Estímulo para la impronta genómica, 1108 Estirpe celular, 426

de los nematodos, 426f Estivación, 841

Estolones, 715f

Estómago, 857

adaptaciones evolutivas, 863f

capas de tejido, 827f

defensas, 899

secreción de jugo gástrico, 857

superficie interior, 857f

úlceras, 858f Estomas, 182, 183f, 581, 724

células guardianas y apertura/cierre, 750f

evolución, 581

Estorninos como especies introducidas, 1214

Estradiol, 63f Estramenopilos, 558

algas doradas, 560

algas pardas, 560 diatomeas, 559

flagelos, 558f oomicetos, 559f

Estrella de mar (Pisaster ochraceous), 641f, 667f

anatomía, 665f

branquias, 885f

como predador de, 1168f

defensas innatas, 902 sistema nervioso, 1012f Estrella serpiente (Ophiuroidea), 667f

Estrellas pluma (Crinoidea), 666, 667f Estreptomicina, 322

ambiental, respuesta de las plantas, 810 secreciones suprarrenales como respuesta, 957f

Estría primitiva, 996

Estribo, 1051

Estro, 973 Estróbilo, 586 Estrógeno, 958

receptores intracelulares, 947 Estroma, 110, 111, 182, 183f, 185f

Estromatolitos, 521, 522f

Estructura cuaternaria de proteína, 81, 83 Estructura y función, organización biológica y correlación, 27f

Estructura primaria de proteínas, 81, 82 enfermedad de la anemia drepanocítica rela-

cionada con la, 84f Estructura secundaria de una proteína, 81, 82

Estructura terciaria de una proteína, 81, 83 Estructura trófica en las comunidades, 1166 cadenas alimentarias, 1166f

redes alimentarias, 1166 Estructura vegetal, 712

crecimiento, Véase Crecimiento vegetal

destino del desarrollo de las células que afecta al, 732

división celular y expansión celular que afecta la, 729

expresión génica y diferenciación celular que afecta al, 732, 733f

formación de patrones, 730

monocotiledóneas y dicotiledóneas, 603f panorama general, 713f

plasticidad, 712

raíces, tallos y hojas, 713 sistema de tejidos, 717

tipos celulares, 717, Véase también Células vegetales

Estructuras homólogas, 448

Estuarios, 1095

red alimentaria parcial en Bahía de Chesapeake, 1167f

Etano, forma de la molécula, 60f

Etanol, 64

Eteno, forma de la molécula, 60f

Etges, William, 1113 Ética

clonación humana, 417

tecnología del DNA, 26, 404, 407 Etileno, 799

abscisión de las hojas, 800, 801f

apoptosis de la raíz, 811 maduración del fruto, 801

muerte celular programada, 800

triple respuesta, 799

Etiolación en las plantas, 789 Etología, 1107

cognitiva, 1117

Eucaria (dominio), 507f Eucariontes

animales, Véase Animales

células, Véase Células eucariontes cilios, 15f, Véase también Cilios

clonación y expresión de los genes, 390 clonación de genes en plásmidos bacterianos,

386, 387f, 388, 389f

endosimbiosis, 523, 550

filogenia, 552f

genoma, Véase Genoma eucarionte

hongos, Véase Hongo(s)

origen y relación con procariontes, 523, 524f,

plantas, Véase Planta(s)

pluricelularidad y evolución, 525

protistas, 549, Véase también Protistas

Eucromatina, 360

Eudicotiledóneas, 602, 603f

desarrollo del embrión, 777f

monocotiledóneas, comparación, 603f

tejido madre, 724f Euglena, 529, 554f

Euglénidos, 554

Euglenozoos, 553

Eumetazoos, 633, 643 Euriptérido, 658

Europa, 514

precipitaciones ácidas, 55f, 1201f

Euryarchaeota, 544 Evaluación genética

evaluación fetal, 270f

reconocimiento de portadores, 269

Evaporación, 50, 835

Evapotranspiración, 1176, 1190

potencial, 1176

producción primaria de la red terrestre, 1190f

real, 1190

riqueza de especies, 1176f

Evitación de la sombra en las plantas, 804 Evo-devo (biología evolutiva y del desarrollo), 601

Evolución, 15, 438

adaptación, Véase Adaptación evolutiva

anagénesis y cladogénesis, 472f

angiospermas, 601 animales, 628

aves, 692

código genético, 314

coevolución, 1164

compuestos orgánicos, 59

convergente

animales acuáticos, 821f

biomas terrestres, 1099

marsupiales y mamíferos euterios, 450, 494f, 696f

ovomicetos y hongos, 558

cordados, 674

cultura humana, 1132

DNA y proteínas como medida de, 89

efectos de la predación diferencial sobre los guppy, 447f

eucariontes, 523

genes que controlan el desarrollo, 484

gimnospermas, 596 gradualismo, 440

hojas, 585, 586f humana, 701

bípedos, 703

características derivadas de los humanos,

primeros homínidos y, 730

primeros seres del género Homo, 704

macroevolución, 472

mamíferos, 694

mandíbula y huesos del oído en mamíferos, 695f

microevolución, Véase Microevolución

mitosis, 227f, 228

mosaico, 703

multicelularidad, 525

novedad evolutiva, 482

obesidad, 848

origen de las especies, Véase Especiación

plantas, 579f

plantas vasculares, 584

plantas, a partir de algas verdes, 573

plantas, plantas con semilla, 591

poblaciones, 454

procariontes, 521

rasgos de conducta, 1118

reptiles, 689

selección natural, 16f, 17f, Véase también Selección natural

síntesis moderna de las ideas de Mendel y de Darwin, 455

sistema digestivo en vertebrados, 866

tetrapodos, 684, 685f

virus, 342

Exaptación, 483

Exclusión competitiva, 1160

Excreción, 922

Éxito reproductivo desigual, selección natural, 16 Exocitosis en el transporte de grandes moléculas,

Exoenzimas, 609

Exoesqueleto, 657, 1064

artrópodos, 74f, 657f

Exones, 318

correspondencia entre dominios de proteínas. 319f

Exotoxinas, 546

Expansinas, 795

Expansión celular, 730

en las plantas, 731f

Expectativa de vida, 1155 en Costa Rica, 1229

Experimento controlado, 23 Experimento FACTS-1, efectos de la elevación

del CO₂, 1204 Explosión cámbrica, 526, 629

Extensión convergente, 1002 morfogénesis animal y láminas de células,

1002f

Exteroceptores, 1046 Extinción de especies, 1209

masiva, 518

- sobreexplotación, 1214 Extremo carboxilo, proteína, 82f, 323

Extremo de la raíz, 713f, 721

Extremófilos, 541

Extremos cohesivos, DNA, 386

Facilitadores en la comunidad, 1170 Factor de crecimiento, 231, 948

activación de genes específicos por, 213f

proteína morfogénica del hueso BMP-4, 1006 regulación del ciclo y la división celular por,

de fibroblastos, 1007 derivado de plaquetas (PDGF), 231f

como regulador local, 202

Factor F, 349

Factor de liberación, 324

Factor natriurético auricular (FNA), 938

Factor Rh, 915 Factores de elongación, síntesis de polipéptidos,

323, 324f Factores de iniciación, síntesis de polipéptidos y, 323

Factores de transcripción, 316, 364

específicos, como intensificadores, 364, 365f

general, 364

papel en el control de la transcripción de los genes eucariontes, 316f

FADH,, como fuente de electrones en la cadena

de transporte de electrones, 171f Fagocitosis, 107, 137, 138, 899, 900f eliminación de antígenos mediada por anti-

cuerpos y, 913f

lisosomas y, 107f Fago(s), 294, 336, Véase también Bacteriófago

lambda, cíclos lítico y lisogénico, 338, 339f

T2, infección de E. coli, 294, 295f T4

ciclo lítico, 338f

estructura, 336f

infección en E. coli, 334f

virulento, 338 Familia multigénica, 377

Fármacos, Véase también Productos farmacéuticos

antibióticos, Véase Antibióticos

Fármacos (Cont.)

antivirales, 343

enantiómeros, 62, 63f HIV y SIDA, 918

penicilina, 623

Prozac, 1025, 1040

psicoactivos, 1025

retículo endoplasmático liso y desintoxicación,

Viagra, 201, 211

Fascículos vasculares, 717

Fase de flujo menstrual, del ciclo menstrual, 977

Fase folicular, ciclo ovárico, 976

Fase mitótica (M) del ciclo celular, 221

Fase proliferativa, ciclo menstrual, 977

Fase S del ciclo celular, 221, 228

Fauna de Ediacaran, 628

Fecundación aleatoria, variación genética a partir de, 248

Fenilalanina, 313, 320 Fenilcetonuria, 458

Fenotipo, 256

relaciones del, a la dominancia alélica, 261

genotipo versus, 256f

impacto del ambiente sobre el, 264

mutante, 276, 277f

- color de ojos de la mosca de la fruta, 277f

norma de reacción, 264

silvestre, color de ojos de la mosca de la fruta, 277f

Fermentación, 161, 174

ácido láctico, 175

alcohol, 175

glucólisis, 174

tipos, 175

Feromonas, 610, 945, 967, 1111

en insectos, 1409f

Fertilización, 967

animales, 967

barreras precigóticas, 473, 474f doble, **599**, 600f, 776, 777

doble, en plantas angiospermas, 600f

erizo de mar, 988

externa, 967

in vitro, 984, **984**

interna, 967

mamíferos, 990, 991f

plantas, desarrollo de la semilla, 593f, 777f

reacción acrosómica, 988, 989f

reacción cortical, 989, 990f

segregación de los alelos, 259f, 275f

ser humano, 978, 979f

Feto, 979

circulación placentaria, 980f

desarrollo humano, 980f

inmunidad pasiva, 914

nacimiento, 981

Fibra de 30 nm, 360, 361f

Fibra de 300 nm, 360, 361f

Fibra(s) muscular(es)

contracción, Véase Contracción muscular

rápidas y lentas, 1071

relajada y contraída, 1067f

tipos, 1071, 1072f

Fibras de colágeno, 823

Fibras elásticas, 823

Fibras reticulares, 823

Fibrina, 882

Fibrinógeno, 880, 882

Fibroblasto, 823

factor de crecimiento derivado de plaquetas y estimulación en el ser humano, 231f

matriz extracelular de la célula animal, 119f, 1002

migración celular en la morfogénesis animal,

Fibrosis quística, 266, 403

enfermedad hereditaria recesiva, 266

Fiebre, 85, 874, 948

Fijación de carbono, 185

ciclo de Calvin y, 185, 193

mecanismos alternativos de, 195

Fijación de nitrógeno, **539**, **764**- por bacterias, 539, 763f, 764
Filamentos de actina, Véase *Microfilamentos* Filamentos delgados, miofilamentos, 1067f Filamentos gruesos, miofilamentos, 1067f

Filamentos intermedios, 113, 118

estructura y función de, 113c

Filogenia, 491

de amniotas, 697f

animal, 633, 638f

árbol de la vida, 491, 507

clasificación taxonómica, Véase Taxonomía

conexión entre clasificación y, 496, 497f

de cordados, 671, 672f, 673

deriva continental y base biogeográfica de la, 528

de eucariontes, 552f

genoma y, 504

homologías moleculares y morfológicas, 492

de hongos, 612, 613f

de mamíferos, 698

de procariontes, 540

registro fósil como evidencia de la, 492

sistema circulatorio como reflejo de la, 867

sistemática, Véase Sistemática

vegetal, 575

Filograma, 499f, 500

Filtración, 929

Fimbrias, 536

Fisiología, 820, Véase también Anatomía y fisiología animal

binaria, en bacterias, 226, 227f, 346, 347f

invertebrados, 964, 965f

Fitoalexinas, 814

Fitocromos, 802

estructura, 804f

como fotoreceptores, en plantas, 790f como mecanismos moleculares de cambio,

Fitoplancton, 550

nutrientes para el, y productividad del ecosistema, 1189f

tiempo de recambio, 1192

Fitoquímicos, 188

Fitzroy, Robert, 441

Flagelados, protistas, 628f Flagelina, 536f

Flagelos, 114

estramenópilos, 558f

Euglenozoo, protista, 553f

hongos, pérdida en la evolución, 613f

movimiento, 115f

movimiento, versus movimiento de cilios,

procariontes, 536f

ultraestructura, 115f

Flavonoides, 575, 766

Flavoproteína, 170

Fletcher, W. J., 1085, 1086f Floema, **584**, **717**, 751

carga y descarga, 752f

flujo de presión de la savia, 753f miembros del tubo criboso y células acompañantes, 719

en raíces, 722f

Flor, 598

completas, 773

completa versus incompleta, 773f

desarrollo, 429f

- diversidad de tipos y estructuras, 773f

efectos ambientales del fenotipo, 264f

estructura, 598f, 772f

formación de patrones en el desarrollo, 429f, 430f, 431f

incompletas, 773

monoica versus dioica, 773f

polinizadores, 604f

señalización celular en el desarrollo, 429

tipo alfiler, 775f

Floración

control hormonal, evidencia, 808f

vernalización, 807

Flujo de electrones no cíclico, fotosíntesis, 190, 191

Flujo de información en las células

hereditaria, en las células, 7

en los sistemas circulatorios, 868

transporte a larga distancia en las plantas y, 743

transporte de la savia del xilema como, 748f

Flujo por presión, translocación de savia en

angiospermas por, 753f Fluorescencia, 189f

Foca, 821f

- efecto de cuello de botella en las poblaciones nórdicas, 461f

grasa, 835

piel del norte, 1136f

Foliculo, 969 Foraminíferos, 563

Forma y función

- anatomía del murciélago, 17f modelo de mosaico fluido de la membrana

plasmática, 130

Formación de patrones, 421

señalización celular y, en C. elegans, 425 cascada de activación de genes y, en Drosophila, 421

genes homeóticos y, 425

información posicional y, 421, 731, 732 muerte celular programada (apoptosis) en la,

secuencias homéoticas y, 431

Formación reticular, 1029 Fórmula estructural, 40

Fórmula molecular, 40

Forónidos (gusanos marinos), 640f, 649 Forrajeo, 1120, 1122

costos energéticos y beneficios, 1122

Fosfatos orgánicos, 65

Fosfofructocinasa, estimulación, 177f Fosfolípidos, 76

estructura de la bicapa formada por autoensamblaje de, en ambientes acuosos, 77f esteroides como, 77

estructura, 76f

modelos de membrana y, 125

Fosforilación, 149

a nivel de sustrato, 165fcascada, 209f

hidrólisis de ATP y, 149

oxidativa, 164

fotofosforilación comparada con la, 192

síntesis de ATP durante la, 164, 170 de proteínas, como mecanismo de transduc-

ción de señales, 209 Fósforo como nutriente vegetal, 761

deficiencia, 759f, 761f

Fósiles, 15f, 439

amniotas, 688

angiospermas, 601f

aves, 693 Burgess Shale, Canadá, 629f

China, 676, 677f

datación, 517

- Ediacaran, 628f
- ejemplos, 493f
- estromatolitos, 521
- gnatostoma, 680 hongos, 612f
- humanos, 706f
- índice, 491f, 517f
- insectos, 660
- libélulas, 491f
- primates, 697
- primeros cordados, 677f
- primeros vertebrados, 679f
- proterozoicos, 526f
- rocas sedimentarias, 439, 440f, 492f
- de transición, 451f
- transicionales, 451f
- trilobitos, 657f

Fotoautótrofos, 181, 182f

- procariontes como, 538, 539f
- protistas como, 550

Fotoexcitación de la clorofila, 189f

Fotomorfogénesis, 802

Fotones, 186

- fotoexcitación de clorofila y absorción de, 189f
- Fotoperiodicidad, 806
- floración, 806

Fotoprotección, 188

Fotopsinas, 1061

Fotorreceptores, 1048

- fitocromos como, 802
- fototropismo en plantas, 792
- procesamiento cerebral de información visual
- en invertebrados, 1057
- de luz azul en plantas, 750, 802
- para la luz infrarroja, 1049f
- en el ojo de los vertebrados, 1057

Fotorrespiración, 195 Fotosíntesis, 181

- absorción y espectro de acción para la, 187f
- papel de la, en la biosfera, 181, 182f
- ciclo de Calvin y conversión de CO₂ a azúcar en, 184, 185f, 193
- cloroplastos como sitio de, 109, 111f, 182
- ecuación química, 183
- flujo cíclico de electrones, 191, 192
- importancia, 197, 198f
- panorama general de las dos etapas, 184, 185f
- mecanismos alternativos de la, para climas áridos y calurosos, 195
- reacciones luminosas, 185f
- reacciones redox, 184
- trayectoria de los átomos a través de la, 184f

Fotosistema I, 190, 191f

Fotosistema I P 700, 190

Fotosistema II, 190

Fotosistema II P 680, 190

Fotosistemas fotosintéticos, captación de luz,

Fotótrofos, 538

Fototropismo, 792, 792, 803f

longitudes de onda de la luz, 803f

Fóvea, 1060

Fraccionamiento celular, 97

Fragmentación, 781

- ecosistemas, 1220
- reproducción asexual a partir de, 965

Fragmentos de Okazaki de cadenas rezagadas de DNA, 303f

Fragmentos de restricción, DNA, 386

- análisis, 392

Fragmoplastos, 574

Franklin, Rosalind, descubrimiento de la estructura del DNA, 297f

Frecuencia cardíaca, 873

Frecuencia de recombinación, 279

Frijoles de soja, bacteroides y fijación de nitrógeno, 765f

Fructosa, hidrólisis de sacarosa a glucosa y, 151f Fruto, 598, 774, 778

- agregado, 779
- desarrollo, 778, 779f
- dispersión de semillas y adaptaciones, 599f
- giberelinas y crecimiento, 797f
- múltiple, 779
- simple, 779
- variaciones de las estructuras, 599f

Fuego

perturbación en una comunidad, 1172, 1173f

Fuente de azúcar, 752

Fuentes hidrotermales de mares profundos, 514f Fuerza protón motriz, 173

Fusión de protoplastos, 782

- G₀, control molecular del ciclo celular, 229
- G₁, fase del ciclo celular, 221
- G₂, fase del ciclo celular, 221, 222f, 228
- control molecular del ciclo celular durante, 230f

G3P (gliceraldehído-3-fosfato), 194

Gage, Fred, 1038

β Galactosidasa, 387

Galápagos, islas

- estudios de C. Darwin de las especies en, 442
- radiación adaptativa y evolución de los pinzones en, 18f, 443f, 450
- pinzones en las, 17

Gametangios, 577f

Gameto(s), 241

- de los animales, 968
- distribución independiente de los cromosomas y variación genética de, 247
- ley de segregación y alelos para la diversidad en las características genéticas, 254
- meiosis como división celular, 220
- número de cromosomas en, 219
- de las plantas, 771, Véase también Gametofito(s)
- variación genética en las poblaciones de, 459
- Gametofito(s), 576
- de las briofitas, 580
- como estadio haploide, 242
- reducción de, en las plantas con semillas, 591, 772, 774
- relación entre las esporofitas y, 592f

Gametoforo, 580, 581f

Gametogénesis, 973

Ganglionares, células, 1061f

Ganglios linfáticos, 878, 901f

- conductas de apareamiento, 1124f
- impronta genómica del ganso silvestre, 1109f Garcilla bueyera
- distribución, 1084
- mutualismo entre el búfalo de agua y la, 1164f
- Garrod, Archibald, 309 Garstang, William, 675
- Gas nervioso sarín, 155
- Gasterópodos, 651
- Gasterosteus aculeatus
- aprendizaje espacial, 1115 conducta territorial, 1108f
- estímulos de signo y patrón de acción fijo, 1108f
- torsión en, 651f

Gastrovascular, cavidad, 643, 854

- en los cnidarios, 643, 868
- transporte y circulación interna en los invertebrados, 868 Gástrula, 627, 994

- organizador de, 1006
- Gastrulación, 627, 994
- capas de tejido embrionario que se forman en,
- en el embrión de ave, 995, 997f
- en el embrión del erizo de mar, 995f
- en el embrión humano, 1000f
- en el embrión de rana, 995, 996f
- clonación de, 417f
- inactivación del cromosoma X y color de la piel, 284f
- Gause, G. F., principio de exclusión competitiva y, 1160
- Gemación en las levaduras, 611f
- Gen(es), 7, 86, 239, Véase también Cromosoma(s); DNA (ácido desoxirribonuclei-
- activación por el factor de crecimiento, 213f
- alelo como forma alternativa de, 253, 255f, Véase también Alelos
- de la avirulencia (avr), 814f
- avirulentos, 813
- avr, avirulencia, 813, 814f
- BRCA1 y BRCA2 en el cáncer de mama, 374
- ced-4, 427
- ced-9, 428
- clonación, Véase Clonación de genes
- clonación en plásmidos bacterianos, 388
- controlados en forma coordinada, 367
- correlación de cromosomas específicos, 276
- corte y empalme del RNA, 318f, 319 definición, 330
- determinación de la función de, 400
- duplicación y distribución de exones, 380
- duplicaciones, 378f, 459
- efecto materno, 424 evolución, control del desarrollo, 484
- expresión, 309
- clonación en los genes eucariontes, 390
- código genético, 312
- diferenciación celular en las plantas, 732, 733f
- diferentes tipos celulares, 415 flujo de información genética, 309
- funciones del RNA, 327 genómica y estudio de grupos de genes,
- 400, 401f identificación de genes que codifican pro-
- teinas, 399
- mutaciones puntuales, 328 en procariontes comparados con eucarion-
- tes, 327, 328f regulación de la transcripción en células eucariontes, 362
 - relaciones entre los genes y las proteínas,
- resumen, 331f
- sistemas de expresión en las bacterias, 390
- traducción, 311, 320
- transcripción, 311, 315 transcripción en las células eucariontes, 311
- virus, 339
- extensión genética de Mendel para dos o más
 - extensión de la genética de Mendel para un gen, 260
- extranucleares, 289 factores de transcripción y controles de, 205,
 - familias multigénicas, 377 FOXP2, 706
- en el genoma humano, Véase Genoma humano
- de la $\tilde{\beta}$ globina

Gen(es) (Cont.)

análisis por fragmentos de restricción, 392, 393f, 394

evolución de, 379f

- familias de genes, 377f, 378
- procesamiento del RNA en la transcripción, 318f

hedgehog, 499f homéotico, 485

homologías moleculares de, 494, 495f

homólogo, 505f

Hox, Véase Hox

de identidad de los órganos, 430

hipótesis ABC para la formación de flores,

- modelo ABC, 734 inmunoglobulina, reordenación de los genes de, 906f
- Lander E. en la identificación de, 236

ligados, 277

- herencia en Drosophila, 277
- mapa de ligamiento, 279, 281f
- recombinación genética (entrecruzamiento) de, 278, 280f ligados al sexo, **283**

bases cromosómicas del sexo, 282

herencia, 283, 283f

- inactivación del cromosoma X, 284
- mapeo, con datos de recombinación, 279

Mads box, 433

- mutaciones, Véase Mutaciones
- mutaciones puntuales, 328, 459 MyoD, 419f, 420

nod, 766

- número, en genomas específicos, 399c
- organización de los genes eucariontes típicos, 365f
- organización de un gen eucarionte típico, 364
- en orgánulos, herencia de, 289
- ortólogos, 505

p53, 373

- defectuoso y desarrollo de cáncer, 373
- parálogos, 505
- de polaridad del huevo, 424
- de polaridad de segmentos, 425
- y proteína bicoid, efectos de, 424f
- R, 813, 814f
- ras, 371
- desarrollo de cáncer y función del, 372f, 373
- recombinación genética de no ligados y ligados, 278, 280f
- regla par, 425
- reguladores, 420
- caja homéotica, 431
- genes homeóticos como, 425
- lact, 355f
- myoD, 419f, 420
- secuencias homéoticas y, 627
- trpR, 353
- relación entre proteínas y, Véase también Proteinas, sintesis
- reordenamiento en los linfocitos, 906
- S, y autoincompatibilidad en las plantas, 776
- S en las plantas, 776 segmentación, 423, 425
- segmentos (J), 906
- supresores de tumores, 371
- APC (poliposis adenomatosa del colon), 373f, 374
- DCC, 373f
- defectuosos y desarrollo de cáncer, 371,
- transferencia en las bacterias, 348
- transferencia horizontal en los procariontes, 538, 541, 546

- transposición, 371
- transposón, 351, 375
- ubicación en los cromosomas, Véase Locus, del

Genealogía molecular, 89

Generación F1, 253

- dominancia incompleta, 261f ley de la segregación, 253f, 254c, 255f, 257f Generación F2, **253**

dominancia incompleta, 261f

ley de la segregación, 253f, 254c, 255, 257f

Generación P, 253

dominancia incompleta, 261f

ley de la segregación, 253f, 255f, 257f, 275f Generaciones isomórficas, 561

Género (taxonomía), 496

Genes humanos, clonación en plásmidos bacterianos, 387f

Genética

- ambiente y comportamiento, 1113
- de las bacterias (procariontes), 334, 346

de la conducta, 1109

- cromosomas y, Véase Bases cromosómicas de la herencia
- del desarrollo, Véase Desarrollo
- E. Lander, investigación de, 236
- de los eucariontes, Véase Genoma eucarionte

meiosis, ciclo sexual, 240

- mendeliana, Véase Herencia mendeliana molecular, Véase Base molecular de la herencia
- de poblaciones, Véase Poblaciones, genética de
- acervo génico y frecuencias alélicas, 455 deriva génica, 460
- flujo génico, 462
- ideas darwinianas y mendelianas, síntesis modernas, 455
- microevolución, 454 salud humana, 458
- selección natural, 446, 447f, 454, 460, 462
- teorema de Hardy-Weinberg y equilibrio, 456
- variación genética debida a la mutación, 459
- variación genética debida a la recombinación sexual, 460
- reproducción sexual y asexual, 239
- variación, Véase Variación genética
- de los virus, 334
- Genoma, 8, 219, Véase también Genes
- análisis del, 392
- de Arabidopsis, 729f
- comparación de diferentes especies, 399c, 400 complejidad del organismo, 374
- eucarionte, 359
- cáncer por cambios que afectan el control del ciclo celular, 370
- complejidad, 374
- complejidad de un organismo, relación con la complejidad del, 374
- control de la expresión de los genes elementos transponibles, 375
- estructura de la cromatina basada en el empaquetamiento del DNA, 359
- evolución por duplicación, reordenamiento y mutación del DNA, 378
- gen y familias multigénicas, 377
- hibridación genética, 525
- humano, Véase Genoma humano
- panorama general, 359
- regulación de la expresión de los genes,
- secuencias de DNA no codificante, 374
- evolución, 378, 505
- función de los genes, 400
- futuros estudios, 402

- genes que codifican proteínas, 399
- historia evolutiva, 504
- humano, 359, 505
- mapeo del, 394, 398, Véase también Proyecto Genoma Humano
 - número de genes en, 374
- tipos de secuencias de DNA en, 375f
- mapeo del DNA, 394 procarionte, 346, 537
- complejidad, 374
- replicación bacteriana, 346, 347f
- tamaño y cantidad estimada de genes específicos, 399c
- viral, 335

Genómica, 398

- comparación de genomas, 399f, 400
- expresión de grupos de genes, 400
- filogenia animal, 635f
- función de los genes, 400
- genes codificadores para proteínas, 399
- mapeo genético, 394 Genoteca, **388**, 389f

- Genotipo, 256
- fenotipo y, 256f norma de reacción del, 264, 1109
- teorema de Hardy-Weinberg y cálculo de las frecuencias del, 457

Geospiza fortis, 1161

Geospiza fuliginosa, 1161f Geospiza magnirostris (pinzón terrestre grande),

443f Geospiza scandens (pinzón cactero chico), 443f

- Geotropismo, 809 Germinación, 779, 780f
- dominancia, 798, 799f
- fitocromos, 803 fotoinducida, 803f
- giberelinas y, 798f

tipos, 780f

- Germinales, capas, 631, 994
- derivados adultos del embrión, 999c gastrulación del cigoto, 994

Gestación, 978, Véase también Embarazo Giardia intestinalis, 552, 553f

- Gibbons, 701f Gibbs, J. Willard, 145
- Giberelinas, 797
- alargamiento de los tallos, 309, 797
- crecimiento de la fruta, 797f
- germinación de la semilla, 798f GIFT (transferencia intratubaria de gametos), 984
- Gigantismo, 952 Gimnamebas, 564
- Gimnospermas, 579
- ciclo de vida del pino, 596, 597f
- cuatro filos vivientes, 593, 594
- evolución, 596
- semillas, 593, 596, 597f Gínglimo, 1065f
- Ginkgo biloba, 594, 594f
- Giurfa, Martin, 1117
- GLABRA-2, gen homeótico, 732, 733f Glaciares, 588 éxito biológico luego del retroceso de, 1174f,
- 1175f

- Glande, del pene, 972 Glándula hipófisis posterior, 950 hormonas, 949f, 950, 951 Glándula pineal, hormona producida por la,
- 949c, 959, **959**
- Glándula prostática, 972 Glándula tiroides, 953
- y deficiencia de yodo, 33f, 34, 953 hormonas secretadas, 949c, 953
- Glándulas suprarrenales, 956
- estrés y respuesta, 957f

- producción de catecolaminas, 956
- producción de hormonas esteroideas, 957
- secreción de hormonas, 949c, 956

Glándulas de Bartholin, 970 Glándulas bulbouretrales, 972

Glándulas endocrinas, 944, Véanse los nombres específicos

principales glándulas y hormonas, 949c

Glándulas mamarias, 971

lactancia y, 690f, 981

Glándulas paratiroides, 954

hormona paratiroidea, 949c, 954

Glándulas salivales, 855 Glándulas sebáceas, 899

Glándulas sudoríparas como respuesta inmune, 899

y termorregulación, 837

Gleason, H. A., 1179 Glía, células, 1014

Glía radial, 1015

Gliceraldehído-3-fosfato (G3P), 194

Glicerol fosfato, 65

Glicina, 65

Glioxisomas, 111

Globigerina, 563f

Globina, genes y proteínas

evolución de α globina y β globina, 379f

familias multigénicas que codifican para, 377,

similitud de secuencias de aminoácidos en seres humanos, 379f

Glóbulos blancos (leucocitos), 825f, 880, 881

apoptosis y desarrollo, 428f

fagocíticos, 900f

linfocitos, Véase Linfocitos lisosomas, 107, 108

sistema de defensa del organismo, 878, 900

Glóbulos rojos (eritrocitos), 825f, 880

anemia falciforme, 84

hemoglobina, Véase Hemoglobina

hidratos de carbono en la membrana del, 129

membrana plasmática, 99f, 128

normales y falciformes, 84f

- transporte de glucosa, 130 Glomeromicetos (Glomeromycota), **615**

Glomérulo, 931, 932f

Glomus mosseae, 615f

Glucagón, 955

- homeostasis de la glucosa por la insulina y, 955f, 956

Glucocorticoides, 958

Glucógeno, 72

almacenamiento en los animales, 72f

degradación por la adrenalina, 213f, 946

degradación por epinefrina, 204

homeostasis de la glucemia y función, 846 Glucolípidos, 129

Glucólisis, 164, 165

conexión entre el ciclo del ácido cítrico y, 168f

conexión con otras vías metabólicas, 176

fermentación y, 174, 175

importancia evolutiva de, 176

ingreso y egreso de energía en, 165f

pasos de la, 166

Glucoproteínas, **105**, 119, **129**, Véase también *Colágeno*, 336, 340

en las envolturas virales, 336, 340

Glucosa, 70

concentraciones sanguíneas, 846f, 955f, 956

configuraciones alfa y beta, 72

conversión del dióxido de carbono, 193

formas anulares alfa y beta, 73f

formas lineales y anulares, 71f hidrólisis de la sacarosa, 150

hidrólisis de la sucrosa en fructosa, 151f

oxidación durante la glucólisis, 165

producción de ATP, 174

producción de ATP en la respiración celular,

respiración y degradación, 162, 165

respiración y degradación celular, 161, 164f síntesis, 958

síntesis de disacáridos, 71f

transporte en la sangre, 130

Glutamato

receptores del gusto, 1055

recepción de la luz, 1061

receptores en el cerebro de los vertebrados,

- receptores y esquizofrenia, 1039 Glutamina, síntesis de, **149**

GMP cíclico (cGMP), 211, 790

Gnatostomados, 679

características, 679

condrictios, 680

fósiles, 680

maxilares de los vertebrados, 680f

osteictios, 682

tempranos, 680f tetrápodos, 684, Véase también Tetrápodos

Gnetofitos (Gnetophyta), 594f

Gnetum, 594f

Golgi, aparato de, 105, 106f, 107

caras cis y trans, 105

cisternas, 105, 106f

extremos cis y trans, 106f

Golondrinas tijeretas, 693f Gónadas, 241, **968**

femeninas, 958

hormonas producidas por, 949c, 958

masculinas, 958

Gonadotrofinas, 951, Véase también Luteinizante,

hormona (LH) Gonadotropina coriónica humana, 879, 978

Goodman, Corey, 1037

Gorilas, 701f

Gorrión cantor

aplicación del modelo de crecimiento logístico de poblaciones, 1146, 1147f

competencia por los recursos y población, 1149f

inmigración y poblaciones en la Isla Mandarte, 1151f

Gorter, E., 125

Gould, Stephen Jay, 481

Gradiente de concentración, 131, 135

Gradiente ecuatorial-polar de biodiversidad, 1176

Gradiente electroquímico, 135

Gradualismo, 440 modelo para la especiación temporal, 482f Graham, Linda, sobre la evolución de las plantas

terrestres, 510 Grajo de cola grande, distribución, 1084, 1085f

Gram, Hans Christian, 535 Gram, tinción de, 535

Gramnegativas, bacterias, 535, 541

Grampositivas, bacterias, 535, 543f

Gran Cañón

especiación alopática en, 477f

fósiles de los estratos de las rocas sedimentarias en, 440f

Grancimas, 911f

Grand Teton, parque nacional, límites bióticos, 1223, 1223f

Grandes lagos, cadena alimentaria de, magnificación biológica del PCB en, 1202f

Granos de polen, 592, 774

desarrollo, 592, 774f

Gránulos corticales, 989 Grasa, 75

catabolismo, 177f

digestión y absorción, 859f, 861f

hidrocarburos, 61f

y obesidad, 847

parda, 838

saturadas e insaturadas, 75f, 76

síntesis y estructura, 75f

tejido adiposo, 61f, 76

Gravedad

energía libre y movimiento con, 146f

percepción en los invertebrados, 1050

presión arterial, 876

respuestas de las plantas, 809f

Graves, enfermedad de, 953f

Grelina, hormona, 847f

Grendel, E., 125 Gripe, virus, 344

estructura, 336f

Groth, James, 1149

Grullas gritonas, impronta, 1109f Grupo externo, 498

Grupo interno, 498

Grupo prostético, 170 Grupo(s) funcional(es), 63, 66

amino, 65

y ATP, 66

carbonilo, 64

carboxilo, 64

fosfato, 65 en hormonas sexuales femeninas y masculinas. 63f

importancia en los compuestos orgánicos, 64

importancia para la vida, 63

y RNA, 327

sulfidrilo, 65

Grupos sanguíneos

AB0, 129, 262c, 915c alelos múltiples como determinantes, 262c

hidratos de carbono en la superficie del

glóbulo rojo, 129 transfusiones, respuesta inmune, 915c

alelos múltiples, 262f

factor Rh, 915

GTP (trifosfato de guanosina), energía para la síntesis de polipéptidos provista por, 323

Guanina (G), 88 estructura del DNA y, 296f, 297f

Guepardo

territorialidad, 1149f transformaciones energéticas y metabolismo,

143f

Guillermo de Occam, 501

Gurdon, John, 416 Gusanos, Véanse también los tipos específicos

redondos, 641f segmentados (anélidos), 640f, Véase también Lombriz de tierra (Oligochaeta)

Gusanos aterciopelados (onicóforos), 641f Gusanos en cinta (Nemertea), 639f, 649f Gusanos marinos, 640f, 649, 655f

branquias de, 885f

Gusanos planos (Platelmintos), 639f, 646

anatomía reproductiva, 968f

celomados, 631f

clases, 646c esqueleto hidrostático, 1063

esquistosoma, 647f, 1163

monogéneos y trematodes, 647 planaria, anatomía, 647f

sistema nervioso, 1012f tenia, anatomía, 648f

turbelarios, 646 Gusanos probóscidos (Nemertea), 639f

Gusto, 1055 receptores, 1054

en los insectos, 1055f

Gutación, 746

Gymnorhinus cyanocephalus (Charas piñoneras), 1116

Gymnothorax dovii, 683f

H+, gradientes y bomba de, 171, 172f, 739, 794 Hábitat

aislamiento de, como barrera reproductiva precigótica, 474f

amenazas a la biodiversidad, 1212

conducta y selección del, 1085

corredores entre, 1221f

diferenciación de, y distribución de las especies de chíclidos, 480f

límites entre, 1220

pájaro carpintero con cresta roja, 1218, 1219f

de los protistas, 550

Habituación, como aprendizaje, 1115

Habla, cerebro humano, lenguaje, 1011f, 1034f Hacker, Sally, 1170

Haikouella y Haikouichthys, fósiles de, 676, 677f

Haldane, J. B. S., 455, 513, 1130 Hales, Stephen, 756

Halófilos, extremos, 541, 544f

Hambre, biotecnología vegetal y reducción del, en los seres humanos, 784

Hamilton, William, 1129, 1130, 1130

Hantavirus, 344

Haploide, célula, 241, Véase también Gametos

- reducción de cromosomas de una célula diploide a, 243

Haploide-diploide, sistema de determinación del sexo de, 282f

Hardy-Weinberg - ecuación de, 457

equilibrio de, 457, 458

condiciones para, 458

teorema, 456

Harper, John, 1148

Harris, William, 1116

Hawai, islas

evolución de la mosca de la fruta Drosophila,

evolución y radiación adaptativa en, 480, 481f Haya americana (Fagus grandifolia), cambio climático y rango, 1092

Hebra adelantada, replicación del DNA y, 302 proteínas y funciones relacionadas con, 304c

Hebra retrasada, replicación del DNA y, 302, 303f

proteínas y funciones relacionadas con, 304c Heces, 862

Hedgehog, gen, filograma de comparación, 499f Hedrick, Ann, 1119

Heinrich, Bernd, 1117

Helecho cuerno de alce (Platycerium), 768f

Helechos (Pterófitas), 2f, 588

- ciclo de vida, 585f esporofilos, 586

juncales, 586, 587f

Helicasa, 303, 304c

Hélice α de una proteína, 82, 85

Helicobacter pylori, 542f, 858f Helio, modelos de, 34f

Hembras, elección de pareja, 1125

Hemicordados (bellota), 641f

Hemisferios cerebrales, 1031

- lateralización de la función cortical, 1032

Hemo, 83, 170

Hemocianina, 892

Hemocitos, 902

Hemofilia, 284, 403, 882 Hemoglobina, 170, 880

anemia drepanocítica y, 84f, Véase también

captación y liberación de oxígeno, 892f

- comparación de las secuencias de aminoácidos, en seres humanos y animales específicos, 450f

curvas de disociación del oxígeno para, 892f

degradación del mRNA en, y expresión de los genes eucariontes, 368, 369f

estructura cuaternaria de las proteínas en, 83f

evolución de las familias de genes de la alfaglobina y la beta-globina, 379f

familias multigénicas en alfa-globina y betaglobina, 377f

mutaciones puntuales en, 329f

como pigmento respiratorio, 892

ventaja heterocigota, 466 Hemolinfa, 657, 868, 869f

Hemophilus influenzae, mapeo genómico de,

Hendiduras faríngeas, 673 Henry, Charles, 1112

Henslow, John, 441

Hepática (*Hepatophyta*), 582f - gametangios de, 577f

Hepáticas (hepatophytas), 590

Hepatofita (hepática), 582f

Herbáceas, plantas, 720 Herbicida, auxina como, 795

Herbivorismo, 1163

Herbívoros, 844 defensas de las plantas contra, 813

digestión y dentición en, 863f

Herencia, 238, Véase también Genética

base cromosómica, 274

base molecular de, 293

DNA y, Véase Bases moleculares de la herencia

epigenética, 364

de los genes, 238

genes, cromosomas y, 238, 274, Véanse también Bases cromosómicas de la herencia

genoma y, Véase Genoma

información transportada por, 7f, 27f

ligada al sexo, 282

mendeliana, 251

análisis y asesoramiento genético, 268

bases de, en el comportamiento de los cromosomas, 274, 275f, 276

relación entre el genotipo y el fenotipo, 256f

en los seres humanos, 265

integración de, 264

ley de la distribución independiente, 256, 274, 275f

ley de la segregación, 253, 274, 275f

leyes de probabilidad que controlan, 258

modelo de investigación de Mendel para, 251

patrones de herencia más complejos que los explicados por, 260

síntesis moderna del darwinismo y, 455

variación genética preservada por, 456f

poligénica, 263

teoría evolutiva de C. Darwin y, 438, 443

teoría de J. B. Lamarck de, 440

Hermafroditas, 642, 966

esponjas como, 642

secuenciales, 966

Hermanos, coeficiente de parentesco, 1129f Herpes, virus, 340

Hershey, Alfred, experimentos en material genético realizados por, 294, 295f, 296

Hesiolyra bergi, 655f Heterocarion, 611

Heterocigosidad promedio, 463

Heterocigotos, 255

promedio, 463

ventaja, 466

Heterocistos, fijación de nitrógeno por, 539f

Heterocromatina, 360

Heterocronía, 484

Heterogeneidad espacial, 1086

Heterogeneidad temporal, 1086

Heteromórficas, generaciones, 562

Heterosporas, 586

en plantas con semillas, 592

Heterótrofos, 181, 538, 539c - hongos como, 608

procariontes como, 538

protistas como, 550

Hexápodos (insectos), 658, 660

Hexosa, azúcares, 70f Hfr, célula, 349, 350f

Hibernación, 840

Hibridación, 253 - de ácidos nucleicos, 389f

genética, 525

de las plantas, 252

Híbridos

disminución de la viabilidad y la fertilidad como barrera reproductiva, 475f

fracaso de, 475f

Hidratos de carbono, 69

- catabolismo, 161, 176, 177f

digestión de, 859f

disacáridos, 70, 71f lípidos y, 61f

monosacáridos (azúcares), 70

papel de la membrana en el reconocimiento célula con célula, 129

polisacáridos (polímeros), 71

Hidrocarburos, 61 Hidrófilas, 52

Hidrógeno unión covalente en, 39f, 40f

gradientes y bomba de H+, 172f valencia del, 60f

Hidrólisis, 69

enzimática, 853

de polímeros, 69f

Hidroponia, identificación de nutrientes esenciales para las plantas con, 757f

Hidróxido de sodio, 54 Hidroxilo, grupo funcional, 64

Hidrozoos (Hydrozoa), 644c, 645f

aislamiento de masas de agua por, 50

estructura del, 51f Hierro como nutriente limitante en el ecosistema,

1189

Hifas micóticas, 609 adaptaciones para atrapar y matar a la presa,

610f haustorio especializado, 610f

Hígado, 855 circulación de la sangre en, 861

función digestiva del, 858 regulación de la expresión de los genes en las células del, 367f, 419

Himen, 970

Hipercolesterolemia, 137

Hiperpolarización, potencial de membrana y, 1018

Hipersensibilidad, respuesta de, en las plantas, 814, 815f Hipertensión, 883

Hipertiroidismo, 953

Hipertónica, solución, 132, 133f

Hipoblasto, 994, 1000 Hipocampo, 1034, 1035f

Hipócrates, 605 Hipodermis, animal, 835f Hipófisis, 948, 950

anterior, 950

hormonas, 949c, 951f, 952, 976f

hormonas, 949c, 950f, 951

producción y liberación de hormonas, 950f relación con el hipotálamo, 950

Hipotálamo, 948, 949c, 950, 1030

células neurosecretoras del, 944 relación entre la hipófisis y, 950

secreción de hormonas tiroideas y función del,

termorregulación y función del, 839f

Hipótesis, 20, Véanse también los nombres espe-

investigación científica y, 20, 21

Hipótesis del crecimiento ácido en las plantas, 794, 795f

Hipótesis de estabilidad dinámica de la longitud de la cadena alimentaria, 1167 Hipótesis individualista de la estructura de la

comunidad, 1179

Hipótesis integrada de la estructura de la comunidad, 1178

Hipótesis de la mezcla en la herencia, 251 Hipótesis de un gen un polipéptido, 310 Hipótesis de un gen una enzima, 310, 311f Hipótesis de un gen una proteína, 310 Hipotiroidismo, 953

Hipotónica, solución, 132, 133f Hirudinea (sanguijuela), 655f, 1012f

Histamina, respuesta inmunitaria y secreción de, 901, 916

Histona, 360

acetilación, **363**, 364 asociación del DNA y, en los nucleosomas, 360, 361f

hipótesis del código, 364

modificaciones de, como regulación de la expresión de los genes eucariontes, 363f Historia de la vida, 1141

diversidad de, 1141

modelo de crecimiento logístico de la población y, 1147

reproducción y supervivencia en, 1142 HIV (virus de la inmunodeficiencia humana), 341, 344, 918

ciclo reproductivo del, 342f

detección del, 403

infección por, 918

reloj molecular para determinar el origen de,

resistencia a los fármacos en, 447, 448f

tasas de mutación del, 459

transmisión del, 918

Hoatzin, 863 Hoiland, Wade, 1149

Hoja(s), 585, 715

abscisión de, 800, 801f

de almacenamiento, 716f

anatomía de, 725f

apoptosis en, 800

color verde de, 186f

compuestas, 716f

efectos de la transpiración sobre la temperatura en, 749

evolución de, 585, 586f

expresión excesiva de genes homeóticos en la formación de, 732f

como sitio de fotosíntesis, 183f, Véase también Cloroplastos

genes extranucleares y color de, 289, 290f

gutación de, 746

modificadas, 716f

organización tisular de, 724, 725f

peroxisomas en, 111f

- en las plantas C4, 196f

reproductoras, 716

simples y compuestas, 716f

simples, 716f

transpiración en, 747f

xerófita, 751f

Holoblástica, segregación, 994

Holothuroidea (pepinos de mar), 666c, 667f Holsinger, Kent, 1112

Homeostasis, **832**- del calcio, 954f, 955

como sistema de retroalimentación, 832

de la función renal, 936, 937f, 938 de la glucemia, 846f, 955f, 956

nutrición animal y mecanismos de, 844

osmorregulación (balance hídrico/eliminación de agua), 922

regulación y conformismo, 832

de la síntesis de glucosa a partir de proteínas, 958

sistema endocrino, hormonas y

sistema excretor y mantenimiento de, 927

sistema nervioso periférico y mantenimiento

de la temperatura corporal (termorregulación), 833

Homeotermo, 833

Homeóticos, genes, 425, 485, Véase también Hox, genes

conservación de, en los animales, 431f

en las plantas, 430, 431f, 732f, 733, 734,

Homínidos, 702

- línea de tiempo para las especies de, 702f Homo erectus, 706

Homo ergaster, 704, 705f Homo floresiens, 706

Homo habilis, 704 Homo heidelbergensis, 705

Homo neandenthalensis, 705 Homo sapiens, 703, 705

Homocigotas, 255, 283, 456 Homología, 448

analogía comparada con, 493, 504f

anatómica, 448, 449f

árbol de la vida y, 449, 450f

embriológica, 448, 449f

filogenias basadas en evidencias de, 492

molecular, 449, 492

Homologías moleculares, 449 Homólogos, cromosomas, 240

falta de disyunción de, 285f

separación de, en la meiosis, 243f, 244f, 247 Homólogos, genes, dos tipos de, 505f

Homoplasias, 494

moleculares, 495f

Homosporas, 586 Homúnculos, 987

Hongo(s), 608

como alimentos, 623

ascomicetos (Ascomycota), 616, 622

basidiomicetos, 618

bioluminiscentes, 141f

ciclo de vida generalizado de, 611f

ciclo de vida sexual de, 242f

como descomponedores, 620, 1186f

estructura de, 609f

evolución de, 612

filogenia de, 612, 613f

filos de, 612

fósiles, 612f

glomeromicetos (Glomeromycota), 615

impacto ecológico de, 620

líquenes, 621

nutrición de, 608

como patógenos, 622

quitridios, 613

reproducción, 610, 611f, 614f, 617f, 619f

zigomicetos (Zygomycota), 613

Hongo matamoscas (Amanita muscaria), 618f Hongo de miel (Armillaria ostoyae), 608 Hongo velo de novia (Dictyphora), 618f

Hongos mucilaginosos celulares, 565 - ciclo vital del Dictyostelium, 566f

Hongos mucilaginosos plasmodiales, 564

ciclo vital, 565f

Hooke, Robert, 95 Horizontales, células, 1061f

Hormigas

como especie invasora, 437

mutualismo entre las acacias y las, 1164f simbiosis entre los hongos y las cortadoras de

hojas, 620f Hormona(s), **203**, **791**, **943**, Véanse también los nombres específicos

digestión y función de, 860f

función renal regulada por, 936, 937f, 938

glándulas endocrinas y secreción de, 949c hipofisarias, 949

en los insectos, 960f

insulina, Véase Insulina

en los invertebrados, 959

mecanismos de señalización por, 946f no hipofisarias, 953

en las plantas, Véase Hormonas vegetales

reguladoras del apetito, 847f

señales químicas del sistema nervioso y, 943 señalización celular por, 203f

señalización paracrina y, 947

sistema endocrino y, 943, 948

unión de, a los receptores, 945 vías de control de, y lazos de retroalimentación, 945f

Hormona antidiurética, 936, 951

función renal y balance acuoso regulado por,

- secreción por la hipófisis posterior, 950f Hormona cerebral, **960** Hormona de crecimiento humana, tecnología del DNA y, 404, 952

hedgehog, 1008

Hormona folículoestimulante (FSH), 951, 958 ciclo reproductivo femenino, 976, 977

Hormona juvenil, 960 Hormona liberadora de gonadotrofinas (GnRH),

Hormona paratiroidea (PTH), 954 Hormona PYY, 847f

Hormona tiroestimulante (TSH), 953f

Hormonas esteroides, 77

anabólicas, 959f

y receptores intracelulares, 205f, 947

del ambiente interno, 832 en la membrana plasmática, 205, 206

intracelulares, 205

Hormonas no tróficas, 952

Hormonas sexuales, 77

comparación de grupos funcionales, 63f femeninas, 63f, 958

gónadas y secreción, 958 masculinas, 63f, 958, 977

Hormonas tróficas, 951, 952 Hormonas vegetales, 791

ácido abscísico, 794c, 798

auxina, 794c biología de sistemas e interacciones de, 801

brassinosteroides, 791, 794c, 798

citoquinesis, 796

descubrimiento, 973

etileno, 794c, 799 giberelinas, 794c, 797 Hormonas vegetales (Cont.) relevamiento, 793, 794c Horquilla de replicación, 301f

Horvitz, H. Robert, 429

Hot spot de biodiversidad, 1222 terrestre, 1222f

Hox, genes, 629

cerebro de los vertebrados y, 675f desarrollo animal y, 432f, 485, 627

evolución de los miembros de los tetrápodos

expresión de, en los crustáceos y los insectos, 432f

origen en los vertebrados y, 486f

HTLV (virus de la leucemia humana de células

Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire

lluvia ácida y, 1199

vegetación y ciclos de nutrientes en, 1199f Hudson Bay, limitación de los nutrientes en las salinas, 1191f

Huella ecológica, 1156, Véase también Capacidad de transporte

capacidad ecológica disponible, 1156 Huesos, 825

- como tejido conectivo, 825f

de las aves, 483, 692f

- mandíbula y oído de los mamíferos, 695f

origen de los, 679

Huésped, 545

- de los parásitos, 1163

- simbiótico, 545 Huevo, **964**, Véase también *Óvulo(s)*

- activación, 990

amniótico, 688f

desarrollo en el ser humano, 973, 974f

determinantes citoplasmáticos, 987

fertilización en el erizo de mar, 989f, 990f

fertilización en el ser humano, 978, 979f

Hughes, Kimberly, 1120 Humana, evolución

Australopithecus y, 703, 704f

Homo sapiens y, 705 Neanderthales y, 705

primeros homínidos y, 702f

uso de herramientas y, 704

Humano, cuerpo

- aparato digestivo, 855f

aparato reproductor del, Véase Reproducción, humana

aparato respiratorio del, 888f

articulaciones del, 1065f

balance hídrico y osmorregulación en, 925f

características sexuales del, 283

cerebro en, Véase Humano, encéfalo

control automático de la respiración, 890f

elementos en, 33c

esqueleto del, 1065f

genoma del, Véase Genoma humano

gusto y olfato en, 1056f, 1057f

hemoglobina del, 83f, 84f, Véase también Hemoglobina

hormonas y desarrollo del, 952, 953, Véase también Hormonas

intercambio de gases en, 886

músculos del, 1066f

oído y audición, 1051f

ojos y vista, 1059f, 1060f

sangre en, Véase *Grupos sanguíneos* sistema endocrino en, 951, Véase también Sistema endocrino

sistema inmunitario del, 899

sistema linfático del, 878, 901f

tasa metabólica del, 834

tasa metabólica basal del, 829

- termorregulación en, 839f

- trastornos del crecimiento en, 952

velocidades de crecimiento del, 484f Humano, embrión, 987f

desarrollo del, 978, 979f, 980f, 987f, 991, 999, 1000f, 1001

estructuras homólogas entre el pollo y, 449f Humano, encéfalo

del adulto, 1028f

sistema de alerta y sueño en, 1029 cerebelo, 1030

cerebro, 1031

corteza cerebral, 1029, 1031, 1032

cortezas motora y somatosensitiva primarias, 1033f

desarrollo embrionario del, 1028f

diencéfalo, 1030

emociones y, 1034

procesamiento del lenguaje y el habla en, 1011f

memoria y aprendizaje en, 1035

mecanismo de potenciación de largo plazo en, 1037f

procesamiento de la información en, 1032

ritmos circadianos y, 1030

sistemas auditivo y visual en, 1029 tálamo e hipotálamo en, 1030

tronco encefálico, 1029

en los biomas acuáticos, 1200

Humano, impacto ambiental

alteración de los ciclos químicos como, 1200

alteraciones en las comunidades como, 1204

concentraciones crecientes de dióxido de carbono en la atmósfera como, 1203

crecimiento de la población humana y, 1155

lluvia ácida como, 55, 1201

toxinas en el medio ambiente, 1202

Humanoides, 701f

Humor acuoso, 1059 Humor vítreo, 1059

Humus, 759

Huntington, enfermedad de, 268, 403, 623

Huso mitótico, 221, 222f, 223f, Véase también Mitosis

Husos musculares, 1048

Hutchinson Cancer Research Center, 558

Hutton, James, 440

Hydra, 639f

digestión en, 854f

intercambio ambiental y estructura corporal de, 821f

nidocito de, 643f

regulación hormonal en, 959

reproducción asexual de, 239f

sistema nervioso de, 1012f Hydrolagus collie, 681f

Hyracotherium, 486, 487f

Iguanas

del desierto (Dipsosaurus dorsalis), 939f

marinas, 438f

reproducción partenogénica, 966f

Impronta, 1108

Impronta genómica, 288, 364

del acoplamiento y la migración de la grulla, 1109f

del ganso silvestre, 1109f

del gen Igf2 del ratón, 289f

selección sexual influída por, en el pinzón cebra, 1126f

India, tasa de natalidad y crecimiento de la población, 1154f

Inducción, 420, 1003

destino en el desarrollo de las células y función de, 1003, 1006

- señalización celular y diferenciación y desarrollo de las células, 420, 421f, 426, 427f

Inductor, 355

Industria minera, uso de procariontes, 546

Infarto de miocardio, 883

Infecciones, Véanse Enfermedades y trastornos Inflorescencias, 773

Información posicional, **421**, **731**, **1007**- desarrollo de la célula vegetal, **731**, **732**

miembros de los vertebrados, 1007

Información, procesamiento en el sistema nervioso, 1013f

cerebro y, 1032

Ingeniería genética, 384, Véase también DNA, recombinante

en los animales, 406, 416

- en las plantas, 783

Ingestión (alimentación), 853

Inhibición de la actividad enzimática por retroalimentación, 157

- respiración celular, 177, 178f Inhibición de la división celular dependiente de la densidad, 231, 232f

Inhibición lateral, 1062

Inhibidores competitivos de enzimas, 155

Iniciales, células vegetales, 721, 727

Iniciativa Desarrollo Sostenible, 1229

Injerto contra huésped, reacción de, 916 Injertos, reproducción vegetativa de las plantas,

Inmigración, densidad de población e influencia de, 1137

Inmunidad

activa, 914

adaptativa, Véase Inmunidad adquirida adquirida, 898, 903

desarrollo de los linfocitos, 905

inmunización activa y pasiva, 914

panorama general, 909f

reconocimiento de antígeno por los linfocitos, 903 respuestas inmunitarias humoral y media-

da por células, 908

innata, 898

adquirida comparada con, 899f defensas celulares y químicas internas como, 899

defensas externas como, 899

- - en los invertebrados, 902

- pasiva, 914

Inmunización, 914 - vacunas y, 343, 914

Inmunodeficiencia, 917

- adquirida (secundaria), 917, 918 - combinada grave, 404, 918

congénita (primaria), 917

estrés y, 918 - virus HIV y SIDA como, 918 Inmunoglobulinas (Ig), 880, **904**

clases de, 906f IgA, 912f, 914

- IgD, 912f

- IgE, 912f, 916, 917f - IgG, 912f, 914

- IgM, 912f, 913 reordenamiento de genes en, 906f Inositol trifosfato (IP3), función en las vías de

señalización, 212

Insectos, 641f - abejas, Véase Abejas

avispa parasitoide, 813f

- camuflaje en, 446f control genético del canto de cortejo de los

crisopos, 1112f - cinesis en, 1110f

- detección de los sabores en, 1055f

- expresión del gen Hox en, 432f
- feromonas en, 1409f
- fósiles, 660
- hormigas, Véase Hormigas
- ingestión de sustratos por, 845f
- intercambio de gases en el sistema traqueal de, 887f
- mariposas, Véase Mariposas metamorfosis en, 661f, 943f
- moscas de la fruta, Véase Mosca de la fruta (Drosophila, especies de) oídos de, y mecanorreceptores en, 1050f
- ojos compuestos en, 1058f
- quimiorreceptores en, 1048, 1049f
- regulación hormonal del desarrollo de, 960f
- reproducción en, 661, 969f saltamontes, 660f, 663f
- sistema nervioso de, 1012f
- termorregulación en, 836, 837f, 838f, 839f tracto digestivo en, 854f
- túbulos de Malpighi (sistema excretor) de, 930f
- como vectores de enfermedades, 554f
- vuelo, 660
- Insectos vectores de enfermedades, 555, Véase también Patógenos
- Insel, Thomas R., 1112
- Inserción de nucleótidos como mutación puntual, 329, 330f
- Insulina, 8, 105, 955
- secuencia de aminoácidos de, 80
- diabetes mellitus y deficiencia de, 956 homeostasis de la glucemia y función de, 846f, 955f, 956
- tejidos diana de, 956
- Integración de la información sensitiva, 1047 Integrinas, 119
- Interacciones hidrófobas, 83
- Interacciones interespecíficas en las comunidades, 1159
- alteración de, 1214
- coevolución y, 1164
- comensalismo como, 1164
- competencia como, 1160
- depredación como, 1161
- especies dominantes y clave y, 1165
- herbivorismo como, 1163
- mutualismo como, 1164
- parasitismo como, 1163
- patógenos y enfermedades como, 1163
- Interacciones de Van der Waals, 42
- en la estructura terciaria de las proteínas, 83f Intercambiador de calor contracorriente, 836 Intercambio catiónico en el suelo, 761f Intercambio por contracorriente, 885
- termorregulación, 836f
- vasos sanguíneos de las branquias de los peces, 886f
- Intercambio de gases en los animales, 884
- en los artrópodos, 657, 658
- bioenergética y, 884f
- en las branquias, 884, 885f, 886f
- gradientes de presión parcial, 891
- pigmentos respiratorios y transporte de los gases en la sangre, 892
- en protistas, 884
- en los pulmones, 886, 888f
- en la respiración, 888
- sistemas traqueales en los insectos, 886, 887f superficies respiratorias para, 884
- tamaño y forma corporal, 821
- del ciclo celular, 221
- meiosis y, 244f Interferones (alfa y beta), 900
- Interneuronas, 1013

- dirección de crecimiento del axón, 1038f
- estructura de, 1014f
- Intestino delgado, 858
- absorción de nutrientes, 859
- digestión enzimática, 858
- estructura, 860f
- vellosidades, 859
- Intestino grueso, 861
- Intoxicación alimentaria, 460, 542f
- Intrones, 318, Véase también Secuencias de DNA no codificante
- entrecruzamiento facilitado por, 319
- Inversión, cromosómica, 286, 287
- Invertebrados, 638
- anélidos (Annelida), 653 aparato circulatorio en, 869f
- artrópodos (Arthropoda), 656
- branquias de, 650f, 652, 885f
- cavidades gastrovasculares de, 868
- cefalocordados (Cephalochordata) como, 675f
- cnidarios (Cnidaria), 643 cordados (Chordata) como, 667
- cuidado paterno en, 968f
- diversidad de, 639 equinodermos (Echinodermata), 665
- esponjas (Porifera), 642
- filogenia animal y, 638f
- filos animales como, 668f
- gravedad y sensores de sonidos, 1050
- insectos, Véase Insectos
- intercambio de gases en, 884, 885f
- lofoforados (ectoproctos, forónidos, braquiópodos), 649
- moluscos (Mollusca), 650
- músculos de, 1072 nematodos (Nematoda), 655
- ojos de, 1057f, 1058f
- osmorregulación en, 924
- platelmintos (Plathelmynthes), 646
- rotíferos (Rotifera), 648
- simetría bilateral en, 646
- sistema nervioso, 1012f
- sistemas reguladores de, 959
- termorregulación en, 833, 836, 837f, 838f, 839f
- vista en, 1057f
- Investigación, 19, 1216f
- adquisición bacteriana de genes a partir de otra bacteria, 347f
- sobre el aislamiento reproductivo en poblaciones divergentes de Drosophila, 477f
- cadherinas y formación de la blástula, 1003f
- científica, como tema biológico, 27f
- científica basada en una hipótesis, 20
- color del cuerpo y tamaño de las alas en Drosophila (tipos paterno y recombinante), 279f
- colores de las flores en los cruzamientos de crías verdaderas de plantas, 253f
- color y forma de las semillas y distribución independiente de los alelos, 257f
- color de los ojos en Drosophila (fenotipo salvaje y mutante), 277f
- competencia y nichos de los percebes, 1160f
- conducta de localización del nido en el abejorro, 1115f
- control genético de los cantos de cortejo de
- los crisopos, 1112f cuidado paterno proporcionado por cernícalos europeos y supervivencia de la progenie,
- cultivo hidropónico y nutrientes esenciales para las plantas, 757f
- depredación y mimetismo de la coloración de advertencia en las serpientes, 23f

- depredación y selección natural en las poblaciones de lebistes, 447f
- desarrollo de las células vegetales diferenciadas en una planta completa, 415f
- desarrollo de los órganos florales en las plantas, 430f
- dieta y elección de la pareja en la mosca de la
- frutra Drosophila, 1113f distribución de las algas marinas e ingestión por los erizos de mar y las lapas, 1086f
- distribución de la medialuna gris y, en la potencia celular, 1005f
- especificación de los genes de las enzimas en la biosíntesis de la arginina, 311f
- factor de crecimiento derivado de las plaquetas y estimulación de los fibroblastos humanos, 231f
- fertilización del óvulo y efecto de la unión del espermatozoide sobre la distribución del Ca2+, 990f
- flujo de la savia del floema desde el origen
- hacia abajo, 753f formación de moléculas orgánicas en la reducción de la atmósfera, 513f
- fotoperíodo en las plantas y producción de flores, 807f fotosíntesis y longitudes de onda de la luz,
- 187f
- fototropismo en las plantas, 792f, 793f, 803f función del pelaje del camello en la conservación de agua, 926f
- influencia genética sobre la variación geográfica en las plantas milenrama, 464f
- labio dorsal del blastoporo y destino de las células, 1006f
- limitación de los nutrientes en las salinas de
- Hudson Bay, 1191f material genético en los bacteriófagos, 295f microtúbulos del cinetocoro durante la anafase
- de la mitosis, 225f migración celular y función de la fibronectina,
- 1002f
- modelos de replicación del DNA, 300f movimiento de las proteínas de membrana,
- 127f nutrientes limitadores de la producción de fitoplancton cerca de la playa de Long
- Island, 1189f tamaño de la población de alces en la Isla
- Royale, en Michigan, 1150f regulación del ciclo celular por señales citoplasmáticas, 228f
- relación entre la riqueza de las especies y el
- área, 1178f síntesis abiótica de compuestos orgánicos, 59f transferencia de material genético entre bacte-
- rias, 295f
- transporte polar de auxina, 795f trasplante nuclear y desarrollo de los organis-
- mos, 416f Involución, 995
- Ion(es), 4
- calcio, 211f, 212f
- carga eléctrica e, 42
- hidrógeno, 53, 53
- hidróxido, 53
- como segundos mensajeros, 210 Iris, del ojo, 1058, 1059f
- Isla(s) biogeografía y riqueza de especies en, 1177f,
- 1178f radiación adaptativa sobre las cadenas de, 481f
- Islotes de Langerhans, 955 Isoetes gunni (helecho juncal), 587f
- Isoleucina, inhibición por retroalimentación de la síntesis de, 157f

Leydig, células de, 971 regulación del metabolismo de, en las bacte-Isómeros, 62 Libélula, 661 - fósil, 491f - estructurales, 62 rias, 355f geométricos, 62 LacY, gen, 355 LacZ, gen, 355f, 387f, 388 tres tipos de, 62f Isópodos, 664 Lagarto diablo espinoso australiano (Moloch horri-Isótopos, 35 dus), 691f - radioactivos, 35 Lagos, 1094f - utilización en investigación biológica, 35f áreas de, 1093f, 1094 Ligamentos, 825 biomanipulación, 1171 Ligando, 137, 205 - vida media, 517 enfriamiento por evaporación y estabilidad de Lignina, 584 Italia, estructura de la población por edades, la temperatura en, 50 1154f Iteroparidad, 1141 eutroficación, 1190, 1201 eutroficación experimental de, 1190f eutróficos, 1094 Ivanowsky, Dimitri, 335 intromisión humana, 1201 Limbo oligotróficos, 1094, 1094 algas, 560, 561f Janzen, Daniel, 1224 recambio estacional, 1090, 1091f hojas, 715 Japón - mortalidad infantil en, 1155 Lamarck, Jean Baptiste, puntos de vista evolutivos sobre, 440, 441 proyecto de recuperación de la costa, 1228f Lámina media, 118, 119f Jarvis, Erich, genética de los comportamientos de Lamina nuclear, 102, 103f Lindstedt, Stan, 894 canto, 818 Laminaria, especies de, 561 Jenner, Edward, 914 ciclo de vida de, 562f Jirafa, presión arterial en, 876 Lampreas (Cephalaspidomorphi), 678f Linfa, 878 Joule (J), 49 Lander, Eric, investigación sobre genética de, 236 Juego, teoría del, 1127 Langostas, 664 altruismo recíproco y, 1130
ecología del comportamiento, 1127 anatomía de, 657f Lapa, distribución de las algas marinas y alimen-912 Jugo gástrico, 857 tación de, 1086f Jukes, Thomas, 506 Laringe, 887 Junco negro (Juncus gerardi) como especie facili-Larva(s), 627 tadora, 1170f de anfibios, 686 Junípero, 595f esfinge, mimetismo en, 1162f del gusano de seda (*Bombyx mori*), quimiorreceptores, 1049f de insectos, 1152f Kamil, Alan, 467f, 1116 Kandel, Eric, 1035 trocófora, 635, 635 910 Kaneshiro, Kenneth, 480 de tunicados, 673, 674f Lascaux, Francia, arte del paleolítico, 1230f sobre la evolución y la conducta de apareamiento de Drosophila, 436 Lateralización cerebral, 1032 - hipótesis de, 437 Latitud, clima global y de la Tierra, 1088f desarrollo de, 905 Leche, 694 Kelp (Macrocystis), 561f inmunidad pasiva proporcionada por, 914 Kilocaloría (kcal), 49 King, Thomas, 416, 506 α-lactoalbúmina y producción en mamíferos, Kipukas, en Hawai, 436 prolactina y producción de, 952, 981 Kissimmee, Río, Florida, proyecto de restaura-Lecho capilar, 869 ción en, 1227f Klinefelter, síndrome, 287 KNOTTED-1, gen homeótico, 732f flujo sanguíneo a través de, 877, 878f Lechuga, semilla de, respuesta a la luz roja, 803f Leeuwenhoek, Anton van, 549 - desarrollo, 905f Koala, 695 Legionario, enfermedad del, 542f tracto digestivo del, 863f Leguminosas, fijación simbiótica de nitrógeno Kohler, Steven, 1149 Kolbe, Hermann, 59 Korpi, Nichole, 1116, 1117 entre las bacterias y, 764, 765f, 766 Lémures, 468, 697f Lipasa, 861f Lengua, receptores gustativos, 1056 Krebs, Han, 168 Krebs, ciclo de, 168, Véase Ciclo del ácido cítrico Lenguaje, cerebro humano y, 706, 1011f, 1034f Lenski, Richard, 538 esteroides, 77 Lenticelas, 728 Leopold, Aldo, 1083 fosfolípidos, 76 Kruger, Parque Nacional, Sudáfrica, poblaciones grasas, 75 de elefantes en, 1144f Lepidosaurios, 689, 690, 691f Kudzu, como especie introducida, 1213f Lipoproteínas Kurosawa, Ewiti, 797 Kwashiorkor, 849f, 850

L
L-dopa, 62, 63f, 1041
Labios mayores, 970
Labios menores, 970
LacA, gen, 355f
LacI, gen, 355f
Lactancia, 981
- en los marsupiales, 695, 696f
Lactantes, inmunidad pasiva en, 914
Lactato, 175
- fatiga muscular y acumulación de, 1071
α-lactoalbúmina, 380
Lactosa, 70

Leeuwenhoek, Anton van, 549
Legionario, enfermedad del, 542f
Leguminosas, fijación simbiótica de nitrógeno
entre las bacterias y, 764, 765f, 766
Lémures, 468, 697f
Lengua, receptores gustativos, 1056
Lenguaje, cerebro humano y, 706, 1011f, 1034f
Lenski, Richard, 538
Lenticelas, 728
Leopold, Aldo, 1083
Lepidosaurios, 689, 690, 691f
Leptina, obesidad y gen defectuoso en, 847
Lesiones, cerebrales, 1035, 1037
Leucemia, 288, 370, 404, 881
Levadura (Saccharomyces cerevisiae), 505, 611
- clonación genética, 390
- gemación, 611f
- genoma, 394, 400
- ingestión por los macrófagos, 898f
- mecanismos de señalización celular, 201, 202f
- producción de alcohol y pan, 175, 623
Lewis, Edward, 423, 425
Ley de especies en peligro de EEUU, 1210
Ley de continuidad, 875
Ley de la distribución independiente, 256, 258, 258, 274, 275f
Ley de la segregación, 253, 274, 275f

Licofita, 578, 586, 587f Liebre, ciclos poblacionales del lince y la liebre de las nieves, 1152, 1152f Ligadura de trompas, 983 Likens, Gene, 1081, 1083, 1199 estudios ecológicos de Hubbard Brooks Experimental Forest, 1078 Lila (Syringa), hoja de, 725f Límites entre ecosistemas, 1220f, 1221, 1222, Limnética, zona, del lago, 1093f, 1094 Línea lateral, sistema, 680, 1054 Líneas Z, 1066, 1067f Linfocitos, 880, 881, 898 - B (células B), 881, 903, 910 - - anticuerpos policlonales y monoclonales, clases de anticuerpos, 912 - - como receptores de antígenos, 903, 904f desarrollo de, 905f eliminación de antígenos mediada por anticuerpos, 913f reordenamiento génico en, 906f, 907 respuesta inmunitaria humoral, 911f respuesta a los patógenos extracelulares, selección clonal de, 907f, 908 comprobación y eliminación de linfocitos autorreactivos, 907 reconocimiento de antígenos por, 903 reconocimiento de lo propio y lo extraño por, reordenamiento génico, 906, 906f - selección clonal de, 907f, 908 T (células T), 881, 903 - como receptores de los antígenos y papel del MHC, 904 Linfoma de Burkitt, 370 Linneo, Carl van, fundador de la taxonomía, 439, Lípidos, 74
- comportamiento hidrófobo, 75 de alta densidad (HDL), 882 de baja densidad (LDL), 137, 882 Líquenes, 621 Líquido cefalorraquídeo, 1026 Líquido extracelular, gradientes iónicos a través de la membrana plasmática, 1016f Líquido intersticial, 831 intercambio capilar entre la sangre y, 875, 879f - sistema linfático y, 901f Lirios de mar (Crinoidea), 666 Lisina, 783

Lisosomas, 102, 107

conformación de, 81f

Litoral, zona del lago, 1093f, 1094

Lisozima, 380, 899

Lively, Curt, 1127 Llamadas de alarma

aprendizaje social en los monos vervet, 1131

ardilla de Belding, 1128

Llanura templada, 1102, Véase Pradera(s) templa-

Lluvia ácida, 55, Véase Precipitación ácida Lobos, patrones de dispersión de la población, 1138

Lobotomía, frontal, 1034

Lóbulo de la oreja adherido, como rasgo recesivo, 265f

Locomoción, 1073, Véase también Movimiento

costos de energía de, 1074f

esqueleto, función de, 1064

músculos y, 1066

natación, 821f

seudópodos y, 563

en la tierra, 1073

vuelo, 1074, Véase también Vuelo

Locus, del gen, 239

mapas de ligamiento, 279

Lofoforados, 649f

Lofóforo, 635

Lofotrocozoos, 634, 635

características, 635f

Lombriz de tierra (Oligochaeta), 640f, 653

anatomía, 654f

digestión, 854f

intercambio gaseoso, 884

peristalsis y locomoción, 1064f

reproducción, 964f

sistema circulatorio cerrado, 869f

sistema excretor (metanefridios), 930f

sistemas de defensa, 903

Long Island, New York, nutrientes limitadores de la producción de fitoplancton cerca de la costa, 1189f

Longitud de onda de la luz, 186

y fototropismo, 803f

de importancia fotosintética, 187f

Lorenz, Conrad, 1108 Loricíferos, 640f Luciérnaga, 314f Luciferasa, 805

Lugo, Ariel, 1225

Lupus eritematoso sistémico, 917 Luteinizante, hormona (LH), 951f, 961

ciclo reproductor femenino y, 976, 977

conversión en energía química, 182

espectro electromagnético, 186

como factor abiótico, 1087

hibernación y estivación animal relacionadas con, 840, 841

niveles de energía de los electrones y, 36

receptores sensitivos de, Véase Fotorreceptores

reproducción de animales y, 1107

respuesta de las plantas a, 788f, 802

apertura y cierre de estomas de las hojas y,

cloroplastos, captación de la energía luminosa, 110

color verde de las plantas, 789f, 790f, 791

fitocromos y recepción de, 789, 803

fotoperíodos, 806

fotorreceptores de luz azul, 802

fototropismo, 792, 803f

luz roja, 803f, 806, 807f

en la membrana tilacoide, 189

relojes biológicos y ritmos circadianos,

ritmos circadianos, 1030, 1031f

solar

como factor abiótico, 1087

como factor limitante en los ecosistemas, 1188

latitudes terrestres, 1088f

naturaleza, 186

respuesta vegetales, Véase Respuestas vegetales a la luz

- ultravioleta (UV)

como mutágeno, 329

daño a la piel, 305f, 306

desaparición del ozono atmosférico e incremento, 1206

Lyell, Charles, 440, 442

Lyme, enfermedad de, 543f, 545f, 546

Lyon, 284

Macacos, 700f

Macroclima, 1087

Macroevolución, 472, 482

especiación y, Véase Especiación

evolución de genes que controlan el desarrollo, 484

origen de las novedades evolutivas y, 482

Macrofagia, 845

Macrófagos, 823, 900

actividad coordinada, 121f

fagocitosis por, 107f

ingestión de células de levadura por, 898f

Macromoléculas, 68

ácidos nucleicos como, 86

aparato de Golgi y producción de, 106

clases, 68

digestión e hidrólisis enzimática de, 853

hidratos de carbono, 69

lípidos, 74

polímeros, 68

proteínas, 77 Macronutrientes, en las plantas, 757, 758c

Madera, 605

producción por el cambium vascular, 727

Mads-box, genes, 433

Magnificación biológica, 1202

Magnificación, de los microscopios, 95 Magnolia (Magnolia grandiflora), 602f Magnólidas, 602

color, investigación de B. McClintock, 375f

defensa de la avispa que parasita el, 813f

deficiencias de minerales, 33f, 759f

especie monoica, 773f fototropismo, 803f

germinación, 780f

respuesta de la raíz a la privación del oxígeno -en, 811f

selección artificial, 783f

semilla, 778f

Makhubu, Lydia, 32

química y medicina, 30

Malheur National Forest, Oregon, 608

Malpighi, túbulos de, 930, **930**

Maltosa, 70, 71f

Mamíferos (Mammalia), 694

adaptaciones renales realizadas por, 939f

aparato digestivo, 855

aparato excretor y riñón, 931

aparato respiratorio e intercambio de gases,

aparatos circulatorio y cardiovascular, 870f,

audición y equilibrio, 1050

clonación reproductiva, 416, 417f

desarrollo embrionario inicial, 999

desechos nitrogenados, 927f, 928 euterios (placentarios), 697, 697, 967

biogeografía y evolución, 528

- evolución convergente de los marsupiales, 450, 494f

reproducción, 967

evolución, 694

fertilización de los óvulos, 990, 991f

gusto y olfato, 1054

intercambio de calor por contracorriente, 836f

mandíbulas y huesecillos del oído, 695f

marinos, adaptaciones respiratorias, 894

marsupiales, 695, 696, 697, 967

monotremas, 695, 696f

oído, audición y equilibrio, 1050

ojo, 1058

órdenes, 699f

potencial de reposo en las neuronas, 1016f primates, 697, 700f, 701f relaciones filogenéticas, 698f

relojes biológicos, 1030, 1031f

reproducción, 967, 969

respiración, 888

sistema intertegumentario, 835f termorregulación, 834, 835f, 836f, 837, 839f

Mandíbulas evolución en los mamíferos, 695f

miriápodos, 659

vertebrados, 679, 680f, 682

Mangold, Hilde, 1006

Mantis, camuflaje, 446f

Manto, en los moluscos, 650, 1063 Mapa físico, fragmentos de DNA, 396

Mapa genético, 279

Mapa de ligamiento, 279, 396

- construcción de, 281f

Mapas citogenéticos, 281, 396f Mapas cognitivos, 1116

Mapas de destino, 1004

- embrión de rana y de tunicados, 1004f Mapeo genómico, 394

del genoma completo por fragmentos escogi-

dos al azar (shotgun), 398f físico, 396

mapa citogenético, 281, 396f parcial de Drosophila, 281f

secuenciación del DNA como, 396 Marcación y recaptura, como método de estima-

ción de las poblaciones silvestres, 1137 Marcadores genéticos, RFLP, 394, 396f, 403f

Marcadores químicos del territorio, 1149f Marcapasos, corazón, 873

Marcas terrestres, 1115

Marchantia, hepática

- arquegonios y anteridios, 577f embrión y célula de transferencia placentaria

de, 577 esporofita, 582f

Marchitamiento en las hojas de las plantas, 742

efectos de las transpiración, 749

Marco de lectura, 314

Marea roja, 555 Margulis, Lynn, 522f

Marinos, animales

- adaptaciones renales en los peces óseos, 939f adaptaciones respiratorias de los mamíferos

que nadan bajo el agua, 894 arrecifes de coral, 1097

en las comunidades de ventisqueros de las profundidades marinas, 514f, 541, 1097

excreción de sal en las aves, 926f

invertebrados, Véase Invertebrados

- osmorregulación en, 923f, 924 termorregulación en, 834f, 835, 836f, 837f

Marinos, biomas - animales de

arrecifes de coral, 1097f

- bioma oceánico pelágico de, 1095f

- estuarios de, 1095f

Marinos, biomas (Cont.)

- reservas naturales en, 1224
- zona béntica de, 1097f
- zona intertidal de, 1095f

zonas de, 1093f

Marinos, ecosistemas

- cadenas alimentarias en, 1166f
- pérdida del hábitat en, 1213
- productividad primaria de, 1187f, 1188 red alimentaria en, 1166f

- mapa (Araschnia levana), 462f
- metamorfosis, 661, 943f

variación no hereditaria con poblaciones de mariposas mapa, 462f

Markow, Therese, 1114

Marler, Catherine, 1114 Marsupiales, **695**, 696f, 697

- biogeografía y evolución, 450f, 528
- evolución convergente de euterios, 450, 494f

reproducción de, 967

Marte, 514

Martillo (hueso), 1051

Martinez, Lucía, 1112

Masa atómica, 35

Masa celular interna, 1000

Masa molar, 52

Masa molecular, 52

Masa y peso, términos, 32

Masa visceral, molusco, 650

Mastocitos, 901

Materia, 32

- elementos y compuestos, 32 leyes de la termodinámica, 143
- reacciones químicas y reordenamiento, 44
- transformación por procesos metabólicos, 141
- uniones químicas y formación de moléculas,

Matriz

- extracelular, 119
- estructura, 119f
- morfogénesis animal, 1002
- proteínas de membrana, 128f
- mitocondrial, 110
- ATP sintasa como fábrica molecular, 171f
- enzimas del ciclo del ácido cítrico, 169f
- nuclear, 102

Matsuzawa, Tetsuro, 1117

Maullido del gato, síndrome, 288

Máxima parsimonia, 499

- aplicada a un problema de sistemática molecular, 502
- trampa de la analogía frente a la homología y, 504f

Mayer, Alfred, 334

Mayr, Ernst, 455, 473

McArthur, Robert, biogeografía de las islas, 1177 McClintock, Barbara, investigación genética sobre transposones realizada por, 375f

Mecanismo de transpiración-cohesión-tensión,

Mecanismos motores, 1063

Mecanismos de retroalimentación

- negativa, 11f
- positiva, 12f
- regulación de la función renal, 937f regulación de la homeostasis, 832 respiración celular, 177, 178f

- sistema endocrino y nervioso, 944
- sistemas biológicos, 11 termorregulación, 838

Mecanismos sensitivos, 1045

- audición y equilibrio, 1046, 1047f, 1050
- dolor, 1049
- función de los receptores sensitivos, 1046
- gravedad y sonido en los invertebrados, 1050

- gusto y el olfato, 1054
- magnetismo y luz, 1048
- mecanorreceptores, 1047f, 1050, Véase también Mecanorreceptores
- panorama general, 1045
- temperatura, 1049
- tipos de receptores sensoriales, 1048
- visión, 1057

Mecanorreceptores, 1048, 1050

- audición en los mamíferos, 1050
- audición en los no mamíferos, 1053
- equilibrio en los mamíferos, 1047f, 1052 equilibrio en los no mamíferos, 1053
- estiramiento muscular, 1047f
- gravedad y sonido en los invertebrados, 1050f
- sistema de la línea lateral, 1054f
- tacto, 1048

Medialuna gris, 1005

Medicina

- aplicaciones de la tecnología del DNA en, 402
- células madre y, 418
- Hirudo medicinalis (sanguijuela), 655f
- isótopos radiactivos, 36
- L. Makhubu, 30
- de las plantas, 594f, 595f, 605c

quitina, 74f

Mediterráneo, clima del, 1090

Médula espinal, 1026f

Médula renal, 931, 932f

Médula suprarrenal, 956 Médula, tejido vegetal, 717, 722 Medusas, 639f, 644f

- cnidarios, 643
- peine (ctenóforos), 633, 640f
- transporte interno, 868f

Megáfila, 585, 586f

Megapascales, 740

Megasporangio, 592, 593f Megasporas, **586**, **775**

- en plantas con semillas, 592, 593f
- Meiosis, 220, 238, 241, 242
- alternancia de la fertilización en el ciclo de vida sexual, 242f, 243 en el ciclo de vida humano, 241f
- etapas, 243, 244
- falta de disyunción de los cromosomas, 285f
- I, 243, 244f
- II, 243, 245f
- mitosis comparada, 246f, 247
- panorama general, 243f
- reducción del número de cromosomas, 242,

Melatonina, 959, 1029

Mello, Claudio, 819

Membrana basal, 824

Membrana basilar, 1052f, 1053f

Membrana plasmática, 98, 99, 124

- bicapa fosfolipídica, 125f
- cotransporte a través de la, 136 equilibrio acuoso, 131
- estructura, 99f, 130
- exocitosis, endocitosis y transporte, 137, 138f facilitación proteica del transporte, Véase tam
 - bién Proteínas de membrana
- fluidez, 126f modelos, 125
- neuronas, 1016f
- ósmosis y transporte de agua, 131
- permeabilidad selectiva, 124, 130
- potenciales de membrana, 1015
- proteínas receptoras, 205, 206
- reconocimiento intercelular, 129 síntesis y lateralidad, 129f
- transporte activo, 134
- transporte pasivo, 130 voltaje (potencial de membrana), 134

- Membrana timpánica
- humana, 1051f
- insectos, 1050f

Membrana vacuolar, 743

Membrana, complejo de ataque (MAC), 914 Membranas biológicas, Véase también Membrana plasmática

- envoltura nuclear, 102, 103f
- estructura, 99
- extraembrionarias, 688, 999
- fluidez, 126f
- modelos, 125
- transporte a través de, 126

Membranas extraembrionarias, 688, 999

- amniotas, rasgo derivado, 688f
- aves/reptiles, 688, 999f
- embrión humano, 1000f
- Memoria
- células de, 907
- cerebro humano, aprendizaje, 1035 de corto plazo, 1035

- inmunológica, 903, 908f de largo plazo, **1035**

Mendel, Gregor Johann, 249, 251f, 293, Véase también Herencia mendeliana

Menopausia, 977

Mensajeros químicos, señalización celular, 205, Véase Vías de transducción de señales

Menstruación, 973

Mercurio, 1203

- Meristemas, 720
- apicales, 414, 576, 720 crecimiento primario, 576f, 720f, 721,
- desarrollo de la flor, 429f
- floración, 608
- genes de identidad, 734
- laterales, 720
- crecimiento secundario, 720f, 721, 725
- Meroblástica, segmentación, 994 Meselson, Matthew
- modelos de replicación del DNA, 299
- reproducción partenogenética, 649 Mesencéfalo, 1028, **1028**, 1029
- Mesenterios, 827
- Mesodermo, 631, 994 gastrulación y formación del, 994
- órganos y tejidos derivados del, 999c Mesófilas, células, 196
- Mesófilo, 182, 724
- en empalizada, 724
- esponjoso, 724
- Mesohilo, 642
 - Mesozoica, era, 629
 - Mesozoico, 519c, 520, 521f, 527, 596
 - Metabólicos, defectos, 309
 - Metabolismo, 141 ATP en, 148, 828, Véase también ATP (adenosina trifosfato)
 - bacteriano, 352
 - energía libre y, 145
 - enzimas y, 150 formas de energía, 142
 - orgánulos y orden estructural, 157f procariontes, 539
 - protobionte y simple, 515
 - regulación del, 352 regulación alostérica, 157 regulación alostérica de las enzimas y contro-
 - les, 156f
 - termorregulación y cambios, 838 - transformación de la materia y la energía,
 - transformaciones energéticas (leyes de la termodinámica), 143
 - vías, 141, **141**

- anabólicas, 142, Véase también Síntesis de proteínas
- catabólicas, 142, Véase también Respiración celular

Metafase

- meiosis, 244f, 245f
- mitosis, 221, 223f, 224f, 226f

Metamorfosis, 627

- completa, 661
- incompleta, 661
- en insectos, 661f, 943f
- en ranas, 686f

Metanefridio, 930

Metano

- combustión, como reacción redox, 161, 162f
- enlace covalente, 40f
- forma molecular, 43f, 60f
- gas de invernadero, 540
- producción por metanogénesis, 544

Metanógenos, 544

Metapoblaciones, 1151

Metástasis, 233

Metencéfalo, 1028

Metilación

- del DNA, 284, Véase DNA
- impronta genómica, 289, 364
- regulación de la expresión génica eucarionte, 364
- de histona, 363

Metionina, 313, 323

Método científico, 21

Método del ritmo, anticonceptivo, 982

Métodos de barrera, anticoncepción, 983

Métodos de investigación

- análisis de micromatrices de DNA, 401f
- preparación del cariotipo, 240f
- clonación de genes humanos en plásmidos bacterianos, 387f
- criofractura, 126f
- cristalografía de rayos X, 86f
- cruzamiento de prueba, 256f
- cruzamientos de plantas de Mendel, 252f espectro de absorción, 187f
- estudio de la selección natural en poblaciones virtuales, 467f
- fraccionamiento celular, 97f
- mapa de ligamiento, 281f
- método didesoxi de terminación de la cadena para secuenciación de DNA, 397f
- método de secuenciación, 398
- microscopia electrónica, 96f
- microscopio óptico, 96f
- principio de parsimonia aplicado a la sistemática molecular, 502
- reacción en cadena de la polimerasa (PCR), 391f
- registro intracelular para mediciones del potencial de membrana, 1016f

México, transición demográfica, 1153f

Mezcla de exones, 319, 380

evolución de nuevos genes, 380f

MHC, Véase Complejo mayor de histocompatibilidad

Miastenia grave, 1069

Micción, 936

Micelio, 609

Micetozoos (hongos mucilaginosos), 564

Micoplasmas, 98, 543f

Micorriza, 610, 744, 766

- absorción de agua en plantas y el papel de la, 744, 745f
- arbuscular, 615f
- importancia para la agricultura, 620
- relaciones simbióticas de los nódulos radiculares con, 620
- tipos, 766, 767f

Micosis, 622

Microclima, 1087, 1091

Microevolución, 454, 472

- deriva genética, 460
- flujo génico, 462
- mutaciones, 459
- recombinación sexual, 460
- selección natural, 460

Microfibrillas en la celulosa vegetal, 72, 73f

Microfilamentos, 113, 116

- actina, 116, 1068f
- corriente citoplasmática, 117f, 118
- estructura y función, 113c
- movilidad celular y, 117f papel estructural de, 117f
- Micrófilas, 585, 586f

Micronutrientes vegetales, 757, 758f

Micrópila, 599

Micro RNA (miRNA), 368

- regulación de la expresión génica, 369f Microscopio, 94
- de campo brillante, 96f
- confocal, 96f
- de contraste de fase, 96f
- de contraste de interferencia diferencial (Nomarski), 96f
- electrónico, 95
- de barrido, 96
- congelación y fractura, preparación de células, 126f
- electrónico de transmisión (MET), 96
- de fluorescencia, 94f, 96f
- tipos de, 96f

Microsporangio, 774, 774f

Microsporas, 586, 774

Microsporidio, 615f

- Microtúbulos, 113, 114
- centrosomas y centríolos, 114f cilios y flagelos, 114, 115f, 116
- cinetocoro, 221, 224, 225f
- citoplasmáticos y crecimiento vegetal, 730, 731f
- estructura y función, 113c
- huso mitótico y movimiento cromosómico, 224
- movilidad celular, 112
- patrón 9 + 2, 114, 115f, 525
- polares, 224

Microtus ochrogaster, comportamiento de apareamiento, 1112, 1112f

Microvellosidades, 860

Mielencéfalo, 1028

Miembro

- estructuras homólogas, 448, 449f
- gen Hox y evolución de los tetrápodos, 485f
- patrón de formación en el desarrollo de los vertebrados, 1006, 1007f, 1008f

Migración

- de las aves, 1109f, 1110
- celular y morfogénesis, 1001
- papel de la fibronectina, 1002f

Miller, Stanley, 59f, 513f, 514, 796 Milpiés (Diplopoda), 659f

Mimetismo

- batesiano, 1162
- hipótesis de H. Bates en relación al, 22
- mulleriano, 1162
- en poblaciones de serpientes, 21

Mimosa pudica (planta sensitiva) movimientos, 810f

Mimulus sp., 474f, 481

Minerales, 851

- absorción por las raíces de las plantas, 744
- deficiencias en plantas, 758, 759f
- disponibilidad del suelo, 761
- nutrientes vegetales, 756

- requerimiento nutricional esencial, 851, 851c
- Mineralocorticoides, 958
- Minicromosomas, 340
- Mínima población viable, tamaño de la, **1216** Mioblastos, 419f, 420
- Miofibrillas, 1066, 1067f
- Miofilamentos, 1066, 1067f Mioglobina, 895, 1072
- fibras musculares oxidativas, 1072, 1072f
- Miopatía mitocondrial, 290
- Miosina, 117 citocinesis, 226
- contracción muscular, 117f, 1068f, 1069f
- movilidad celular, filamentos de actina y, 117f
- Miotonia, 972
- Miriápodos (Myriápoda), 658, 659f
- Mistletoe (*Phoradendron*), 768f Mitchell, Charles, 1149
- Mitocondria, 109
- estructura, 110f - quimiósmosis, comparación con el cloroplas-
- to, 173, 192 respiración celular, 109, 110f, 164
- Mitosis, 220
- células animales, 222
- células vegetales, 226f
- citocinesis, 224
- duplicación cromosómica y distribución, 220
- evolución, 227, 227f
- fases, 221, 222
- huso mitótico, 221, 224f, Véase también Huso
- mitótico meiosis comparada, 246f
- Mixotricha paradoxa, relaciones simbióticas, 525 Mixótrofos, 550
- Moco, 899 Modelo ABC de formación de la flor, 734, 735f
- Modelo ascendente de organización de una comunidad, 1170
- Modelo ascendente y descendente, 1171f
- Modelo de la cascada trófica, 1170 Modelo conservador de replicación del DNA,
- 300f Modelo de crecimiento logístico de la población,
- 1145
- aplicado a poblaciones reales, 1146, 1147f predicción del crecimiento de la población,
- 1146f
- ejemplo hipotético, 1145c
- historias de vida, 1147 Modelo del deslizamiento de los filamentos en la
- contracción muscular, 1067, 1068 Modelo dispersivo de replicación del DNA, 299, 300f
- Modelo de equilibrio puntuado para el tiempo de especiación, 482f
- Modelo de equilibrio de la isla, 1177 Modelo de mosaico fluido de la membrana plas-
- mática, 124, 125f Modelo receptor-ligando de la resistencia vegetal
- gen por gen a los patógenos, 814f Modelo de redundancia de la comunidad, 1180 Modelo semiconservador de replicación del
- DNA, 299, 300f Moho(s), 611, Véanse también los nombres espe-
- cíficos
- blanco (Phanerochaete chrysoporium), 623 negro (Stachyhotys chartarunt), 623
- del pan (Neurospora crassa), 311f, 616f, 617f - ciclo vital, 617f
- como patógenos, 622
- Mol (mol), 52
- Molaridad, 53 Molécula(s), 5f, 39, Véase también Macromoléculas
- de adhesión celular (MAC), 1002

Molécula(s) (Cont.)

anfipáticas, 124, 124

definición, 40

enlaces químicos y formación de, 39

forma y función de, 42

pequeñas como segundos mensajeros, 210

polar, agua como, 47

receptoras, Véase Proteínas receptoras

Molothrus ater, 1221

Moluscos (Mollusca), 639f, 650

Bivalvia (almejas, ostras), 652 Cephalopoda (cefalópodos), 652

clases principales, 651c

exoesqueleto de, 650, 1064

Gastropoda (caracoles, babosas), 651f

plan corporal básico, 650f

Polyplacophora (chitones), 651f

regulación hormonal, 960

- sistema nervioso, 1012f Monocitos, 880, 881, **900**

Monocotiledóneas, 602, 603f

dicotiledóneas comparadas con, 603f

germinación y cotiledones, 780f

tejido del tallo, 724f

Monoicas, plantas, 773

Monómeros, 68

aminoácidos, 78

nucleótido, 87f, 88

polímeros formados a partir de, 68, 69f

Mononucleosis, 370

Mono

aprendizaje social de llamadas de alarma en Vervet, 1131

araña, 700f

del Nuevo Mundo, 697, 700f

del Viejo Mundo, 697, 700f

del Viejo Mundo y del Nuevo Mundo, 697,

Monosacáridos, 70, Véase también Glucosa

estructrura y clasificación, 70f síntesis de disacáridos a partir de, 70, 71f

Monotremas, 695, 696f

Monóxido de carbono (CO) como neurotransmisor, 1025

Montañas, efectos sobre el clima, 1090f

Morchella esculents, 616f

Morfogén, 424

Morfogénesis, desarrollo y, 413, 987

en animales, 987, 1001

en plantas, 728

Morfología

filogenia animal basada en la, 634f

filogenia y evidencia de, 492 vegetal, 712

Morgan, Thomas Hunt

evidencia experimental de la asociación gencromosoma obtenida por, 293

evidencia experimental de genes ligados obtenida por, 277, 279f

Morganucodon, huesos de la mandíbula y el oído, 695f

Mortalidad infantil, 1155

en Costa Rica, 1229f

Morton, Martin, 1138, 1139

Mórula, 992

Mosca de la flor, 22f

Mosca de la fruta (Drosophila)

- aislamiento reproductivo en poblaciones, 477f

análisis genético del desarrollo temprano, 423

aprendizaje asociativo, 1116

ciclo de vida, 422, 422f

cigoto, 994

color del cuerpo y tamaño de las alas, 277, 279f, 281f

color de ojos, 276f, 277f, 280, 281f

cortejo y apareamiento, 436

desarrollo del ojo, 411f

dieta y elección de pareja, 1113f

diferencias entre los sexos debidas a empalme de RNA, 319

efecto del gen bicoid, 424f

establecimiento del eje en el desarrollo, 423

estudios de T. Morgan, 276, 277f, 279f

evolución, en las islas de Hawaii, 436

forrajeo, 1120

genes homeóticos, 425, 431f genoma, 394, 398, 399c, 401

herencia ligada al sexo, 277f

heterocigocidad promedio, 463 identidad de partes del cuerpo y genes home-

óticos en el desarrollo, 425 interacciones entre proteínas en la célula, 10f

jerarquía de la actividad de los genes en el desarrollo, 425

modelo logístico de crecimiento de la población e historia de vida, 1147

número de cromosomas, 102

organismo modelo, 412f

patrón de segmentación en el desarrollo, 425

radiación y mutaciones, 329

relojes biológicos, 1030

- selección natural y evolución, 506 Mosca de la manzana norteamericana (*Rhagoletis* pomonella), 479

Mosca Tsé tsé (Glossina palpalis), 554

genoma, 401

Moscarda negra (*Phormia regina*), gusto, 1055f Moscas de ojos pedunculados, selección de pareja, 1125, 1126f

Mosquito(s), 845f
- Anopheles, 555, 556f

hábitat y distribución, 1085

mecanoreceptores en los, 1050

como vector de enfermedad, 555, 556f, 664,

Mostaza salvaje, vegetales seleccionados artificialmente de la, 445f

Motilidad celular, 112, 115f, 116f, 117f, 118f

en la morfogénesis animal, 1001f, 1002 Movimiento, Véase también Locomoción

celular en procariontes, 536f, 537

desplazamiento celular durante la morfogénesis, 1001

en plantas, 810f

en protistas, 117f, 118

Movimientos de las plantas, 805f, 810f Mucina, 856

Mucosas, membranas, 823

como mecanismo de defensa del cuerpo, 899f Muda, 657

requerimientos nutricionales durante la, 850f Muerte celular programada, 427, Véase Apoptosis

etileno y hojas de las plantas, 800 Muestra de vellosidades coriónicas, 269, 270f

anatomía reproductiva, 969, 970f, 971

anticoncepción y aborto, 982

ciclo reproductivo, 973, 976 concepción, desarrollo embrionario y parto,

dimorfismo sexual, 468

embarazo, 915, 978

hormonas sexuales, 63f, 958

inactivación del cromosoma X, 284f

menopausia, 977

menstruación, 973

ovogénesis, 973, 974f regulación hormonal del sistema reproductor, 958, 973, 976

respuesta sexual, 972 Mula, como híbrido, 475f Muller, Hermann, 329

Mundo verde, hipótesis de, 1193 Murciélago(s)

alteración de las redes de interacción, 1214, 1215f

como polinizadores, 604f

forma y función en la anatomía de los, 17f

predación utilizando el sonar por los, 1045f

sistema excretor del vampiro, 938f vampiro (Desmodus rotundas), 938f

acumulación de lactato, 1071

cardíaco, 826, 1024, 1072

acetilcolina, proteínas G y transmisiones sinápticas, 1024

contracción, Véase Contracción muscular control neural de la tensión, 1069

efectos de los esteroides anabólicos sobre, 959f

esquelético, 826, 1066f, 1066

estriado, 826

estructura, 1066, 1067f

interacción entre esqueleto y, 1066f

liso, 826, 1072, 1072

locomoción y contracción, 1066f

- receptores de estiramiento, 1047f Musgos (Briofitas), **580**, 582f, 586, 587f

ciclo vital de Polytrichum, 581f

en clava, 586, 587f

esporofitos, 577f

Polytrichum commune, 582f

Sphagnum, 511, 577f, 583f Mutaciones, 328, 459

cáncer y, 370 como causa de la microevolución en las pobla-

ciones, 459

cromosómicas, 285, 463 de aminoácidos, 328, 329f

de sentido erróneo, 328, 329f

deleciones, 329, 330f

duplicaciones, 459

espontáneas, 329 inserciones, 329, 330f

letales, 423

del marco de lectura, 329, 329 número de genes y alteraciones en la secuen-

cia como, 459

puntuales, 328, 328

como fuente de variación genética, 459

mutágenos causantes de, 329

sin sentido, 328, 329f sustituciones de pares de base como, 328,

translocaciones, 286, 287, 288f variación genética en poblaciones causada por,

459 Mutagénesis in vitro, 400 Mutágenos, 329

Mutante(s)

ctr (triple respuesta constitutiva), 800f ein (insensible al etileno), 800f

eto (superproductores de etileno), 800

Gnom y eje de polaridad en las plantas, 732 Opaque-2, 783 Mutualismo, 545, 620, 1164

NAD+ (nicotinamida adenina dinucleótido), 162

como agente oxidante durante y transportador de electrones durante la respiración celular, 162, 163f, 170, 175

fermentación, 174

NADH

ciclo del ácido cítrico, 168f, 169f, 170 fermentación, 174, 175f

- como fuente de electrones para la cadena de transporte de electrones, 170, 171f

glucólisis, 165f, 166f

NADP+ (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato), reacciones fotosintéticas de la fase luminosa y el papel del, 184, 185f, 193f

NADPH

- ciclo de Calvin y conversión de dióxido de carbono a azúcar con la utilización de,
- reacciones fotosintéticas de la fase luminosa y conversión de la energía solar en, 185, 190, 191, 193f

Narciso, simetría radial, 773f

Nash, John, 1127

Natación, 1073

comensalismo, 545

coste energético, 1074f

forma corporal y rapidez, 821f

Navaja de Occam, 500

Nealson, Kenneth, 522f

Neanderthales, 705 Nefrona(s), 931, 932f

- corticales, 931, 932f

estructura y función, 931

- funciones regionales de transporte epitelial y,
- producción de orina a partir del filtrado de la sangre en, 933f, 934
- vasos sanguíneos asociados con, 932

yuxtamedulares, 931

Nematocitos, 644

Nematodos (gusanos redondos), 640f, 655, Véase también Caenorhabditis elegans (nematodo)

esqueleto hidrostático, 1063 como organismo modelo, 412f

como seudocelomado, 631f

- Trichinella spiralis, 656f

Nermertinos (gusanos proboscídeos/gusanos cintiformes), 639f, 649f, 650

Neocorteza, 1031

Neón, orbitales electrónicos, 38f

Nerium oleander, 751f

Nervio(s), 627, **1012**, Véase también *Neurona(s)* - craneales, 1026f

desarrollo, 1037

raquídeos, 1026f

virus del herpes en, 340

Neumatóforos, 714f Neumonía, 295f, 348

Neurohipófisis, 950

Neurohormona, 944

Neuromastos, 1054

Neuronas, 943, 1011

- bombas iónicas/canales iónicos, 1015
- canales iónicos regulados por voltaje, 1017
- células de sostén, 1014
- desarrollo, 1037
- estructura, 1013, 1014f
- interneuronas, 1013f, 1014f
- motoras, 1013
- contracción muscular estimulada por las,
- dirección de crecimiento del axón, 1038f
- estructura de las, 1014f
- reclutamiento de, 1071 potencial de acción, 1017
- potencial de membrana, 1015
- potencial de reposo, 1016
- producción de nuevas, en adultos, 1038
- sensitivas, 1013, 1014f
- sensoriales, 1013
- estructura, 1014f
- sinapsis, 1021

Neuropéptidos como neurotransmisores. 1025 Neurospora crassa (moho del pan)

ciclo vital, 616, 617f

experimento de G. Beadle y E. Tatum sobre las relaciones gen-enzima en, 310, 311f

Neurotransmisores, 1014, 1024

- acetilcolina, 1024c
- aminas biógenas, 1024c, 1025
- aminoácidos y péptidos, 1024c, 1025
- como mensajeros intracelulares en las sinapsis neurales, 1022, 1024 migración de vesículas con, 112f
- principales tipos, 1024c
- como reguladores locales, 947 Neutrófilos, 880f, 881, 900

Neutrones, 34

número de masa, 34

Nicho ecológico, 1160

Nicolson, G., 125 Nicotina, 1024, 1163

Nirenberg, Marshall, 313

Nitrogenasa, 764

Nitrógeno

- bacterias del suelo y fijación para el uso vegetal, 763f, 764
- mejoramiento del rendimiento proteico en cultivos, 764
- metabolismo procarionte y, 539
- como nutriente limitante en los ecosistemas, 1188
- requerimientos y deficiencias en plantas, 33f, 759f, 761
- valencias, 60f

Nitrosomonas, 542

Nivel del mar, calentamiento del mar y aumento,

Niveles de energía de los electrones, 36, 37f Niveles tróficos en los ecosistemas, 1185

descomposición, 1185

- diferentes, energía alimentaria disponible para los seres humanos, 1193f
- transferencia de energía, 1191

Noche, fotoperiodicidad vegetal y duración de la, 806, 807f

Nociceptores, 1049 Nodo auriculoventricular, 874

Nodo sinoauricular (SA), 873 Nodos de Ranvier, 1015f, 1021f

Nódulos, de la raíz, 764, 765f

biología molecular de la formación de, 766

Nombre binomial, 495 Noradrenalina, 956, 1025

estrés y secreción de, 957f

Norma de reacción, 264

comportamiento y, 1109

Norteamérica

climograma de los biomas terrestres, 1098f

placas tectónicas, 527, 528f

precipitación ácida, 55, 1201f

- riqueza de las especies de árboles y vertebrados, 1177f
- riqueza de las especies de aves, 1177f

Notocorda, 498, 673, 997

- cordados, 673
- organogénesis y formación, 997f, 998

Nottebohm, Fernando, 818

Nucleasas, 305

Núcleo atómico, 34

Núcleo de la célula eucarionte, 98, 102

- división, Véase Mitosis

estructura, 102, 103f

señalización química y respuestas, 213f

Nucleoide, 98, 346

Nucléolo, 102

Núcleos basales, 1032

Núcleos geniculados laterales, 1063

Núcleos supraquiasmáticos, 1030

Nucleósido, estructura, 87f

Nucleósido trifosfato, alargamiento de la cadena de DNA y, 301, 302f Nucleosomas, **360**, 361f

Nucleótido(s), 7, 87, Véase también Secuencias de

aminoácidos especificados por tripletes, 312

análisis de fragmentos de restricción, 392,

apareamiento de bases de, en cadenas de DNA, 89, 296, Véase también Bases nitrogenadas

- código de tripletes, 312, 313f

- como componente de ácido nucleico, 87f, 88 dañados y errores de apareamiento, repara-
- ción, 305f

estructura, 87f

mutaciones puntuales, 328

- reparación por escisión de DNA dañado, 305f
- secuencias de mapeo, 396

Nudibranquio, 651f Nueva Zelanda, 690

Número

- atómico, 34
- de Avogadro, 52
- de cromosomas en el hombre, 102, 240

aneuploidía y poliploidía, 285, 378 anormal, 285f

- en las células somáticas, 240
- reducción en la meiosis, 243
- trastornos genéticos causados por alteración en el, 285

de masa, 34

Nüsslein-Volhard, Christiane, 423

Nutrición, Véase también Dieta; Alimentos

- animal, 626, 855 adaptaciones evolutivas de los sistemas
- digestivos de los vertebrados, 862 categorías alimentarias, panorama general,
- esqueletos de carbono y nutrientes esenciales provistos por la dieta, 849
- etapas de procesamiento de los alimentos,
- mecanismos alimentarios de los animales, cuatro tipos, 845f mecanismos homeostáticos para el manejo
- del presupuesto energético animal,
- requerimientos nutricionales, 33f, 849 sistema digestivo y órganos de los mamífe-
- ros, 855
- aparato digestivo y, 855
- biotecnología vegetal, 784
- deficiencias nutricionales, 33f, 849 desequilibrio calórico, 846
- fibras, 74
- por absorción, en hongos, 608 en procariontes, 538, 539c
- vegetal, 756 adaptaciones de la, que involucran relacio-nes con otros organismos, 764, 768f
- calidad del suelo/características, 759 incorporación de nutrientes, 757f, Véase también Transporte en plantas vascula-

nitrógeno como elemento esencial, 33f,

759f, 763 - requerimientos nutricionales, 756

micorrizas, 620, 766

- Nutrientes
- absorción, en el intestino delgado, 859 absorción por las raíces de las plantas, 744
- esenciales, 849, 849
- animales, 849
- plantas, 757, 758c
- como factor limitante en los ecosistemas, 1188

Nutrientes (Cont.)

- minerales, 756

translocación, en el tejido del floema vegetal,

0 Obelia, 645f Obesidad, 847 evolución y, 848 Océano(s)

- arrecifes de coral, 1097f

como bioma, Véase Biomas marinos

calentamiento global e incremento del nivel del mar, 1205

El Niño, 1170, 1171f

producción primaria de nutrientes en el, 1188, 1189c, 1190

zona béntica, 1097f

zona pelágica, 1096f

Ocelo, 1057f

Odling-Smee, Lucy, 1115

Venado bura (Odocoileus hemionus), pastoreo y riesgo de predación, 1123f

Odum, Eugene, 1160 Oído

audición en mamíferos (ser humano), 1050, 1051f, 1052

detección de sonidos en invertebrados, 1050

equilibrio, 1052 humano, 1051f

interno, 1051

audición y, 1051f, 1052, 1053f

- equilibrio y, 1052, 1053f en los mamíferos, 1050

mandíbula y huesos del oído, evolución en mamíferos, 695f

medio, 1051

tonos distinguidos por la cóclea, 1052f Ojo

compuesto, 1058

Drosophila, mosca de la fruta, 276f, 277f, 281, 281f, 411f

evolución, 483

invertebrados, 1057f, 1058f

moluscos, 483f

poder de resolución, 95

vertebrados, 1058, 1059f, 1060f

Olfato, 1055

bulbo olfatorio, 1035, 1035f, 1057f

en seres humanos, 1035, 1035f, 1056, 1057f Oligochaeta (gusanos segmentados), 654f, Véase

también Lombriz de tierra Oligodendrocitos, 1015

Oligosacarinas en plantas, 814

Omatidio, 1058

Omnívoros, 844 dentición, 863f

Oncogenes, 371

conversión de protooncogenes en, 371f Onicóforos (gusanos aterciopelados), 641f

Operador, 353 Opérculo, 682 Operón(es), 353

control positivo de lac, 356f

Trp, síntesis regulada de enzimas reprimibles, 353, 354f

proteínas reprimibles y control génico regulador de, 353

reprimibles versus inducibles, 353

síntesis regulada de enzimas inducibles lac,

síntesis regulada de enzimas reprimibles trp, 354f

Ophiuroidea (estrella frágil), 666c, 667f Opiáceos como imitadores de las endorfinas, 1025

Opistocontos, 612

Opsina, 1060

Opsonización, 913

Orangutanes, 701f

Órbitas de electrones, 36

de dieciocho elementos, 37f

valencias de los elementos de las principales moléculas orgánicas, 60f

Orden

y desorden biológico, 144 Órdenes (taxonomía), 496

mamífero, 699f

Organismos, 4f, Véase también Especies

anatomía y fisiología, 820

clasificación, Véase Sistemática; Taxonomía

colonias de, y origen de los multicelulares, 526f

complejidad de, relacionada con la composición genómica, 374

comunidades de, Véase Comunidad(es)

desarrollo de individuos, Véase Desarrollo genéticamente modificados, 407

historia evolutiva, Véase Filogenia

historia de vida, 1141, 1147

homeostasis, Véase Homeostasis

interacción entre medioambiente y, 27f, 1080, Véase también Ecología

modelo, 412, 412

nomenclatura binomial para nombrar, 495

regulación y conformismo, 832

Organización biológica, 3

ecosistemas como nivel de, 4f, 6

la célula como unidad básica de la, 5f, 6

- niveles de, 4f, 5f

propiedades emergentes en niveles de, 9

Organizador de la gástrula, 1006 Organizador de Spemann, 1006

Órgano(s), 5f, 712

animales, 827

digestivo, 855

- reproductivos, 969

- tejidos de, 823

trasplantes y respuesta inmunitaria, 916

vestigiales, 448

vegetales, Véase también Hoja(s); Sistema radicular; Sistema de retoños

Organogénesis, 979, 997

a partir de tres capas germinales, 997, 999c

en el embrión de ave, 998f

en el embrión de rana, 997f

Orgánulos, 5f, 95

aislamiento mediante fraccionamiento celular,

del sistema de endomembranas, 104

herencia de genes localizados en los, y desórdenes genéticos, 289

microscopia y vistas de, 95

mitocondrias y cloroplastos, 109, 192

orden estructural en el metabolismo y, 157f

peroxisomas, 110

relación entre sistemas de endomembranas, 109f

Orgasmo, 972

Orígenes de replicación (DNA), 226, 227f

en eucariontes, 301

concentración en los riñones (modelo de dos solutos), 935f

producción y filtración de la sangre en los riñones, 931

Orquídea

- simetría bilateral en flores de, 773f

unidad y diversidad en familias de, 16f

Orrorin tugenensis, 703f

Ósculo, 642

Osmolaridad, 923

Osmorregulación, 132, 922

- equilibrio del agua y, 131, 132f, 133

ósmosis y, 922

papel del transporte epitelial, 926

- riñones y, 936, 937f, 938 Ósmosis, **132**, 740

conservación del agua, riñones, y papel de la,

equilibrio del agua, 131, 132f, 133

Oso(s), 465

clasificación del oso negro americano, 13f

de agua (tardígrados), 641f, 925

reservas naturales del, 1222, 1223f

marino del norte (Callorhinus ursinus), 1136f

polares (Ursus maritimus), comportamiento agonístico, 1127f

Osteictios, 682

Osteoblastos, 825

Osteonas, 825

Ostracodermos, 679

Otolitos, 1052 Ovario(s), 241, 969

- de las plantas, 598, 772, 774f, 775

- desarrollo del fruto a partir de, 778, 779f

variación en las localizaciones, 773f

Oviducto, 969

Ovillos neurofibrilares, 1040f

Oviraptor, 690f

Ovocito

- primario, 974

secundario, 974 Ovogénesis, 973, 974f

Ovogonia, 974

Ovomicetos, 558, 558, 559f Ovulación, 969, 977

Óvulo(s), 592, 772, 774, 964, Véase también

Huevo

desarrollo del ser humano, 974f fecundación y desarrollo de semillas a partir de, 592, 593f, 777f

de plantas, 592, 593f, 772f

Oxidación, 161

beta, 177 NAD+ como agente de, 162

peroxisomas y, 110

Óxido nítrico (NO), 205, 948

efectos sobre la función sexual masculina, 948

como neurotransmisor, 205, 1025

como regulador local, 948 Óxido de trimetilamina (TMAO), 924

Oxígeno orígenes en la atmósfera de la Tierra, 522

carga y descarga de, por la hemoglobina, 892f curvas de disociación del, para la hemoglobi-

na, 892f

enlace covalente, 40f

fotosíntesis y producción de, 183, 184f, 522 - mamíferos marinos buceadores y almacena-

miento de, 894 metabolismo procarionte y, 539

mioglobina y almacenamiento de, 895

pigmentos respiratorios y transporte de, 892f,

valencias, 60f

Oxitocina, 951 - embarazo humano y nacimiento, papel de la, 981

secreción de, por la hipófisis posterior, 950f Ozono atmosférico, agotamiento, 1205

Pace, Norman, 541 Paine, Robert, 1169

Paisaie - biofilia y, 1229

- corredores que conectan fragmentos de hábitat en, 1221
- desarrollo sostenible y conservación del, 1228
- fragmentación y límites del, 1220
- reservas naturales como áreas protegidas del, 1222
- restauración de la alteración del, 1224

Paleoantropología, 702 Paleontología, 439

Palmera de mar (Postelsia), 561f

Paludismo

- anemia drepanocítica y, 267, 466f ciclo vital de *Plasmodium*, 555f
- mosquitos como vectores de, 664, 1085
- ventaja de los heterocigotas en la hemoglobina en relación con, 466f

Panamá, 1080f

Páncreas, 855, 955

- función digestiva, 858, 859f
- homeostasis de la glucosa y papel del, 846f,
- secreción hormonal, 949c, 955f
- deficiencia y diabetes, 956

Panda gigante, 160 Pangea, 528, 528f, 696

Pantanos, 1094

producción primaria, 1190

Papaya genéticamente modificada, 784f Papilas gustativas, 1055

Papilomavirus, 370

Parabasálidos (tricomonas), 553

Parabronquios, 889

Paracerceis sculpta, comportamiento de apareamiento y polimorfismos de los machos, 1126, 1127f

Paramecium sp., 556

- cilios, 15f
- competencia interespecífca entre especies, 1160
- conjugación y reproducción, 557f, 558
- equilibrio acuoso y papel de la vacuola con-tráctil, 132, 133f
- estructura y función, 557f
- modelo logístico de crecimiento poblacional aplicado al, 1147f

Paramiosina, 1073

Pararreptiles, 689

Parasitismo, 545, 1163

Parásitos, 1163

- esquistosoma como, 647f
- flores como, 771
- nematodos como, 656f
- plantas como, 767, 768f
- procariontes, 545
- sanguijuelas como, 655
- tenias solitarias como, 648f
- virus como, Véase Virus

Pared celular

- en procariontes, 534
- equilibrio acuoso y, 132
- primaria, 118, 119f
- secundaria, 118, 119f vegetal, 118, 119f
- equilibrio acuoso y, 132
- transporte en las plantas y, 743

Pareja, elección de, Véanse también Apareamiento competencia de los machos por la pareja y,

- 1126
- dieta y, en Drosophila, 1113f, 1114
- por el sexo femenino, 1125

Parker, John, 93

Parques nacionales, 440f, 477f

- en Costa Rica, 1173f, 1217f, 1220f, 1223,
- Gran Cañón, 1223f
- Gran Teton, 1223f

- Yellowstone, Wyoming arqueas en aguas cálidas, 544
- incendios, 1172, 1173f
- límites legales y bióticos, 1223, 1223f
- límites naturales en el ecosistema, 1220f
- población de osos grises, 1217f, 1218, 1223f

Partenogénesis, 648, 965

en rotiferos, 648

Partición de los recursos, 1161

Partículas subatómicas, 34

Parto, 981f, 981

mecanismos de retroalimentación positiva,

Pastinaca del sur (Dasyatis americana), 681f Patas, tamaño del animal y soporte esquelético, 1065

Patata, enfermedades, 558

Paternidad

- certeza de, 1124
- tecnología del DNA y establecimiento de la,

Pato silvestre, 693f

Patógenos, 1163

- aglutinación, 913
- avirulentos, 813
- respuesta vegetal a, 814f, 815f bacterias como, 295f, 339, 460, 545
- defensas de las plantas contra, 813
- densidad poblacional de huéspedes y, 1149
- hongos como, 622
- inmunidad, Véase Sistema inmunitario
- insectos como vectores para, 554f, 556f
- parásitos como, Véase Parásito(s)
- de plantas, Véase Enfermedad vegetal
- procariontes como, 545
- protistas como, 552, 553f, 554f, 555, 556f,
- resistentes a fármacos, 447, 448f
- respuestas de linfocitos B y T a, 909
- virulentos, 813
- virus como, 337, 339, 343

Patrón de dispersión de la población agrupado, 1138f

Patrón estructural de los microtúbulos 9 + 2 en flagelos y cilios, 114f, 115f

Patrón uniforme de dispersión de la población, 1138f

Pavos reales, dimorfismo sexual, 468f

- abisal (Photoblepharon palpebratus), 545f adaptaciones renales, 939f
- audición y equilibrio, 1053
- branquias, 885, 886f
- cebra (Danio rerio), 412
- aprendizaje asociativo, 1116, 1117f
- como organismo modelo, 413f
- ciclidios, especiación, 480f
- cíclidos

- especiación, 479, 480f territorialidad, 1107f ciclóstomo (Myxini), 641f
- de aletas radiadas (actinopterigios), 683f
- desechos nitrogenados, 927f
- doncella cabeciazul, hermafroditismo en, 966f
- hermafroditas, 966f
- hermafroditismo secuencial, 966
- intercambio contracorriente, 885, 886f
- lanceta (Cephalochordata), 641f, 675f
- línea lateral, 680, 1054f
- con mandíbula, 679, 680f
- mutualismo entre bacterias y, 545f
- óseos, 682
- osmorregulación, 923f, 924
- payaso (Amphiprion ocellaris), 683f
- peces pulmonados, 683

- predación diferencial, efecto sobre la evolución de los guppy, 447f
- reotaxis, 1110f
- sin mandíbula, 679
- sistema circulatorio, 870f, 871
- sol de agallas azules, costes y beneficios energéticos de su conducta alimentaria, 1122, 1123f
- termorregulación, 834f, 836, 837f
- territorialidad, 1107f, 1108f
- Pectina, 106
- Pediastrum, 526f
- Pedúnculo, 561f
- Pelo, en los mamíferos, 694
- Pelo radicular, 714
- absorción de agua y nutrientes, 744
- gen homeótico GLABRA-2, 732, 733f
- Pelos de la raíz, 713f
- Pelvis renal, **931**, 932f
- Pene, 972 disfunción eréctil, 211, 948, 1025
- Penicilina, 155, 611f, 623f
- Penicillium sp., 611f, 623f
- PEP carboxilasa, 196 Pepino de mar (Holothuroidea), 666, 667f
- Pepsina, 857 Pepsinógeno, 857
- Péptido señal, 326 Peptidoglucano, 535 Péptidos, como neurotransmisores, 1024c,
- 1025
- Percebes, 664f competición entre especies de, 1160f
- Percepción, estímulo sensorial y, 1046, Véase también Mecanismos sensitivos
- Pereira, Sofía, 1120
- Periciclo, 723
- Peridermo, 717
 - cambium de corcho y producción, 728 Período Carbonífero, 596
- bosques pantanosos, 588f
- Período Cretácico, extinciones en masa, 518 Período Pérmico, 596
- extinciones masivas, 518f, 520 Período refractario posterior a un potencial de
- acción, 1019
- Período sensible al aprendizaje, 1108 canto de las aves, 1118
- Período Silúrico, 629
- Peristaltismo, 855
- movimiento por, en anélidos, 1064
- esofágico, 856f
 - en el tracto digestivo, 855
 - Peristoma, 581 Permeabilidad selectiva de las membranas, 124,

 - Peroxisoma(s), 109, 110, 111f Pert, Candace, 1025
- Perturbación en una comunidad, 1172
- fuego, 1172f, 1173f recuperación de la comunidad, 1226f
- sucesión ecológica luego de una, 1173
- Pesticidas, 155
- Pétalos, flores, 429f, 430, 598, 772 Petreles, peso excesivo en polluelos, 848f

actividad enzimática y efectos del, 154f

- Pettit, Robert, 643 Pfiesteria shumwayae, 555f
- pH, 54
- ácidos, bases y, 53
- buffers, 55 del suelo, 762
- escala, 53, 54f, 55
- Pharyngolepis, 679f Phoronis hiphocrepia, 649f
- Physarum polycephalum, 564f

Phytolacca dodecandra, propiedades medicinales,

Phytophthora infestans, 558

Phytophthora ramorum (muerte repentina del roble), 1163

Pie, 650

- aves, 694
- esporofitos del musgo, 580
- moluscos, 650

- aislamiento térmico, 835
- color y herencia poligénica, 263f
- color, melanocitos, 946, 952
- como mecanismo de defensa del cuerpo, 899
- daño por la radiación ultravioleta, 305f, 306
- en los osteictios acuáticos, 682
- receptores sensoriales en los seres humanos, 1048f

Pigmentos

- carotenoides, 188, 189
- fotosintéticos, 186
- respiratorios, 892
- papel de los gradientes de presión parcial, 891f
- transporte de dióxido de carbono, 893
- transporte de oxígeno, 892, 892f

Pilobolus, 614, 615f

- Pilus (pili), 349, **536** Pingüinos, 693, 821f
- patrones de dispersión, 1138f presupuesto de energía, 830, 831f
- requerimientos nutricionales durante la muda, 850f

Pino, ciclo de vida, 596, 597f

Pino erizo (Pinus longaeva), 595f

Pino Wollemi (Wollemia nobilis), 595f

Pinocitosis, 137, 138

Pinzones

- cactero terrestre (Geospiza scandens), 443f
- cebra
- E, Jarvis en la genética del canto, 819
- selección de pareja, 1226f
- Darwin, Charles, estudios en las islas Galápagos, 442, 443f, 450 desplazamiento de caracteres, 1161f
- especiación, 478
- pico, variaciones, 443f
- pinzón cebra, elección de la pareja, 1125
- radiación adaptativa, Galápagos, 18f selección disruptiva, pinzones de vientre negro comedores de semillas, 465
- terrestre grande (Geospiza magnirostris), 443f Pipa india (Monotropa uniflora), 768f

Piqueros de patas azules, 474f Pirámide(s)

- de biomasa, 1192, 1193f
- ecológicas, 1192
- de números, 1193
- de producción neta, 1192f

Pirimidina, 88, 298

Piruvato

- conversión a acetil CoA, 168f
- oxidación de glucosa a, durante la glucólisis, 164, 166
- como punto clave en el catabolismo, 176f Pisonia, dispersión de semillas, 480f

Pistilo, 598, 772

- alimentacion en grandes volúmenes, 845f
- presupuesto energético, 830, 831f Placa(s)
- bacterianas, 522f
- celular, 225f, 226 cribosa, 719
- dental, 539f metafásica, 224

- - tétradas en, 247
- seniles, 1040f
- tectónicas, 527

Placenta, 695, 915, 979

circulación en el feto y, 980f

Placodermos, 680

Placozoa, 639f

Plagiochila deltoidea, hepática, 582f Plan corporal, 421, 630

- acelomados, celomados y seudocelomados, 631f
- cavidades del cuerpo, 631f
- cnidario, 643
- desarrollo animal y, 987, 992, 993f
- determinantes citoplasmáticos que afectan a los animales, 420, 421f, 423, 987
- ejes, 993f, 1004
- genes homeóticos y, 485
- intercambios con el ambiente y, 822f
- leyes físicas que restringen, 820, 821
- moluscos, 650f
- polaridad axial en las plantas, 731, 732f
- segmentación, 425
- simetría, 630
- simetría bilateral, 630f, 646
- tejidos y, 630

Planarios, 639f, 646

- anatomía de, 647f
- ocelos y comportamiento respecto de la orientación de los, 1057f protonefridio (bulbo llama) de, 929f, 930
- sistema nervioso, 1012f

Plancton, 550

Planificación familar natural, 982

Plantae (reino), 575f, Véase también Planta(s) Planta(s), 573, Véanse también los tipos específi-

- adaptaciones para la vida en tierra, 573, 574, 575
- evolución de las, a partir de las algas verdes,
- alimenticias, Véase Plantas de cultivo
- alternancia de generaciones, 242, 576f
- amenazas, 606
- angiospermas y evolución de frutos y flores, Véase Angiospermas
- biotecnología aplicada a las, 783
- briofitas, 580
- carnívoras, 767, 768f
- células, Véase Células vegetales
- ciclo vital sexual, 242f
- en climas áridos y cálidos, 195
- colonización de la tierra, 527 crecimiento, Véase Crecimiento vegetal
- cultivo
- defensas de las, contra predadores, 813
- desarrollo, Véase Desarrollo; Desarrollo vegetal
- desetiolación, 789f, 790f, 791
- enfermedades, Véase Enfermedad vegetal
- epífitas, 768f
- especiación simpátrica y evolución de las, 478f, 479f
- estructura, Véase Estructura vegetal
- evolución de las, momentos destacados, 579f
- existentes, filos de, 578c
- fotosíntesis, Véase Fotosíntesis
- genes extranucleares y color de las hojas, 289,
- gimnospermas, Véase Gimnospermas
- hibridación, 253
- ingeniería genética, 406, 784
- kudzu como especie introducida, 1213f
- medicamentos derivados de las, 594f, 595f,
- movimientos, 805f, 810f
- nutrición, Véase Nutrición vegetal

- origen y diversificación, 575
- parásitas, 768f
- plantas vasculares con semillas, Véase Plantas con semillas
- plantas vasculares sin semillas, 584
- poliploidia, 285
- rasgos derivados, 575, 576
- reconocimiento del propio polen y autoin-compatibilidad, 775
- reproducción, Véase Reproducción vegetal
- respuestas, Véase Respuestas vegetales
- selección artificial y cultivo selectivo, 783
- totipotencialidad, 415
- transgénicas, 406, 782, 784
- transporte, Véase Transporte en plantas vasculares
- transporte de agua, 48f
- vasculares, Véase Plantas vasculares

Plantas C4, 196

- anatomía y vías de, 196f
- comparación con plantas CAM, 197f Plantas CAM (metabolismo del ácido crasuláceo),
- 196, 197 - comparación con las plantas C_4 , 197f Plantas con flores, Véase Angiospermas
- Plantas con semillas, 578, 591
- angiospermas, 579, 598 gametofitos reducidos y semillas, 591
- gimnospermas, 579, 593 importancia para el bienestar humano, 591,
- Plantas de cultivo, Véase también Agricultura angiospermas, 605
- ingeniería genética, 407
- mejoramiento del rendimiento proteico, 764
- poliploidía, 478
- Plantas de día neutro, 806
- Plantas de días cortos, 806
- Plantas dioicas, 773
- Plantas de guisantes, 603f bacteria Rhizobium y fijación del nitrógeno,
- 765f
- desarrollo de frutos, 779f giberelina y alargamiento del tallo en la, 797
- investigaciones de Mendel sobre la herencia, 251, 309
- respuesta triple al estrés en plántulas de, 799f Plantas de milefolio (Achillea), variación geográfi-
- ca, 464f Plantas perennes, 720
- Planta del tabaco, gen de la luciérnaga y energía
- lumínica, 314f
- Plantas vasculares, 578 semilla, Véase Plantas con semillas
- sin semillas, 586 transporte, 738
- Plantas vasculares sin semillas, 578, 584
- carboníferas, 588f
- clasificación, 586 diversidad, 587f
- helechos, ciclo de vida, 585f
- importancia, 588 orígenes de las plantas vasculares, 584
- Plaquetas, 880, 881
- coagulación sanguínea, 880f, 882f
- efectos de las prostaglandinas sobre las, 948
- Plasma, sangre, 879, 880c Plásmidos, 343, 349, 537
- bacterianos, Véase Plásmidos
- en células procariontes, 537 clonación de genes con la utilización de,
- conjugación bacteriana, 349, 350f en levaduras, 390

- resistencia a los antibióticos en bacterias y,
- recombinación genética en bacterias, 349

Ti, 406, 407f

como vector de clonación, 386, 387f, 388, 389f

Plasmodesmas, 120

Plasmodium (apicomplejo), 556f, Véase Paludismo Plasmogamia, 610, 614f Plasmólisis, 133

Plasticidad, 712

Plástidos, 110, Véase también Cloroplastos

almacenamiento de almidón, 71, 72f

apicoplasto, 555

- eucariontes, endosimbiosis secundaria y diversidad de los, 551f
- origen endosimbiótico de mitocondrias y, 523, 550

Plátano, producción de semillas y densidad poblacional del, 1149f

Platelmintos (gusano plano), 631f, 639f, 646

anatomía, 648f

Plegamiento de proteínas, 85, 325

Plomin, Robert, 1133 Plumas, aves, 692f

Poblacion(es), 4f, 454, 1082, 1136, 1136, 1152

ciclos, 1151

comunidades, Véase Comunidad

- en declinación, conservación de especies utilizando el enfoque de, 1218
- definición, 455

demografía, 1139

- densidad de las, y patrones de dispersión, 1137
- dependientes de la densidad e independientes de la densidad, 1148
- dinámicas poblacional, 1150
- especies, Véase Organismos; Especies
- evolución, 454, Véase también Genética de poblaciones
- historias de vida de los organismos en las, 1141
- humanas
- crecimiento exponencial global de, 1153f

distribución etaria, 1154

- efectos sobre el medio ambiente, Véase Humano, impacto ambiental mortalidad infantil y expectativa de vida
- en, 1155
- influencias bióticas y abióticas, 1148
- tablas de vida y curvas de supervivencia, 1139 tasas reproductivas, 1140
- variación interna y entre, 445f
- virtuales, estudio de la selección natural en, 467f

Poecilia reticulata, 446

- copia de la elección de la pareja, 1131f
- depredación diferencial y selección natural en las poblaciones de, 446, 447f

Poiquilotermos, 833

Polaridad en plantas, 731

Poliandria, 1124, 1125f

Poliginia, 1123

- esfinge (Xanthopan morgani), 820f
- predación por parte de los murciélagos, 1 045f
- quimiorreceptores, 1049f
- relación presa-depredador con charas azules, 467f
- termorregulación, 837f, 839f

Polímeros, 68

- aminoácidos, 80
- condensación e hidrólisis, 69f
- diversidad, 69
- nucleótidos, 88

- síntesis abiótica, 514
- síntesis y descomposición de, 68, 69f

Polimorfismo, 463

- Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (PLFR)
- como marcadores de los alelos que provocan enfermedades, 403f
- DNA no codificante, análisis, 394
- mapeo de ligamiento, 396f
- uso en el análisis forense, 405 Polinización, **592**, 771

- cruzada, 599
- desarrollo del gametofito, 774f
- estructura de la flor, 772f
- mecanismos de autoincompatibilidad, 775

variaciones florales, 773f

Polinizadores, relaciones de las angiospermas con los, 604f

Polinucleótidos, 87

- como componente de los ácidos nucleicos, 87f
- ensamblaje de, por las RNA polimerasas en la transcripción, 315f

Polipéptidos, 78, Véase también Aminoácidos; Proteina(s)

- determinación de la secuencia de aminoácidos, 80
- producción dirigida por un gen, 310
- formación de cadenas, 80f, 323
- modificaciones postraduccionales, 324,
- monómeros aminoácidos, 78, 79f, 80
- traducción y síntesis, 320

Poliploidia, 285, 478

- especiación simpátrica, 478f, 479f Poliquetos (gusanos marinos), 655f Polirribosomas (polisomas), 324, 325f
- Polisacáridos, 71 almacenamiento, 71, 72f
- estructurales, 72, Véase también Celulosa; Quitina

Polispermia, bloqueos rápido y lento, 989 Polo animal, 992

Polo vegetal, 992, 995

Polyplacophora (chitones), 651f

Porifera, Véase Esponjas (Porifera) Poro nuclear, 102, 103f

Porphyra, 561

Portadores de trastornos genéticos, pruebas para identificar, 269

- bomba de sodio-potasio, 134, 135f, 1016 canales regulados por ligando, 1022f
- canales regulados por voltaje, 1018, 1019f, 1020f, 1021
- canales selectivos que permiten el paso de, 739, 740f
- papel del, en la apertura/cierre de estomas,
- deficiencia de, en plantas, 759f permeabilidad selectiva de la membrana neuronal al, 1017f

Potenciación a largo plazo (PLP), **1035**, 1037f Potenciadores, 364, **365**

control de la expresión de genes eucariontes, 365, 366f

Potencial de acción, 1018

- cambios en el potencial de membrana, activación, 1017
- conducción, 1020f, 1021
- conducción saltatoria, 1021f
- en las plantas, 810
- graduado, 1018f
- papel de los canales iónicos regulados por voltaje, 1019f
- percepción sensorial y transmisión, 1046

- período refractario posterior, 1019
- producción, 1018

Potencial de desarrollo de la célula, 1004 Potencial de equilibrio (E_{ion}), **1016**

Potencial excitatorio postsináptico, 1022

Potencial hídrico

- análisis cuantitativo, 741

efecto de lo solutos y la presión, 740 modelo del movimiento de agua, 741f

Potencial inhibitorio postsináptico (PIPS), 1022 Potenciales de membrana, 135, 739, 1015

- entrada de iones y, en el transporte en las plantas, 740f
- mantenimiento de, por bombas de iones, 134 registro intracelular para la medición de, 1016f
- en reposo, 1016

Potencial osmótico, 741

Potenciales postsinápticos

excitatorio, e inhibitorio, 1022

sumación, 1023f

Potencial receptor, 1046 Potencial de reposo, 1016

Pradera(s)
- incendio en, 1099

templada, 1102f

Pre-mRNA, 312 Precipitacion(es)

ácida, 55

- actividades humanas causantes de, 1201
- deforestación, 1199
- distribución en América del Norte y Europa, 1201f
- efectos en la vida silvestre, 686
- en los Estados Unidos, 1202f aire global y patrones de vientos y, 1089f
- efectos de las montañas sobre las, 1090 Preformación, desarrollo y concepto de, 987

Prepucio, 972 Presa, defensas de, 1162, Véase también Depredadores

Presentación del antígeno, 904, 905f Preservativo, anticonceptivo, 982

- Presión arterial, 868, 876
- alta (hipertensión), 883
- medición, 877f
- noradrenalina y, 957 velocidad del flujo sanguíneo y, 876f
- diastólica, 876
- parcial, captación/liberación de gases respiratorios y, 891
- de la raíz, 746
- ascenso de savia en el xilema, 746
- sistólica, 876
- Presupuesto energético
- animales, 830, 831, 844, 928
- ecosistemas, 1186

Primasa, 303, 304c

- Primates, 697
- arbol filogenético, 700f
- caracteres derivados de los, 697
- seres humanos, Véase Evolución huma Primera ley de la termodinámica, 143

Primordios de la hoja, 723

Principio de máxima parsimonia, 500 dificultad de analogía versus homología y,

504f Principio precautorio, 1083 Priones, 345

propagación, 346f Probabilidad, herencia mendeliana y leyes de la,

258, 268

- Problemas ambientales - anfibios, disminución de las especies, 686
- crecimiento de la población humana, 1155

Problemas ambientales (Cont.)

- dióxido de carbono atmosférico y cambios climáticos, 1203
- ecología y evaluación, 1083
- ozono, depleción, 1205
- precipitaciones ácidas, 55, 1201
- toxinas en los ecosistemas, 1202

Problemas genéticos

- cuadrado de Punnet para resolver, 255f
- leyes de probabilidad para resolver, 259

Procariontes, 534, Véase también Archaea; Bacteria

- aeróbicos y fotosintéticos, 537f
- Bacteria y Archea como ramas evolutivas de los, 541
- diversidad nutricional y metabólica, 538 estructura y formas, 534, 535f, 536f
- evolución, y cambios que afectaron la Tierra,
- filogenia, 540
- grupos principales, 542
- en investigación y tecnología, 546
- movilidad, 536
- organización interna y genómica, 537 papeles ecológicos, 544
- como patógenos, 545
- reproducción y adaptación, 537 Procesamiento del RNA, **312**, 317

- función de la ribozima, 318
- genes separados y corte y empalme de RNA, 318f, 319
- regulación de la expresión génica, 368 Proceso acrosómico, 988

Producción primaria en ecosistemas, 1187

- en ecosistemas acuáticos, 1188
- en ecosistemas terrestres y de terrenos pantanosos, 1190 neta, 1187f, 1188
- regional anual neta, para la Tierra, 1188f

Producción secundaria en los ecosistemas, 1191

- eficiencia de producción, 1191
- hipótesis del mundo verde, 1193

Productores primarios, 1185, 1186

Productos farmacéuticos, Véase también *Medicina*- biodiversidad y desarrollo de nuevos, 1211

- derivados de las plantas, 594f, 1212f
- enantiómeros y, 62, 63f
- tecnología del DNA y desarrollo de, 404

vías de la proteína G y, 206

Productos de reacciones químicas, 44

Profago, 339, 349

Profase

- meiosis, 244f, 245f
- mitosis, 221, 222f, 226f

Progesterona, receptores intracelulares, 947

Progimnospermas, 596

Prolactina, 952, 981 Prometafase, mitosis, 221, 222f, 226f

Propanal, 64

Propiedades emergentes, 9

- agua, 48
- compuestos, 33f
- funciones celulares, 120, 121f
- química de la vida, 89
- sistemas biológicos, 9
- tema biológico, 27f
- Prostaglandinas, 948
- plaquetas y, 948f
- receptores del dolor, 1049
- como reguladores locales, 948

Proteasoma, 369

degradación de proteínas, 369, 370f

Proteína(s), 77, Véanse también los tipos especí-

activadora del catolito (CAP), 356f

- acuaporinas, Véase Acuaporinas
- de andamiaje, 215f
- antimicrobianas, 900
- como cadena polipeptídica, 78, Véase también Polipéptidos
 - canal, 133, 134f
- catabolismo, 177f
- catalíticas, Véase Enzima(s)
- chaperonas, 85
- de choque térmico, 840
- conformación, estructura y función, 81
- de secreción, 105
- desnaturalización y renaturalización, 84, 85f
- determinación/diferenciación celular y producción de, específicas, 419
- digestión, 859f
- enzimas como, 77, 78f, Véase también Enzima(s)
- específicas de tejido, 419
- G, 206
- gen ras y Ras, 371, 372f
- integrales, 128
- integrales, 128
 - interacciones entre, en la célula, 10f
- de membrana
- funciones, 128f, 129
- movimiento, 127f
- motoras, 78c, 112, 114
- trabajo mecánico en células y, 149f
- niveles estructurales, 81
- olfato humano y, 1056
- periféricas, 128, 128
- pigmentos respiratorios, 892
- plegamiento, 85, 325
- infecciosas (priones), 345, 346f
- procesamiento postraduccional, regulación de la expresión génica eucarionte, 370f
- proteínas receptoras ligadas a, 206f
- R, 813, 814f
- R y genes R, 813, 814f
- receptoras, 78c
- canales iónicos regulados por ligando como, 208f
- en la membrana plasmática, 205, 206
- unidas a la proteína G, 206f
- reguladoras, contracción muscular y papel del calcio y, 1068, 1069f
- represoras, 353
- síntesis, Véase Síntesis de proteínas
- de superficie CD4, 909
- de superficie CD8, 910
- transmembrana, 128f
- transmembrana, estructura, 128f
- transportadoras, 130, 133, 134f
- difusión facilitada y, 133, 134f
- de transporte, 78c, 130, 739
- como bomba electrogénica y bomba de protones, 136f
- como cotransportadores, 136f
- papel en la difusión facilitada, 134f papel en las membranas, 128f, 130
- papel en el transporte en plantas, 740f
- proteínas acarreadoras, 134f
- proteínas canal, 130, 134f
- y trabajo mecánico en las células, 149f
- de unión a cadena simple, 303, 304c Proteincinasa(s), 209
- A, 210, 211f
- Proteinfosfatasas, 210
- Proteobacteria, 542f
- Proteoglucanos, 119
- en la matriz extracelular de las celulas animales, 119f

Proteómica, 402

Protistas, 549

- algas rojas y verdes, 567
- alternancia de generaciones en algunos, 561
- alveolados, 555
- amebozoos, 564
- cecozoos, 563
- ciclo de vida sexual en algunos, 242f
- diplomonados y parabasálidos, 553f diversidad, 549
- endosimbiosis, 550
- euglenozoos, 553
- evolución animal a partir de los, 628f
- evolución de hongos a partir de, 612
- filogenia de eucariontes y lugar de los, 552f
- intercambio con el medioambiente y cuerpo de los, 821f
- intercambio de gases, 884
- movilidad, 117f
- como patógenos, 553f, 554f, 556f
- radiolarios, 563
- seudópodos y movimiento, 117f
- vacuolas contráctiles, 108
- Protobiontes, 513, 515
- Protonefridios, 929f, 930 Protonema, 580, 581f
- Protones, 34
- número atómico, 34
- Protooncogenes, 371
- conversión en oncogenes, 371f Protoplasto, 717, 782
- Protostomas, 632, 632f
- Provirus, 341 Proyecto Genoma Humano, 9f, 11, 319, 394,
- 398
- E. Lander sobre, 236 Prozac (fármaco), 1025, 1040
- Psilotum nudum, helecho en cepillo, 587f Pteraspis, 679f
- Pterofitas, **578**, 587f
- Pterosaurio, 689 Púas, 716f
- Puentes disulfuro, 83 Pulga de agua (Daphnia sp.), aplicación de modelo logístico de crecimiento de la población,

- Pulgar oponible, 697 Pulmones, 886
- evolución de, 682
- intercambio de gases y, 886, 888f
- en libro, 658
- de los mamíferos, 887, 888f
- Pulpos, 639f, 653f
- Pulso, corazón y, 873
- Pundamilia pundamilia y Pundamilia nyererei, especiación de, 479, 480f Puntos de control en el sistema de control del
- ciclo celular, 229, 230f
- Pupila, del ojo, 1059
- Purinas, 88, 298 Pyrococcus furiosus, 541
- Queliceriformes, 658, 659f
- Quelíceros, 658 Quiasma, 247
- Quilomicrones, 861 Quimeras, 430
- Química, 32 enlace químico de los átomos y formación y
- función de las moléculas, 39 estructura atómica y propiedades de los elementos, 34
- forma molecular y función biológica, 42 fundamentos de la biología en la, 32
- Makhubu L., sobre medicina y, 30
- materia, elementos y compuestos, 32 del metabolismo, Véase *Metabolismo*

- orgánica, 58

reacciones químicas, 44 Quimioautótrofos, 538, 539c

Quimioheterotrofos, 539

Quimiorreceptores, 1048

en los insectos, 1048, 1049f, 1055f

para el gusto y el olfato, 1054

Quimiósmosis, 171, 740

en los cloroplastos durante la fotosíntesis, 110, 111f, 173

en los cloroplastos versus en las mitocondrias, 173, 192

en las mitocondrias durante la respiración celular, 110f, 164, 171

en los procariontes, 521

transporte en las plantas y, 740

Quimiotaxia, 537

Quimo ácido, 858 Quinn, William, 1116

replicación de DNA, 302f

Quinorrincos, 639f Quitina, 74, 609, 1064

en los exoesqueletos, 74f, 1064

en las paredes de los hongos, 609

- estructura, 74f

usos médicos, 74f

Quitones (Polyplacophora), 651f

sistema nervioso, 1012f

Quitridios (Chytridiomycota), 613

Rabia, 914 Radiación

adaptativa, 480, 481f

de los pinzones de las Galápagos, 18f

en las islas de Hawai, 480, 481f

calor y, 835

mutaciones causadas por la, 329

solar, Véase Luz solar

Radícula, 778, 780

Radiolarios, 563

Rádula de los moluscos, 650

Rafflesia arnoldii, 771f

Raíces adventicias, 713

Raíces aéreas estranguladas, 714f

Raíces de almacenamiento, 714f

Raíces laterales, 713

Raíces de sostén, 714f Raikhel, Natasha, 712, 728

sobre biología de sistemas y el estudio de Arabidopsis, 710

Ranas (Anura), 685

caderinas y formación de blástula, 1003f

color de piel, 685, 946

coloración aposemática en la rana flecha venenosa, 1162

coloración críptica, 1162f

ejes corporales, 1004

gastrulación, 995, 996f

mapa de destino del embrión, 1004f

metamorfosis, 686f

organogénesis, 997f

reproducción, 967f

segmentación del embrión, 992, 993f

venenosas, 685

Rasgo dominante, 253

Rasgo recesivo, 253

ligados al sexo, 283f

lóbulos de la oreja unidos, 265f

trastornos genéticos, 266

canguro, 925f, 939f

tetraploidía, 286f

topo desnuda, 1128, 1129f

Ratón (Mus musculus)

apoptosis y formación de garras, 428, 429f

como organismo modelo, 413f

de California, efecto del ambiente social sobre el comportamiento agresivo en, 1114c

huella genómica del gen *Igf*2, 289f genes homeóticos, 431f

genoma, 394, 401

obesidad en el, 848f

venado, presupuesto energético para el, 830,

variación geográfica de las mutaciones cromosómicas, 463f, 464

Rayito de sol (Drosera), 768f

Rayos X como mutágenos, 329

Razonamiento deductivo, 20

Razonamiento inductivo, 20

Reabsorción/secreción selectiva de solutos, **929** Reacción acrosómica, 988, 989f, 991f

Reacción en cadena de la polimerasa, 391, 391

aplicaciones médicas, 402

Reacción cortical, 989, 990f Reacciones de condensación, 69f

Reacciones de deshidratación, 69f

síntesis de grasas, 75f

síntesis de maltosa y sacarosa, 71f

Reacciones endergónicas, 146 acoplamiento a reacciones exergónicas mediante ATP, 148, 149f

- energía libre, cambios, 145, 147f Reacciones exergónicas, **146**

acoplamiento a reacciones endergónicas mediante ATP, 148, 149f

cambios de energía libre, 146, 147f

perfil de energía, 151f respiración celular, 146, 163f

Reacciones lumínicas, fotosíntesis, 184, 186,

analogía mecánica para, 191f

cooperación entre el ciclo de Calvin y, 185f

excitación de la clorofila por la luz y, 188,

flujo cíclico de electrones durante, 191f

flujo electrónico no cíclico durante, 190f

fotosistemas de, 189

naturaleza de la luz solar y, 186, 187f

organización de la membrana tilacoidea y, 193f

pigmentos fotosintéticos como fotorreceptores y, 186

quimiosmosis en los cloroplastos, comparada con las mitocondrias, 192

Reacciones químicas

energía libre y, 146

exergónicas y endergónicas, 145, 147f, 148, 149f

formación y ruptura de enlaces químicos, 44

niveles de energía de los electrones y, 36 Reacciones redox, 161

captación de energía vía NAD+ y cadena de transporte de electrones, 162, 163f, 164 combustión de metano como productor de

energía, 161, 162f

fotosíntesis como, 184 oxidación de combustible orgánico durante la respiración celular, 162

principio de las, 161

Reactivos en reacciones químicas, 44

trabajo químico en las células, 149f Reborde ectodérmico apical, 1007

Recambio en lagos y estanques, 1091 Recepción de la señalización celular, 204

en la membrana plasmática, 205, 206 intracelular, por hormonas liposolubles, 947

intracelular, 205

por las plantas, 429, 789 Recepción sensorial, 1046

amplificación de la energía del estímulo, 1046

dos mecanismos, 1047f

función general, 1046

integración de la información sensorial, 1047

transducción de las señales, 1046

transmisión de los potenciales de acción, 1046

Receptáculo, flor, 598, 772

Receptor asociado a proteína G, 206
- cAMP como segundo mensajero en la vía de, 210, 211f

Receptor tirosincinasa, 207, 231

Receptor Vla, 1113

Receptores, 944, Véase también Proteínas recepto-

de la superficie celular, para hormonas hidrosolubles, 946

Receptores al estiramiento, 1047f Receptores AMPA, 1035, 1037f

Receptores antigénicos, 903 célula B, 903, 904f

- célula T, 904, 905f Receptores celulares de superficie de hormonas

hidrosolubles, 945 Receptores de células B, 903

para antígenos, 903, 904f

Receptores de células T, 904 para los antígenos, y papel del CMH, 904, 905f

Receptores del dolor (nociceptores), 1049 Receptores electromagnéticos, 1048, 1049f Receptores de endorfinas, 43

Receptores intracelulares, 205

para las hormonas liposolubles, 947 interacción de las hormonas esteroideas con, 205f, 946

Receptores NMDA, 1036, 1037f Receptores olfatorios, 459

Receptores sensoriales, 1046 estiramiento, 1046, 1047f

exterorreceptores, 1046 fotorreceptores, 1057

funciones, 1046

interorreceptores, 1046

mecanorreceptores, 1047f, 1048

quimiorreceptores, 1048 receptores al dolor, 1049

receptores electromagnéticos, 1048, 1049f

termorreceptores, 1048f, 1049 transducción/transmisión de estímulos,

1046 Recién nacidos, pruebas para trastornos genéti-

Reclutamiento de neuronas motoras, 1071 Recombinación genética, 278, Véase también

DNA recombinante producida por distribución independiente de

los cromosomas como, 278 producida por entrecruzamiento, 278, 279f,

280f

en la mosca de la fruta *Drosophila*, 278 mutaciones y, 459, Véase también *Mutaciones* mutaciones en las bacterias, 346 transferencia de genes en las bacterias, 348

Recombinación sexual, variación genética, 247, 460 Recombinantes (tipos recombinantes), 278

Recombinasa, 906

Reconocimiento intercelular

hidratos de carbono de la membrana, 129

proteínas de membrana, 128f Reconocimiento de genes por genes, 813 Reconocimiento de lo no propio

en la gestación humana, 915 en las plantas, 775

en el sistema inmunitario animal, 915

Recto. 862

Red alimentaria, 1166

ecosistemas marinos, 1166f

magnificación biológica de PCB (bi7yfenilos policlorados), 1202f

parcial, estuario de la Bahía de Chesapeake, 1167f

Red nerviosa, 1012

Redes de interacción, crisis de biodiversidad y alteración de, 1214

Reduccionismo, 9 Reflejos, 1013

- de deglución, 856f

patelar, 1013f

rotuliano, 1013f

Regeneración, reproducción asexual por, 965

Región nucleoide, 537

Regiones constantes, linfocitos, 904f

Regiones variables, linfocitos, 904

Registro geológico, **518**, 519c Regla de adición y genética mendeliana, 258 Regla de la multiplicación y herencia

mendeliana, 258, 259f Reglas de Chargaff, 296, 298, 313f Regulación

del ciclo celular, 228

génica

en las células eucariontes, 362

en las células procariontes, 352

negativa, 354

positiva, 356

como propiedad de la vida, 3f

por retroalimentación, en los sistemas biológicos, 11

como tema biológico, 27f

Reguladores del crecimiento, 203

Reguladores locales, señales químicas como, 202, 203f, 947

Reinos (taxonomía), 496

biogeográficos, 1083, 1084f

sistema de cinco reinos, 529f, 530

sistema de tres dominios y, 14f, 530, 532

Relación depredador-presa, 467f

lince y liebre americana, 1151, 1152f

Relación N-P-K, 761 Relojes biológicos, 1030

glándula pineal, melatonina, 959

luz y, en los animales, 1030, 1031f

luz y, en las plantas, 805, 806 ritmos circadianos y, Véase Ritmos circadianos

Relojes moleculares, 506

aplicación al origen del HIV, 506

dificultades, 506

de eucariontes multicelulares, 526

de plantas, 578

teoría neutral y, 506

Renacuajo, rana, 686f

Rendimiento motor, funcionamiento del sistema nervioso y, 1013f, Véase también Locomoción; Movimiento

Reotaxis en los peces, 1110f

Reparación de errores de apareamiento del DNA, 305

Reparación por escisión de nucleótido, 305 Replicación del DNA, 350f

absorción de agua y minerales, 744

adventicia, 713

crecimiento primario, 721f, 722f, 723f

crecimiento secundario, 725

evolución, 584

gravitropismo, 809f

laterales, 723f

modificada, 714f

nódulos bacterianos fijadores de nitrógeno, 764, 765f, 766

raíces, 577f, 584, 713, Véase también Sistema radicular

raíz principal, 713

transporte lateral, 745f

y su formación, auxinas, 795

Represor, 353, 365

control de la expresión génica eucarionte y función del, 365

trp, en bacterias, 353

Reproducción, Véase también Reproducción asexual; Reproducción sexual

big-bang, 1141

ciclos y patrones, 965 de células, Véase División celular

de virus, 336

en animales, Véase Reproducción animal

en bacterias (procariontes), 346, 537

en hongos, 610

en insectos, 661, 968, 969f

en plantas, Véase Reproducción vegetal

en protistas, 242f

partenogénesis, 965, 966f

como propiedad de la vida, 3f

simple y protobiontes, 515f

repetida, 1141

semelparidad versus iteroparidad, 1141

vegetal, Véase Reproducción vegetal

Reproducción animal, 627, 964

asexual, 648, 964

ciclos y patrones reproductivos, 965

desarrollo embrionario y fetal, 978

en los mamíferos (humanos), 969

en mamíferos placentarios, 978

órganos sexuales reproductores, 969

peces cartilaginosos, 680

regulación hormonal, 973

sexual, mecanismos, 967

sexual, panorama general, 964

Reproducción asexual, 239, 781, 964, Véase también Clon; Clonación

comparación con la reproducción sexual, 239

en animales, 649

en bacterias, 226, 227f, 346, 537

en hidras, 239f

en hongos, 611

en plantas con semillas, 781

mecanismos, 964

Reproducción humana, 969

anatomía del aparato reproductor femenino, 969

anatomía del aparato reproductor masculino, 971

anticoncepción y aborto, 982

aparato reproductor masculino, regulación hormonal del, 977

ciclo reproductor femenino, regulación hormonal del, 973

concepción, desarrollo embrionario y nacimiento, 978

espermatogénesis y ovogénesis, 974f, 975f

regulación hormonal y gametogénesis, 973, 974f, 975f, 976

respuesta sexual, 972 técnicas aplicada a los problemas de la, 984

Reproducción sexual, 239, 627, 964, Véase también Ciclo de vida sexual

ciclos y patrones reproductivos, 965

comparada con la asexual, 239, 964

control hormonal de la gametogénesis en los animales, 973

en animales, 627, 964

en artrópodos (insectos), 968, 969f

en los hongos, 610, 614, 614f, 617f, 619f

en los invertebrados (lombrices de tierra),

en las plantas, 576, 580, 581f, 585f, 586, 592, 596, 597f, 599, 600f, 601

mecanismos de fertilización, 967

órganos del animal, 969

producción y transporte de los gametos, 968

reducción del número de cromosomas, 242,

selección natural y ventajas/desventajas, 469 variación genética, 247

Reproducción vegetal

alternancia de generaciones, 242f, 576f

en angiospermas, 598, 771

asexual, 781

biotecnología, 783

en briofitas, 580

desarrollo de frutos, 598, 599f, 778, 779f

desarrollo de semillas, 593f, 777

embriofita, 575f, 577

esporofito, 576, 771

fecundación doble, 599, 600f, 776

flores, 598f, 772f, 773f, 775f gametofito, 576, 772, 774f

germinación de semillas, 779, 780f

en gimnospermas, 596, 597f

mecanismos que impiden la autofecundación,

en plantas vasculares sin semilla, 585f, 586

polinización, 592, 771

producción de polen y gametos masculinos en plantas con semilla, 592, 593f, 774f, 775 sexual, 576, 580, 581f, 585f, 586, 592, 597f,

600f, 771

ventaja evolutiva de las semillas, 593 Reptación, 1073

Reptiles, 688

adaptaciones renales, 939f

aves, 691

caimanes y cocodrilos, 691 características, 688

desechos nitrogenados, 927f, 928 dinosaurios, arcosauros, pterosaurio y terópo-

dos, 689, 690f

lepidosaurios, 689, 690, 691f origen y radiaciones evolutivas, 689

serpientes, Véase Serpientes (Squamata)

sistema circulatorio, 870f, 871 termorregulación, 835f, 836, 838

tortugas, 690, 691f

Reservas naturales, 1222

filosofía, 1222

zonas, 1223

Reservas zonificadas, 1223, 1224

Resistencia a fármacos

bacterias, 535

HIV, 447, 448f Resistencia periférica, 876

Resistencia sistémica adquirida, 814, 815f Resolución de problemas en animales, 1117

Resolución de un microscopio, 95

Resonancia magnética (RM), 1011f

nuclear (NRM), 85 Respiración, 888, Véase también Respiración celu-

lar

anaeróbica, 539 centros en el encéfalo humano para su control automático, 890

en los anfibios, 888

en las aves, 889f

en los mamíferos, 888, 889f

presión negativa, 888, 889f

presión positiva, 888 Respiración celular, 142, 160, **161**, **168**

cadena de transporte de electrones, 163f, 164

ciclo del ácido cítrico, 168, 169f, 170 como reacción exergónica, 146, 163f

comparación con la fermentación, 175

- desequilibrio en la, 147f
- etapas, panorama general, 164f
- fórmula, 146
- glucólisis, 165, 166f, 167
- mecanismos de retroalimentación en la regulación de, 177, 178f
- mitocondrias como sitio de la, 109, 110f, 164,
- reacciones redox en la, 161
- síntesis de ATP en la, 170
- vías anabólicas y, 177
- vías catabólicas, 161

Respuesta inflamatoria, 901, 948

eventos principales de, 902f

Respuesta inmunitaria humoral, 899f, 908, 909, 910

- antígenos dependientes de las células T e independientes de las células T en, 912
- clases de anticuerpos en, 912, 912f
- eliminación de antígenos mediada por anticuerpos, 913f, 914
- función de los linfocitos T helper en, 909, 910f
- panorama general de, 909f, 911f
- respuesta de las células B en, 910, 911f, 912 Respuesta inmunitaria mediada por células, 899f, 908.909
- función de las células T citotóxicas contra patógenos, 910, 911f
- función de los linfocitos T helper, 909, 910f
- panorama general, 909f

Respuesta inmunitaria primaria, 908 Respuesta inmunitaria secundaria, 908

Respuesta a las señales celulares, 944

- en las plantas, 429, 790
- por regulación o por transcripción, 204, 212

Respuesta sexual humana, 972 y neurotransmisores, 1025

- Respuestas vegetales, 788
- a la luz, 788f, 802
- como defensas contra patógenos y hervíboros, 812
- para los estímulos ambientales distintos de la luz, 808
- hormonas vegetales y, 791
- vías de transducción de señales implicadas en las, 788

Retículo endoplasmático, 104, 105f

- de transición, 105
- liso, 104, 104, 105f
- funciones, 104 rugoso, **104**, 105, 105f
- funciones, 104
- síntesis de proteínas secretorias, 105

Retículo sarcoplasmático, 1069

Retina, 1059

- bastones y conos, 1059, 1060f, 1061f, 1062f
- organización celular de los vertebrados, 1062f
- procesamiento de la información visual, 1061

Retroalimentación negativa, 11, 832, 944

- como mecanismo de homeostasis, 832f
- regulación de los riñones por, 937f

Retroalimentación positiva, 11, 12f, 833

- como mecanismo de homeostasis, 833
- copia y movimiento, 376f

Retrotransposones, 375

Retrovirus, 340, 370

- como vectores para la terapia génica, 403f
- y retrotransposones, 376

Reznick, David, investigación sobre la evolución de los peces de acuario, 446, 447f

Ribonucleasa, determinación de la estructura, 86f Ribonucleoproteínas nucleares pequeñas

(snRNP), su papel en el corte y empalme del RNA, 318, 319f

Ribosa, 88

Ribosoma(s), 98, 102, 309f, 311

- anatomía de su funcionamiento, 322f
- como sitio de traducción, 311
- estructura, 103f
- libres versus unidos, 102, 325
- modelo computarizado, 322f
- síntesis de proteínas, 86f, 87, 323

Ribozimas, 318, 515

- como catalizadores biológicos, 318
- replicación del RNA, 515, 516f

Ricino (Rincinus communis), 778f

Riechert, Susan, 1119

Rinocerontes de Java, 1211f

Riñones

- adaptaciones de, a diversos hábitats, 938,
- concentración de orina (modelo de dos solutos), 935f
- conservación de agua por, 934
- filtración de la sangre y producción de orina en, 931, 933f
- nefrona y estructuras asociadas, anatomía y función de, 931
- regulación hormonal de, 936, 937f, 938

Riqueza de especies, 1165, Véase también Biodiversidad

- agua y energía, 1176f
- efectos del área, 1176
- en las islas, 1177
- gradientes ecuatorial-polar, 1176

Ritmos cirdadianos, 805

- animales, 1030
- plantas, 751, 805

Rivera Gonzales, Carlos, 1230f

Rhizobium sp., 542f

fijación de nitrógeno, 764, 765f, 766

Rizoides, 580 Rizomas, 715f

RNA (ácido ribonucleico), 86

- como forma primitiva de material genético,
- como material genético de los virus, 340
- de interferencia pequeño (siRNA), 327c, 368,
- de la subunidad ribosómica pequeña (SSUrRNA), 540
- orígenes de las mitocondrias y los plástidos, 524
- de transferencia (tRNA), 320, 327c
- estructura y función, 320, 321f, 322
- unión de un aminoácido específico, 321f
- dirección de la traducción de polipéptidos, 320
- familia multigénica, 377f RNA mensajero (mRNA), 86f, 87, 102, 311, 327c
- codones de, 313, 314f
- degradación y regulación de la expresión de los genes, 368, 369f
- genoteca de DNA, 390
- traducción de polipéptidos bajo la dirección de, 320
- transcripción de, 311, 315, 790
- modificación después de la transcripción, 317
- nuclear pequeño (snRNA), 318, 327c
- polimerasa, 315
- control de la expresión génica en eucariontes, 364, 365f
- unión e iniciación de la transcripción, 315f, 316
- ribosómico (rRNA), 102, 322, 327c
- ribozimas y su replicación, 516f
- síntesis de proteínas, su papel, 86f tipos, en las células eucariontes, 327c

transcripción y síntesis en dirección antiparalela, 315f, 316f, 317

Rocas

- afectación por inversión magnética, 518
- como factor abiótico, 1087
- fósiles, Véase también Fósiles
- sedimentarias, fósiles, 439, 440f

Rodopsina, 1060

Roedores, sus relojes biológicos, 1031f

Rotación de los cultivos, 766

Rotíferos, 639f, 648

Rous, Peyton, 370

Roya blanca (Ovomicetos), 558

RT-PCR, 403

Ruanda, 1155

Rubisco (RuBP carboxilasa), 195

Rudner, Rivka, 818

Rumiantes, digestión, 864

Sabana, 1101

Sabor dulce, transducción sensorial de la recepción, 1056f

Sabor umami, 1055

Sacarasa 152

- hidrólisis de la sacarosa, 150, 151f
- carga/descarga en el floema de las plantas, 752f
- deshidratación, síntesis, 71f
- hidrólisis por la sacarasa, 151f

masa molecular, 52 Saccharomyces cerevisiae, Véase también Levadura

Saco embrionario vegetal, 599

Saco vitelino, 1000 Sáculo, 1052, 1053f

Sahelanthropus tchadensis, 702 Sal de mesa, Véase también Cloruro de sodio

- Salamandra (Urodela), 475f
- genoma, 377f heterocromía y evolución de los pies, 484f
- pedomorfosis, 485f
- sistema nervioso, 1012f
- Sales, Véase también Cloruro de sodio
- compuestos iónicos, 41
- de la dieta, 852 exceso en el suelo, 762
- excreción en las aves, 926f Salina - limitación de nutrientes en la bahía de

Hudson, 1191f

Saliva, 856

- Salmón de Pacífico, patrón de vida, 1141 Salmonella sp., 542f
- - Saltamontes
- anatomía de, 660f interacción entre los músculos y el esqueleto
 - de, 1066f
- sistema circulatorio abierto en, 869f
- sistema traqueal en, 887f tracto digestivo de, 854f

- Salud humana
- beneficios del ejercicio para, 883 enfermedad y, Véase Enfermedades y
- trastornos riesgos de los esteroides anabólicos, 959f

Sanderson, Michael, 578 Sanger, Frederick, 80, 396

- Sangre, 825, 868, 879
- células madre y, 881
- coagulación, 880f, 882f
- como tejido conectivo, 825f composición, 879, 880
- elementos celulares, 880f, 881
- factor Rh, 92, 915 - filtración en los riñones, 931, 933f, 934

Sangre (Cont.)

grupos, Véase Grupos sanguíneos ABO

intercambio capilar con el tejido intersticial, 875, 879f

osmolaridad, 936, 937f, 938

pH, 55

plasma, 879

transfusiones, sistema inmunitario y, 262, 915

- volumen de, y gasto cardíaco, 872 Sanguijuela (Hirudinea), 655f

sistema nervioso de, 1012f

Sarampión, virus, 337

Sarcómeros, 1066, 1067f

Sarcopterigii, 683

SARS (síndrome respiratorio agudo grave), 344

Sawka, Nadia, 1125

Schindler, David, 1190

Schistosoma mansoni, ciclo vital, 647f Secreción y sistema excretor, **929**

Secuencias de DNA, 88

análisis, 392

caja TATA, 316f, 364

homeobox, 431

homologías moleculares, 494, 495f

inserción, 351, 352f

intrones y exones, 318, Véase también Exones; Intrones

mapeo, 396, 397f, 398

mutaciones, Véase Mutaciones

no codificantes, 374

principio de probabilidad máxima, 501f promotoras, 315f, 316f

terminadoras, 315f

tipos, en el genoma humano, 375f

Secuencias de inserción como elementos transponibles, 351, 352f

Secuencias SSU-rRNA, 540

Segmentación, 224, 627, 978, 992

anfibios, 993f

células animales, 225f, 627, 978, 979f, 992

células vegetales, 225f

cigoto humano, 978, 979f, 999, 1000f

citocinesis, 224, 225f, 226

determinada, 632

embrión de las aves, 994f

embrión del dólar de arena, 992f

embrión de la rana, 992, 993f

indeterminada, 632 mamíferos, 999, 1000f

medialuna gris, distribución en la primera, 1005f

Segregación de alelos, 254 - ley, 254, 274, 275f

y fertilización como eventos al azar, 259f Segunda ley de la termodinámica, 143, 144

Segundos mensajeros, **210**, **790**- AMP cíclico, 210f, 211f, 1056

GMP cíclico (cGMP), 790

iones calcio e inositol trifosfato, 211f, 212f

moléculas pequeñas e iones, 210

Selección, Véase también Selección artificial, Selección Natural, Selección sexual

clonal, 907

de especies, 486

del hábitat, dispersión de las especies y, 1085 dependiente de la frecuencia, 467

direccional, 465

disruptiva, 465f, 465 equilibrada, 466

estabilizadora, 465f, 466

intersexual, 468, 1125

competición masculina por la pareja, 1126

Selección artificial, 445 - cría de plantas, 783

de vegetales de la mostaza silvestre, 445f Selección natural, 16, 17f, 438, 444, 460, 462 aptitud evolutiva y, 464

dependiente de la frecuencia, 467

efectos de la predación diferencial sobre la,

en poblaciones de pinzones, 443f evolución del HIV resistente a los fármacos como ejemplo de, 447, 448f

evolución del sexo y de la reproducción sexual, 469

modos direccional, disruptivo y estabilizante, 465f

poblaciones sin, 458

preservación de la variación genética a pesar de los efectos de, 466

rasgos del comportamiento que evolucionaron por, 1118

resumen, 445

RNA, protobiontes, y surgimiento, 515 selección sexual, 468

supervivencia y éxito reproductivo incrementado por los comportamientos favorecidos por la, 1121

variación genética y, 462

Selección por parentesco, 1130

altruísmo y, en la ardilla terrestre de Belding, 1130f

regla de Hamilton y, 1129

Selección sexual, 468, Véase también Apareamiento

elección de la pareja, 1125

especiación en los peces cíclidos, 479, 480f

impronta en los pinzones de las cebras, 1126f

Selva tropical, 1100f

- deforestación, 1209f, 1221f Semen, 948, **972**

Semilla, 579, 593

de la gimnospermas, 593, 596, 597f

desarrollo a partir del óvulo, 593f

dispersión, 480f, 599f, 1138f

estructura madura, 778f

germinación, 779, 780f, 798 latencia, 799f

tamaño de la cosecha, 1142f

Señales de alarma, respuesta del pececillo de río,

Señales químicas en los animales, 1149f

células neurosecretoras como, 944

feromonas como, 610, 945

hormonas, 945, 949c, 951

locales, 202

neurotransmisores como, 947, 1024f, 1025

receptores celulares de superficie, 946, 947f

receptores intracelulares, 205f, 947

señalización paracrina, 947

sistema endocrino, 943, 945f, Véase Sistema endocrino

sistema nervioso y, 943, 945f, 1021, Véase Sistema nervioso

Señales químicas en las plantas, Véase Señalización celular; Hormonas vegetales

Señalización celular, 201

amplificación de la señal, 214

control de la expresión génica coordinada, 367

de larga distancia, 203f

desarrollo de la célula nerviosa, 1037,

diferenciación celular y, 420, 421f, 429 eficiencia de la, 215

en el desarrollo animal, 425, 1006

en el desarrollo embrionario, 420, 421f

en el desarrollo vegetal, 429

especificidad, 214f

evolución de la, 201 formación del nódulo de las raíces en las

legumbres y papel de la, 766

interferencia con la señalización normal y desarrollo del cáncer, 372f

local y a distancia, 202f, 203f panorama general, 201, 204f

recepción de señales, 204, 945 sistema endocrino y, 945

terminación de la, 215 tres etapas de la, 203

vías de transducción de señales, 202, 208

Señalización endocrina, 203 Señalización paracrina, 203f, 947

Señalización sináptica, 203f

Senos, sistema circulatorio abierto, **868**, 869f Sensaciones, percepción, **1046**, Véase también

Receptor sensorial Sensibilización como aprendizaje, 1036f Sépalos, flor, 429f, 430, 598, 772

Sequía

respuesta de las plantas, 811 Sequoia (Sequoiadendron giganteum), 595f Seres humanos

árboles genealógicos de los tulipanes, los hongos y, 491f, 501f

biodiversidad asociada al bienestar, 1211

ciclo de vida de, 241f

clonación de, 417

consumo de energía, 830, 831f

determinación del sexo en, 282f

emociones, 1034

enfermedades del, Véase Enfermedades y trastornos

evolución del, Véase Humana, evolución lenguaje y habla de, 1011f

memoria y aprendizaje de, 1035 número de cromosomas en, Véase

Cromosomas, número en el hombre

ritmos circadianos y relojes biológicos en, 1030

trastornos genéticos de, Véase Trastornos gené-

Sereno, Paul, 15f

Serotonina, **1025** Serpientes (Squamata), 691f

alimentación masiva, 845f

bandas (Thamnophis), 474f, 1119f

colmillos, 862 investigación científica sobre el mimetismo en

poblaciones, 21 pardas, como especie introducida en Guam,

1213f

pitón, 830, 831f, 845f

predación, 1161

presupuesto energético, 830, 831f

receptores infrarrojos, 1049f

venenosas, 690 Servicios del ecosistema, 1212

Setas, 608, 618

Seudoceloma, 631

Seudocelomado, 631f

Seudogén, 378, 468 en la familia génica de la globina, 377f, 378

Seudópodo, 117, 563, 564f Sexo, desventaja reproductiva, 469f, Véase también Reproducción sexual

Seyfarth, Richard, 1131

Shaffer, Mark, 1217

Sherman, Paul, 1138, 1139

Shigella, resistencia a los antibióticos, 351

Shock séptico, 902

Shuster, Stephen M., 1126 SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), 341, 918, 1155

infección por HIV, 918 Sífilis (Treponema pallidum), 543f

Simbionte, 545 Simbiosis, 545

- entre algas y hongos (líquenes), 621f
- entre animales y hongos, 620
- entre protozoarios y bacterias, 525f
- herbívoros y bacterias, 863
- mutualismo, 1164
- parasitismo, 1163
- Simetría bilateral, 630
- en la estructura de la flor, 773f
- en el plan corporal animal, 630f, 646
- Simetría radial, 630
- en flores, 773f
- en el plan corporal animal, 630f
- Simplasto, 743
- Simpson, George Gaylord, 455 Sinapsis, 247, 1014 eléctrica, 1021

- entre bastoncillos y células bipolares, 1061f
- química, 1021
- diagrama, 1022f
- transmisión sináptica directa, 1022
- vesículas sinápticas y, 1021
- Síndrome de Wiskott-Aldrich, 215
- Sinervo, Barry, 1127 Singer, S. J., 125
- Síntesis abiótica compuestos orgánicos, 59f, 513
- polímeros, 514
- Síntesis de proteínas, 309
- código genético, 312
- dirigida por DNA, 86f
- expresión génica y especificación de, 309 modificación del RNA que sigue a la transcripción como fase de la, 317 mutaciones puntuales que afectan la, 328
- resumen, 331f
- RNA, funciones múltiples, 327
- traducción y síntesis de polipéptidos como fase de la, 311, 320
- transcripción y síntesis de RNA como fase de la, 311, 315
- como vía anabólica, 142
- siRNA (RNA de interferencia pequeño), 369f
- Sistema abierto, 143
- equilibrio y trabajo, 147f
- Sistema cardiovascular, 869
- composición y función de la sangre, 879
- corazón, 868, 871
- presión arterial, 876
- sistema linfático, 878, 879f
- tasa metabólica y, 870
- vasos sanguíneos, 874, 875f
- velocidad del flujo sanguíneo, 875f
- Sistema cerrado, 143
- equilibrio y trabajo, 147f
- Sistema circulatorio, 867
- abierto, 657, 868, 869f
- adaptaciones, 835 anfibios, 870f, 871
- artrópodos, 657
- cerrado, 868, 869f
- versus sistema circulatorio abierto, 869f
- corazón, 871
- doble, en mamíferos, 871
- filogenia animal, 867
- humano, 871 intercambio gaseoso, 885, 891
- invertebrados, 868
- mamíferos, 870f, 871
- peces, 870f, 871
- placentario y fetal, 980f
- presión arterial, 876
- principios físicos, 874
- reptiles, 870f, 871
- sistema linfático y, 878
- vasos sanguíneos, 874, 875f
- velocidad del flujo sanguíneo, 875f

- vertebrados, 869
- Sistema del complemento, 900
- Sistema de control del ciclo celular, 229
- analogía mecánica, 229f
- punto de control G1, 229f punto de control G2, 230f
- reloj para el, 229
- Sistema digestivo
- adaptaciones evolutivas, 862
- bacterias, 862
- cavidad oral, faringe, esófago, 856
- estómago, 857 hormonas, 860f
- intestino delgado, 858
- intestino grueso, 861
- ser humano, 855f
- Sistema endocrino, 943
- invertebrados, 959
- principales glándulas y hormonas, 949c, 950f
- sistema nervioso, 943, 944
- vías de control y circuitos de retroalimenta-ción, 944, 945f
- Sistema de endomembranas, 104
- aparato de Golgi, 105, 106f, 107 lisosomas, 107f, 108

- orgánulos, 108, 109f retículo endoplasmático, 104, 105f
- revisión, 108
- vacuolas, 108f
- Sistema excretor, 928
- funciones clave, 929f
- homeostasis, 937f
- metanefridios, 930f
- protonefridios, 929f
- riñones, 931
- túbulos de Malpighi, 930f
- Sistema hidroeléctrico, cerrado y abierto, 147f Sistema inmunitario, 343, 898
- inmunidad adquirida, 898, 903
- embarazo y, 915, 982
- inmunidad humoral y celular, 908
- inmunidad innata, 898
- inmunización activa y pasiva, 914 en los invertebrados, 902
- Sistema límbico, emociones y, 1034, 1035f
- Sistema linfático, 878 defensa contra la infección y, 878
- humano, 879f, 901f
- Sistema nervioso, 1011
- autónomo, 1027
- división simpática del, 957
- neurotransmisores, 1025
- celulas de sostén (glía), 1014
- central, 1012, 1026f
- cerebro, 1012, 1026f
- lesiones y enfermedades, 1037
- organización del cerebro en los vertebrados, 1012
- de los invertebrados, 1012f
- de los vertebrados, 1026
- estructura neuronal, 1014f
- glándula suprarrenal y, 957
- organización, 1012f periférico, 1012, 1012, 1026f, 1027f
- células de Schwann, 1015f
- división parasimpática, 1027f división simpática, 1027f
- jerarquía funcional, 1027f potenciales de acción en, producción y con-
- ducción, 1017

absorción de agua y minerales, 744

- potenciales de membrana en el, 1015
- procesamiento de información por el, 1013f sentidos y, Véase Recepción sensorial
- somático, 1026
- Sistema radicular, 713f, 713

- crecimiento primario, 721
- crecimiento secundario, 725
- Sistema respiratorio
- mamíferos, 887, 888f
- respiración, 888
- Sistema de retoños
- crecimiento primario, 720f, 723f, 724
- crecimiento secundario, 720f, 725
- destino y posición celular, 733f efecto de los cambios de fase, 733f
- hojas, 725f
- ramas, 715
- Sistema taxonómico de tres dominios, 14f, 530f,
- Sistema taxonómico, cinco reinos, 529f
- Sistema tegumentario, **834**, Véase también *Piel* Sistema traqueal, insectos, **886**, 887f
- Sistema vascular, 578, 717
- cambium vascular y secundario, 725 floema, 584, 717, 719, 722f, 751
- xilema, 584, 717, 722f, 724f, 746 Sistema vascular en los equinodermos, 665
- Sistema Z-W de determinación del sexo, 282f Sistema(s), 9, Véanse también los nombres espe-
- cíficos
- biología de sistemas, 10, 400
- poder y limitaciones del reduccionismo, 9 propiedades emergentes, 9
- Sistemas de control animal, Véase Sistemas regula-
- torios animales Sistemas de control vegetal, Véase Respuestas vegetales
- Sistemas de defensa animal contra los predadores, 32f
- químico, 32f
- sistema inmunitario innato, 898
- sistema linfático y, 878 Sistemas multiplicadores de contracorriente, 936
- Sistemas de órganos, 827
- Sistemas regulatorios animales controles hormonales, 860f
- en los invertebrados, 959
- líquido intersticial y, 831, 879f mecanismos homeostáticos, panorama general,
- 832 osmorregulación, 132, 922
- regulación de la temperatura corporal (termorregulación), 833
- termorregulación, 833
- Sistemas de tejidos, plantas, 717
- en los tallos, 724f transporte in, 717
- Sistemática, 491 árboles filogenéticos, 496, 497, Véase también
 - Árboles filogenéticos
 - clasificación y filogenética, 495
 - y filogenia animal, 633
 - molecular, 491, 502
 - filogenia animal basada en, 635f filogenia procarionte y lecciones de,
 - 540
 - relojes moleculares, 506 Sístole, ciclo cardíaco, 872
- Sitio A, unión al tRNA, 322
- Sitio activo de una enzima, 152, 153f adaptación inducida con el sustrato, 153f ciclo catalítico, 153f
- Sitio E, unión del tRNA, 322
- Sitio P, unión del tRNA, 322 Sitio de restricción, 386
- Ddel, 393f Skoog, Folke, 796
- SnRNP (ribonucleoproteínas nucleares peque-
- ñas), 319f Snyder, Solomon, 1025
- Sobrealimentación, 846

Sobreexplotación de especies, 1214 Sobreproducción, selección natural y, 16 Sociobiología: La nueva síntesis (Wilson), 1132, 1132, Véase también Comportamiento social Sodio (Na+)

canales abiertos por ligandos, 1022f

canales regulados por voltaje, 1018, 1019f, 1020f, 1021

permeabilidad selectiva de la membrana de la neurona, 1017f

Sokolowski, Marla, 1120

Solución, 51 acuosa, 51

concentración de solutos en, 52

pH, 54f

hiperosmótica e hipoosmótica, 923

hipertónica, hipotónica e isotónica, 133f

isoosmótica, 923, 936

isotónica, 132, 133f pH de acuosas seleccionadas, 54f

Soluto, 51

bombas protónicas y transporte, 739f concentración en soluciones acuosas, 52

cotransporte, 136, 740f

difusión, 131f

osmorregulación y equilibrio de agua, 922

transporte activo, 134

transporte en las células vegetales, 740f

Solvente, 51

Somitas, 674, 998

Sonda de ácido nucleico, 388, 389f

Sonic hedgehog, 1008 Soplo cardíaco, 873

Soredio, 621

Southern blotting, para el análisis de fragmentos de restricción, 395f

Spemann, Hans, 1005, 1006

Stahl, Franklin, modelo de la replicación del

DNA con Meselson, 299 Stanley, Wendell, 335

Stebbins, G. Ledyard, 455

Stentor, 550f

Streptococcus pneumoniae transformación genética, 295f, 348

Streptococcus sp., 543f

cápsula, 536f

Streptophyta (reino), 575f

Sturna magna (turpial oriental), 473f

Sturnella neglecta (turpial gorjeador), 473f

Sturtevant, Alfred H., 279

Suberina, 728

Submarino de investigación Alvin, 514f

Sucesión ecológica, 1173

primaria, 1173

secundaria, 1173

Suecia, transición demográfica, 1153f Suelo, 759

bacterias amonificantes, 763f

capa fértil y humus, 759

como factor abiótico, 1087

disponibilidad de agua y minerales, 761f

erosión, 762

fertilizantes, 761

fijación de nitrógeno por bacterias, 764

horizontes, 760f

impacto de la agricultura, 1200f

riego, 762

salino, 811

textura y composición, 759

relojes biológicos y trastornos humanos, 1030 Sulston, John E., 429

Sumatoria espacial, 1023

Sumatoria de contracciones de las células musculares, 1071f

Superficie respiratoria, 884

Surco de segmentación, 224

Sustancia gris, en el sistema nervioso, 1026

Sustancia P, 1025

Sustancias hidrófobas, 52

Sustancias tóxicas

Sustituciones, mutaciones puntuales y pares de bases de nucleótidos, 328, 329f

Sustrato, 81, 152

adaptación inducida de una enzima, 153f

y catálisis en el sitio activo de la enzima, 152

Sutherland, Earl W, 203 Sutton, Walter S., 274

Symbion pandora, 641f

Tabla periódica de los elementos, 37

Tabla reproductiva, 1140

para las ardillas terrestres de Belding, 1141f Tablas de vida, de la población, 1139

movimientos de turgor en las plantas como respuesta, 810f

Taiga, 1102

Tálamo, 1030, 1032

Tallo, 715

crecimiento primario, 723, 726f

crecimiento secundario, 725

giberelinas y alargamiento, 797

modificado, 715f

organización tisular, 724

terminal, 715

Talo, 560

Tamaño celular, 335f

Tamaño corporal

esqueleto y, 1064 tasa metabólica y, 829

Tamaño poblacional, 1216 cambio en (delta N), 1143

enfoque de población pequeña a la conservación del, 1215

mínimo viable, 1216

regulación dependiente e independiente de la densidad, 1148

Tambaleo, relajación de la regla del apareamiento de bases, 322

Tapón vitelino, 995

Tardígrados (osos de agua), 641f

anhidrobiosis, 925

Tasa metabólica, 828

actividad y, 829 basal, 829

cálculo de, 829f

estándar, 829, 829

estrategias bioenergéticas de los animales y, 829

máxima, en períodos determinados, 830f

tamaño del cuerpo del animal y, 829

Tasa de mortalidad en poblaciones, 1143 Tasa de natalidad en poblaciones, 1143

Tatum, Edward, hipótesis de un gen-una enzima, 310, 311f

Taxa brevifolia, 595f

Taxón (taxonomía), 496

Taxonomía, 439, 495, Véase también Sistemática

de los animales, 13f

de las plantas, 578c

de las plantas vasculares sin semillas, 586, 587f, 588

dominios, 13, 14f

Linneo, 439, 495

sistema de clasificación jerárquica, 496f

sistema de tres dominios, 14f, 530, 532

Tecnología, 25

del DNA, 26f, 384, 402

células madre, 418

Hirudinea (sanguijuelas), uso, 655f

de reproducción asistida, 984

Tegumentos, en las plantas con semillas, 592, 593f

Tejido(s), 5f, 712, 823 adiposo, 61f, 76, 825

- obesidad, 847f

termorregulación, 835

animales, sistemas de órganos, 827

conectivo, 823, 823, 825f, 825

fibroso, 825

laxo, 825

tipos, 825f

embrionarios, 994

epitelial, 823, 824f - transporte, 926

muscular, 823, 823, 826f

nervioso, 823, 826f

en animales, 823, Véase también Sistema Nervioso; Neuronas

Telaraña, 82f

Telencéfalo, 1028

Telofase

meiosis, 245f

mitosis, 221, 223f, 226f

Telomerasa, 307, 373

Telómeros, 306, 307

Temperatura, 49 actividad enzimática, efectos de, 154f

como factor abiótico, 1086

control por retroalimentación negativa, 832f

corporal

frecuencia cardíaca y, 874

regulación de la, 833

fluidez de la membrana como respuesta, 126f

mantenimiento, Véase Termorregulación

Tendones, 825

Tensión superficial, 49

Teoría científica, 24 Teoría cromosómica de la herencia, 274

excepciones a la, 288 - herencia mendeliana relacionada con la, 274,

275f, Véase también Herencia mendeliana Morgan T. H., evidencia experimental que sos-

tiene la, 276 Teoría del forrajeo óptimo, 1122

Teoría neutral, 506

Terapia génica, 403

Terminación de la traducción, 324, 325f

de la transcripción, 317

Terminales sinápticas, 1021f

Termoclina, 1091f, 1093 Termodinámica, transformaciones energéticas y

leyes, 143

Termófilos extremos, 534f, 541

Termogénesis, 838 sin escalofríos, 838

Termorreceptores, 1049

Termorregulación, 833

adaptaciones circulatorias, 835, 836f, 837f ajuste a la producción metabólica de calor,

838

ectotérmica, 829 en anfibios y reptiles, 835f

en invertebrados, 833, 837f, 838f, 839f

en mamíferos y aves, 834f, 836f, 837f en peces, 834f, 837f

en la piel, 1048f

en los seres humanos, 839f

endotérmica, 829

enfriamiento por evaporación, 50, 837

equilibrio entre la pérdida y ganancia de calor, 834

mecanismos de retroalimentación, 838

modos de intercambio de calor, 835f

respuestas de comportamiento, 837

- termorreceptores, 1048f, 1049
- y aclimatación, 839

Terópodos, 689

vuelo, 692

Territorialidad, 1138
- en los peces, 1107f, 1108f
Tessier-Lavigne, Marc, 1037

Testículos, 241, 971

control hormonal, 978f

Testosterona, 63f, 958

como mensajero químico, 205

Tetania, 954

Tétanos, músculo, 1071

Tetraciclina, 322, 537 Tetrahymena, 318

Tetraploidía, 285, 286f

Tetrápodos, 684

anfibios, 685

caracteres derivados, 684

evolución de las extremidades, 485f

homologías, 449

mamíferos, 694 origen, 684, 685f

reptiles, 688

seres humanos, 701

Tetravalencia, 60

Thimann, Kenneth, 793

Tiburón de puntas negras del arrecife (Carcharhinus melanopterus), 681f

Tiburones, 680, 821f

osmorregulación, 924 sentidos, 681

termorregulación, 837f

Tierra, Véase también Ambiente

analogía del reloj en eventos clave de la historia, 521f

atmósfera, Véase Atmósfera

balance global de energía, 1186 colonización de, por los hongos, 612

concentración de biodiversidad, 1222f

deriva continental y placa tectónica, 527 locomoción sobre, 1073

osmorregulación de los animales que viven en,

patrones climáticos globales, 1088

procariontes, evolución y modificaciones, 521

producción primaria neta anual regional, 1188f

seres vivos, clasificación, Véase Sistemática; Taxonomía

Tilacoides, 110, 111f, 182, 183f

en procariontes, 537f

reacciones luminosas, 185f, 193f

Tilapia (Tilapia mossambica), 923f

Tilman, David, 1149

Timina, 88

dímeros para la reparación del DNA, 306

y estructura del DNA, 296f, 297f, 298f

Tinbergen, Niko

preguntas sobre el comportamiento, 1107

Tioles, 65

Tipos parentales, 278

Tiroxina, 947, 953

Tomografía por emisión de positrones (PET), 36f Tonicidad, **132**

Tonoplasto, 108, 743

Toolson, Eric, 1114

Topo, evolución convergente de características excavadoras análogas en Australia y

Norteamérica, 494f, 495

Topoisomerasa, 303

Torsión en los gastrópodos, **651** Tortuga del este (*Terrapene carolina carolina*),

Tortugas, 690, 691f

Tos ferina, 206f

Totipotencia

en células animales, 1005

en células vegetales, 415

Toxinas, Véase también Venenos

botulismo, 1069

de los dinoflagelados, 555

en las redes alimentarias, 1202f

fúngicas, 622

inhibidores enzimáticos, 155

Trabajo

ATP como fuente de energía celular, 148

de transporte celular, 148

dependiente de ATP, 149f

estabilidad, cambio espontáneo y capacidad,

mecánico celular, 148

dependiente de ATP, 149f

químico celular, 148

dependiente de ATP, 149f

y equilibrio, en sistemas abiertos y cerrados,

Trabajo de parto, 981

estadios del parto y, 981f

modelo para la inducción del, 981f

Tracto digestivo

aves, 854f, 863

dieta y adaptaciones evolutivas, 862 insectos, 660f, 854f

lombriz de tierra, 854f

mamíferos, 855

- rumiantes, 864f Traducción, **311**, 320

componentes moleculares, 320

en las células eucarióticas, resumen, 331f en procariontes versus eucariontes, 312f

estructura y función del RNA de

transferencia (tRNA), 321f

formación de polirribosomas, 325f función ribosómica, 322f, 323 iniciación, 323f

papel de la aminoacil-t-RNA sintasa en la unión del tRNA al aminoácido, 321f

principios básicos, 320f

terminación, 324, 325f Transacetilasa, 355f

Transcripción, 311, 315

principios básicos, 356 componentes moleculares, 315

de los operones, 353, 354f

elongación de la cadena de RNA, 315f, 316

en células procarióticas versus células eucarióticas, 312f específica de tipo celular, 367f

etapas, 315f

resumen en las células eucarióticas, 331f

terminación, 317 unión de la RNA polimerasa e iniciación, 316f Transcriptasa inversa, 341

Transcrito primario, 312, 327c Transducción (vía de transducción de la señal) - en bacterias, 348

en las plantas, 789 especializada, 349

fosforilación y desfosforilación proteica, 209f

generalizada, 348f

pequeñas moléculas e iones como segundos mensajeros, 210

vía de transducción de la señal, 208

Transducción de señales en la cóclea del oído, 1052f

en las plantas, 788

fosforilación y desfosforilación proteica, 209f hormonas, 945, 946f, 947f

pequeñas moléculas e iones como segundos mensajeros, 210

proteínas de membrana, 128f

recepción sensorial en animales, 1046, Véase también Transducción sensorial

Transducción sensorial, 1046

del gusto, 1055, 1056f

en la cóclea del oído, 1052f

en el ojo, 1060, 1061f

Transformación

cancerosa, 232

genética de las bacterias, 294, 348

Transfusiones de sangre, 262, 915

Transgenes, 784

Transición demográfica, 1153

Translocación

cromosómica, 286, 287, 288f

de la savia en el floema, 751, 752 Transmisión horizontal de los virus en las plantas, 345

Transmisión sináptica directa, 1022

Transmisión sináptica indirecta, 1023 Transmisión vertical de los virus en las plantas,

Transpiración, 746

dependencia del ascenso de la savia en el xile-ma, 747f

estomas, regulación, 749f, 750f

Transporte, Véase Transporte activo, Transporte pasivo

Transporte activo, 134, 738

comparación con el transporte pasivo, 135f

cotransporte, 136

- mantenimiento del potencial de membrana mediante bombas iónicas, 134

Transporte masivo a través de la membrana plas-

mática, 137, 138f Transporte pasivo, 130, 738

- difusión como, 130 - difusión facilitada como, 133

ósmosis y, 131 transporte activo comparado con el, 135f Transporte en plantas vasculares, 584, 738, Véase

también Nutrición vegetal absorción de agua y nutrientes por la raíz, 744 compartimientos de la célula vegetal y corta

distancia, 743f

diferencias de potencial del agua, 740 fuerzas físicas conductoras, 48f

función del simplasto y el apoplasto, 743 panorama general, 739f

Transporte polar de auxina, 794, 795f

Transposasa, 351, 352f

Transposones, 343, 352, 375

- método de copiado por corte y pegado, 376f Transtiretina, 82, 83 Tráquea, 887, 899f

Traqueidas, 584, 719, 727

Trasplantes de tejidos y órganos, 916

Trastorno bipolar, 1040 Trastornos genéticos, Véanse también los trastor-

nos específicos

alteraciones cromosómicas como, 285 cáncer como, 305, Véase también *Cáncer*

cariotipificación para la determinación de, 287f cistinuria, 134

diagnóstico de, 270f

heredados en forma dominante, 267

genes extranucleares y, 289

genómica y, 401

impronta genómica y, 289 intercambio de, Véase Recombinación genética

ligados al sexo, 283 metabólicos, 309

multifactoriales, 268 portadores de, 266

terapia génica para, 403

trastornos del crecimiento, 952

Trematodos, 646c, 647 ciclo de vida del Schistosoma, 647f Triacilglicerol, 75 Trichinella spiralis (triquinosis), 656f Trichomonas vaginalis, 553f Trichoplax adhaerens, 639f Triglicérido, 75 Trigo (Triticum aestivum), 478 Trilobites (Trilobita), 656, 657f Triosas, 70f Trypanosoma (tripanosomas), 554f, Véase también Enfermedad del sueño Triploidía, 285 Triptófano, 783 Trisomía, 287 Tristan da Cunha, 462 Triyodotironina (T3), 953 Trofoblasto, 982, 1000 Trompa de Eustaquio, 1051 Tronco encefálico, 1028f, 1029 Tropidolaemus wagleri, 691 Trucha anatomía, 682f arcoiris (Oncorrhynchus myhiss), 939f Truckee River, Nevada, restauración del proyecto, 1227f

Tuataras (*Sphenodonpunctatus*), 691f Tubérculos, 715f Tubo digestivo completo, 855 Tubo neural, 998 Tubo polínico, crecimiento, 776f Túbulo distal, **931**, 932f Túbulo proximal, 931, 932f, 933 Túbulos seminíferos, 971 Tulipanes, 491f, 501f Tumor(es), 232, Véase también *Cáncer* benignos, 232 malignos, 232 Tundra, 1103

Tunicados (Urochordata), 641f larva, 674, 674f mapa de destino de las células, 1004f

Ubiquinona, 170

Ubiquitina, 370f

Turbera, L. Graham sobre la función ecológica de, 511

Úlceras gástricas, 858f Ultracentrífuga, 97 Ulva (lechuga marina), 568f, 569 Umbral, 1018 Unger, Christian, 252 Unidades de mapa, 280 Unidad de masa atómica, 34 Unidad motora del músculo de los vertebrados, 1070, 1071f Unidad de transcripción, 315 Uniones estrechas, 120, 121, 627 Uniones en hendidura, 120, 121 sinapsis eléctricas con, 1021 Uniones intercelulares, 120 proteínas de membrana y, 128f en el tejido animal, 120, 121f en el tejido vegetal, 120 Urea, 928, Véase también Orina como desecho nitrogenado, 927f, 928 Uréter, 931, 932f Uretra, 931, 972 Urey, Harold, 513f, 514 Urodelos, Véase Salamandras (Urodela) Uso de las herramientas, evolución de los seres humanos, 704

Uta stansburiana, aplicación de la teoría del juego al éxito del apareamiento, 1127, 1127f Útero, 969 Utrículo, 1052, 1053 Uva, efecto de la giberelina en, 797f

Vacas locas, enfermedad de las, 345 Vacas bacterias que digieren la celulosa, 74f

digestión rumiante, 864f

Vacunación, 914

Vacunas, 343 Vacuola(s), 108

alimentaria, 107, 108, 108

compartimento digestivo, 853

paramecio, 557f

central, 108

contráctiles, 108, 108

paramecio, 132, 133f

en las células vegetales, 108f, 743

Vagina, 970

Vaina de mielina, 1014 células de Schwann, 1015f

conducción de los potenciales de acción, 1020 esclerosis múltiple y destrucción de, 917

Valencia, átomo, 40 Válvula auriculoventricular, 873

Van Helmont, Jan Baptista, 756

Van Niel, C. B., 184 Van Overbeek, Johannes, 795

Vaporización, calor, 50

Variación conductual en poblaciones naturales, 1118

en el comportamiento agresivo, 1119

en la selección de la presa, 1118 Variación genética, 238, 247, 462

beneficios de, para el bienestar del ser huma-no, 1211

crisis de biodiversidad y pérdida de, 1210

distribución independiente de los cromosomas como fuente de, 247, 248f, 278

entrecruzamiento como fuente de, 248, 249f

importancia evolutiva de, en las poblaciones, 248

mutaciones como fuente de, 459

entre poblaciones, 463

recombinación sexual como fuente de, 460

Variación geográfica, 463

- en milenrama, 464f

en poblaciones de ratones, 463f

Variación individual, selección natural y, 16 Variedad genética, 460

efecto de cuello de botella y, 461f

efecto determinante y, 462f

ejemplo de, en poblaciones de flores silvestres,

Varones

anatomía reproductiva de, 971f

anticoncepción para, 982f, 983

dimorfismo sexual y, 468

disfunción eréctil en, 211, 948

espermatogénesis en, 975f

hormonas sexuales de, 63f, 958, 977

regulación hormonal del aparato reproductor en los, 977, 978f

Vasectomía, 983 Vasocongestión, 972 Vasoconstricción, 835 Vasodilatación, 835 Vasos quilíferos, 860 Vasos rectos, 932, 936 Vasos sanguíneos, 868, 869

asociados con las nefronas, 932

estructura y función, 874, 875f

presión arterial en, 876, 877f

velocidad del flujo sanguíneo en los, 875f

Vector de expresión, 390 Vectores de clonación, 386

fagos, 388, 389f

plásmidos, 386

vector de expresión, 390

Vectores de enfermedades, insectos, 554f, 556f, Véase también Patógenos

Vegetación, regulación de los ciclos químicos, 1199f

Vejiga natatoria, 682 Vejiga urinaria, 931

Vellosidades del intestino delgado, 859, 860f Velocidad del flujo sanguíneo, 875

- en las venas, 875f

presión arterial y, 876f

Velocidad intrínseca de aumento de las poblaciones, 1144f

Vena(s), 715, 869

- estructura y función, 874, 875f

intercambio de calor contracorriente, 836f

renal, 931, 932f

velocidad del flujo de sangre, 875f

Venenos, Véase también Toxinas

inhibidores enzimáticos, 155

retículo endoplasmático liso y desintoxicación,

serpiente, 690, 1162 Ventana oval, 1051 Ventana redonda, 1052 Ventilación, 885

Ventisqueros hidrotermales, en las profundidades

marinas, 514f, 541 Ventrículos cardíacos, 869 Ventrículos cerebrales, 1026

Vénulas, 869, 874f

Venus atrapamoscas (Dionaea muscipula), 768f, 810

Vernalización, 807

Versatilidad del catabolismo, 176, 177f Vertebrados, 629, 671, 671, 678

acción hormonal, Véase Hormona

amniotas y desarrollo de huevos adaptados a la tierra, 687

anfibios, 685 apoptosis, 428, 429f

aves, 691

caracteres derivados, 678

cerebro, Véase Cerebro

clado Deuterostomia, 633

condrictios (tiburones, rayas), 680

cordados, origen, 671

craneados, desarrollo de la cabeza, 675

desarrollo, Véase Desarrollo animal

esqueleto, 1064, 1065f

estructuras homólogas en embriones, 448,

evotranspiración y abundancia de especies en América del Norte, 1176f

fósiles de los primitivos, 678, 679f

genes *Hox* y evolución, 486f gnastotomados y desarrollo de mandíbulas,

huesos y dientes, orígenes, 679

intercambio de gases, 886

lampreas, 678

mamíferos, 694, Véase también Mamíferos

patrones de formación durante el desarrollo de los miembros, 1006

pez espada, 675f

potenciación a largo plazo, 1037f

reproducción, Véase Reproducción animal

reptiles, 688

riñones y sistema excretor, 934

seres humanos, 701

- sin mandíbula, 678
- sistema circulatorio y cardiovascular, 869 sistema digestivo, adaptaciones evolutivas, 862
- sistema endocrino, 943
- sistema nervioso, 1012, 1020, 1026
- tetrápodos y desarrollo de las extremidades y pies, 684
- tunicados, 673, 674f
- visión, 1058

Vesícula(s), 104

- biliar, 855
- migración, 112f
- seminales, 972
- sinápticas, 1021, 1021
- de transporte, 105, 107
- Vestíbulo, 970, 1053
- Vestigiales, órganos, 448
- Vía endocrina, 945f
- Vía neuroendocrina, 945f
- Vía neurohormonal, 945f
- Vías de transducción de señales, 202, 204, 208,
- control hormonal, 945f, 946f
- de la potenciación a largo plazo, 1037f
- en la fertilización (reacciones corticales), 989f, 990f
- en las plantas, 788 fosforilación y desfosforilación de las proteínas, 209f, 210
- modelo general, 789f
- proteínas transmisoras, 215
- segundos mensajeros, 210
- transmisión nerviosa en las sinapsis, 1024
- Viagra, 201, 211, 948, 1025
- Vida, introducción al estudio de, 2
- agrupación en especies y dominios, 12
- biología y estudio de, 2
- células como unidades básicas de, 5
- clasificación de, Véanse también Sistemática; Taxonomía
- concepto de sistema aplicado a, 9
- contexto químico de, Véase Química
- diversidad biológica de la, Véase Biodiversidad
- ecosistemas y, 6
- elementos requeridos por, 33
- evolución de, 15, Véase también Evolución
- fuentes extraterrestres de, 514
- media de los isótopos radiactivos, 517
- orden como característica de, 144f
- propiedades y procesos de la, 3f
- protobiontes y orígenes de la, 515
- silvestre
- temas unificadores del estudio de la biología, 26, 27c
- Vieiras, 652f, 885f

Viento

- efecto, en los árboles, 1087f
- patrones globales, 1089f
- Virchow, Rudolf, 218
- Viridiplantae (reino), 567, 575f
- Viroides, 345 Viruela, 914
- Virus, 334 animales
- ciclos reproductivos, 339
- clases, 340c

- envolturas virales, 340, 341f
- RNA como material genético, 340
- asociados con el cáncer, 370, 374
- cápsides y envolturas, 335
- ciclo reproductivo, 337
- ciclos líticos y lisogénicos, 337, 338f, 339f
- como patógenos, 337, 343
- descubrimiento, 334
- estructura, 335
- evolución, 342
- experimento de Hershey-Chase sobre infección en E. coli, 294, 295f, 296
- genoma, 335
- infección en bacterias, 295f
- de la inmunodeficiencia humana (HIV), 918, Véase también HIV
- del Nilo occidental, 337, 344
- de la polio, 337, 343
- reproducción, características generales, 336, 337f
- del resfriado, 337, 343
- de RNA, 340, 344
- con envoltura, ciclo reproductivo,, 341f
- tamaño, 335f
- viroides y priones, 345
- Visión, 1057
- en colores, 1059, 1061
- en los invertebrados, 1057
- isómeros geométricos y bioquímicos, 62
- ojo de los vertebrados, 1058, 1059f, 1060
- procesamiento de la información visual, 1061
- transducción sensitiva, 1060
- vías neurales, 1062f
- Vitalismo, 59 Vitaminas, **850**
- requerimientos nutricionales esenciales, 850, 851c
- vitamina D, 954
- Vogt, W, 1004
- Voltaje, célula, 134 potencial de membrana, 1015
- Volumen corriente, respiración, 889
- Volumen minuto cardíaco, 873
- Volumen residual, respiración, 889
- Von Frisch, Karl, 1107
- Von Humboldt, Alexander, 1176
- Vórtice de extinción, 1215
- estudio del oso pardo, 1217
- proceso que culmina en, 1215f
- Vuelo
- aves, 483, 692f
- coste energético, 1074f
- insectos, 660
- terópodos, 692
- Vulva, 970

W

- Wade, Michael, 1126
- Walker, Brian, 1180
- Wallace, Alfred, teoría evolutiva, 443, 1175
- Watkinson, Andrew, 1148
- Watson, James, 9
- en la replicación del DNA, 299
- y Crick, modelo de la estructura del DNA, 88,
 - 293f
- Welwitschia mirabilis, 594f

- Went, Frits, descubrimiento de la auxina, 792, 793f
- Wernicke, Karl, 1034
- Wexler, Nancy, 268f
- Whittaker, Robert H., 529, 1179f
- Wieschaus, Eric, 423
- Wilkins, Maurice, 296, 297
- Wilson, E. O.
- en biofilia, 1230
- en biogeografía de las islas, 1177
- en especies en peligro, 1211
- en sociobiología, 1132
- Wisenden, Brian, 1116, 1117 Witte, Klaudia, 1125
- Woese, Carol, 524, 540
- Wöhler, Friedrich, 59
- Wright, Sewall, 455
- Xerófitas, 751 reducción de la transpiración, 751f
- Xilema, 584, 717
- conducción del agua en los vasos y traqueidas, 719f
- en las raíces, 722f
- en los tallos, 724f
- secundario, Véase Madera
- transporte, 584, 746

- Yema axilar, 715
- Yodo, deficiencia de, 33f, 953
- Yunque, 1051
- Zach, Reto, 1122
- Zanahorias, clonación en tubo de ensayo, 782f
- Zarcillos, 716f Zeatina, 796

- Zeaxantina, 803 ZIFT (transferencia intratubárica de cigotos), 984
- Zigomicetos, 613
- ciclo vital, 614f
- Zigosporangio, 614, 614
- Zona abisal, 1093f, 1097
- Zona de actividad polarizante, 1007
 patrón de formación de las extremidades, su
- papel, 1008f Zona afótica, 1093
- Zona béntica, 1093
- en los lagos, 1094 en los océanos, 1097f
- Zona de división celular, 722
 - Zona de elongación, 722
- Zona fótica, 1093
- Zona de maduración, 722
- Zona nerítica, 1093f, 1097 Zona oceánica, 1093f
- Zona pelágica, 1093f
- Zona pelúcida, 991 Zonificación
- en las comunidades marinas, 1093f
- en los lagos, 1093f Zoosporas, 562, **613**
- Zorrillo (Spilogale sp.), 474f

Charles Darwin describió la evolución como un proceso de "descendencia con modificación", concepto que se adapta muy bien a la continua evolución de esta obra. La séptima edición de *Biología* constituye la revisión más ambiciosa desde su origen y representa una nueva "especie" de libro de texto con varias adaptaciones evolutivas generadas por los cambios en los cursos de biología y por el progreso sorprendente de la investigación en esta ciencia.

Mantiene sus valores pedagógicos centrales basados, por un lado, en diagramar cada capítulo a partir de un marco de conceptos clave que relacionan los detalles con el tema global y, por el otro, en lograr la participación de los estudiantes combinando diversos ejemplos de investigación en biología con la oportunidad de que planteen y resuelvan los interrogantes por sí mismos.

Entre otros aspectos destacables se encuentran:

- Al comienzo de cada capítulo, los Conceptos clave puntualizan los aspectos fundamentales del texto que se describen en forma amplia en el apartado Panorama general. Después de la explicación del tema, preguntas de evaluación permiten comprobar la comprensión de cada concepto antes de continuar con el siguiente.
- Las respuestas de la evaluación, así como las de las **Preguntas de autoevaluación** de cada capítulo se encuentran al final del libro en el Apéndice A.
- Las **referencias en color a las figuras** ayudan a que los estudiantes las consulten y retomen la lectura en el mismo punto del texto.
- Las nuevas figuras de **Exploración** -una unidad de aprendizaje que integra ilustraciones, fotografías y texto-facilitan el abordaje de los temas más complejos.
- Las figuras de Investigación muestran ejemplos relevantes de experimentos y estudios de campo y se complementan con figuras de Métodos de investigación, que enseñan a los estudiantes las técnicas y las herramientas de la biología moderna y a pensar como científicos.
- Los Problemas científicos ayudan al lector a aplicar lo aprendido formulando sus preguntas y realizando sus propias investigaciones. Estimulan así el desarrollo del pensamiento científico.
- Las Entrevistas que inician cada una de las ocho unidades del libro acercan el pensamiento de algunos de los biólogos de mayor influencia en el mundo en su intento por unir la ciencia con la sociedad.
- El sitio web acompañante www.medicapanamericana.com/campbell proporciona gran cantidad de herramientas pedagógicas que facilitan el aprendizaje del estudiante y las actividades de enseñanza del docente.

Un libro extraordinario cuya organización, diagramación y múltiples recursos pedagógicos lo hacen accesible, interesante y visualmente atractivo sin perder la profundidad ni el rigor que espera la comunidad de las ciencias biológicas.

panamericana

